

EL ZOOPLANCTON COMO INDICADOR DE LA CALIDAD DEL AGUA EN EMBALSES

Un estudio en el ámbito de actuación de la
Confederación Hidrográfica del Júcar



Jara García-Chicote
Institut Cavanilles de Biodiversitat i Biologia Evolutiva
Universitat de València
2015



VNIVERSITAT
ID VALÈNCIA

**EL ZOOPLANCTON COMO INDICADOR DE LA
CALIDAD DEL AGUA EN EMBALSES: UN ESTUDIO EN
EL ÁMBITO DE ACTUACIÓN DE LA CONFEDERACIÓN
HIDROGRÁFICA DEL JÚCAR**

Jara García-Chicote

2015

Directores:

Javier Armengol Díaz

Carmen Rojo García-Morato

Institut Cavanilles de Biodiversitat i Biologia Evolutiva

Universitat de València

Programa oficial de Postgrado en Biodiversidad (D355-01)

Tesis presentada por Jara García Chicote para optar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas por la *Universitat de València*, con el título: EL ZOOPLANCTON COMO INDICADOR DE LA CALIDAD DEL AGUA EN EMBALSES: UN ESTUDIO EN EL ÁMBITO DE ACTUACIÓN DE LA CONFEDERACIÓN HIDROGRÁFICA DEL JÚCAR.

La doctoranda:

Jara García Chicote

Los directores de la Tesis:

Javier Armengol Díaz

Dr. en Ciencias Biológicas
Profesor Titular de Ecología
Universitat de València

Carmen Rojo García-Morato

Dra. en Ciencias Biológicas
Profesora Titular de Ecología
Universitat de València

« Si hay magia en este planeta, está contenida en el agua. »

Loren Eiseley

AGRADECIMIENTOS

Con la lectura de esta tesis culmino un largo recorrido de una docena de años por los caminos de la formación científica, que en ocasiones han trascurrido por tranquilos y hermosos valles donde he disfrutado de observar y aprender, pero en otras he tenido que subir difíciles y escarpadas cumbres que, sólo cuando he superado, he valorado y me han gratificado. Este camino no lo he recorrido sola, he ido de la mano de colegas, amigos y familia, a los que debo dedicar unas palabras.

Este viaje comenzó con mi colaboración en el laboratorio de Ecología Intregativa en proyectos dedicados al ensamblado de comunidades, pero no fue hasta mi participación en el proyecto de la “Red Biológica de Embalses” dentro de la “Red de Calidad de aguas” de la Confederación Hidrográfica del Júcar, cuando se empezó a tejer esta tesis doctoral, que dio comienzo finalmente hace algo más de cinco años. Por ello, debo mostrar mi más sincero agradecimiento a los organismos y empresas que participaron en este proyecto durante aquellos años y que han hecho posible esta tesis. Así, agradezco a la Confederación Hidrográfica del Júcar, junto con el Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino, como organismos directores y financiadores del proyecto de la “Red de Calidad de aguas” por la cesión del uso de los datos. Y a la empresa TECNOMA, por la beca que me otorgará donde me formé en planificación y realización de muestreos limnológicos en embalses, y por su disposición a que estos estudios propios de la administración lleguen también a trabajos y publicaciones científicas.

Quiero dedicar un especial agradecimiento a mis directores de tesis, Javier Armengol y Carmen Rojo, quienes me han guiado y acompañado durante este recorrido. Carmen me ha enseñado a comprender la naturaleza con los ojos de la ecología y a darme cuenta de que siempre hay respuestas, sólo hay que saber buscarlas. Además de sus enseñanzas y ánimos en lo científico, reconozco su gran esfuerzo por proporcionarme herramientas y medios para poder hacer posible económicamente este reto, ya que no he podido disfrutar de beca predoctoral. A Javi le debo mis conocimientos de taxonomía de zooplancton, así como el aprendizaje de las metodologías orientadas a comprender y conocer este bonito grupo de organismos y, sobre todo, le agradezco su buen talante y humor con el que afronta cada momento. Como tercera pata de este equipo tutor de mi aprendizaje, quiero darle las gracias a María Antonia Rodrigo, quien sobresale en nuestro grupo de investigación por sus buenas prácticas científicas, destrezas de laboratorio y corrección fina de trabajos, las cuales siempre nos trata de inculcar.

Pero en este tipo de largos viajes formativos es frecuente toparte con problemas para cuya superación son imprescindibles la colaboración y ayuda de expertos. Entre los que merece un particular agradecimiento está el Dr. Miguel

Alonso por su ayuda desinteresada en dudas taxonómicas, pues desde el primer momento en que me puse en contacto con él mostró una valiosa entrega de su tiempo y conocimientos. También son destacables las aportaciones de los estadísticos que son como una balsa salvadora cuando tratas de adentrarte en el mar de los números con sus “obligaciones/condiciones/exigencias” y “resultados desmoralizadores”; ellos son Mario Sendra, Jose Miguel Carot y Pepe Benavent.

Durante estos años de trabajo he podido disfrutar de compartir experiencias con diferentes grupos de investigación, dentro de los que me he sentido muy arropada; quiero dar las gracias a estos centros y a los miembros que los forman por su compañerismo y ambiente amistoso. Son: el Instituto Cavanilles de Biodiversidad y Biología Evolutiva y el Departamento de Microbiología y Ecología de la Universidad de Valencia, dentro de los cuales me he formado y he realizado esta tesis doctoral; el equipo de Madrid (CSIC), especialmente Miguel Álvarez, quienes a pesar de estar tan lejos están tan cerca y con los que siempre es un placer reencontrarse en Daimiel o Ruidera; el equipo de la Universidad de Granada (Departamento Ecología), especialmente Presentación Carrillo y Francisco José Bullejos, me acogió cálidamente en mi breve estancia en sus filas y desprende una alegría especial en los encuentros y congresos; y a los colegas conocidos durante mi estancia en Chile, de la Universidad Austral y MMA, especialmente a Luciano Caputo y Karina Aguilera, quienes me abrieron fronteras y valoraron mi formación.

Han sido muchos los amigos que me han acompañado durante este viaje, algunos de ellos desde el principio, como Ana, Andrea, Aissa y tantos otros a los que agradezco los bonitos momentos durante la carrera. También he tenido la oportunidad de conocer a mucha otra gente que ha ido uniéndose en esta última etapa de mi vida, como mis compañeros de laboratorio Mati, Jose Luis, Fidel, María Mercedes, Andrea, Clara, Guillem y Guille, con los que he pasado muy buenos momentos, tanto formativos como de distanciamiento; con ellos he compartido inquietudes en un momento de la vida en el que reconforta tener cerca a los que están en tu misma situación, que comprenden y viven en sus mismas carnes los momentos de entusiasmo y también de desmotivación propios de un doctorado.

Finalmente, quiero dedicar esta tesis a los más incondicionales, a los que, a pesar de no entender bien las cosas de las que hablo, son los que más me aprietan y tiran de la mano para animarme y ayudarme a avanzar: a mi familia. Todo lo que soy es gracias a ellos. A mis padres y hermano (Emilio, María y Miguel) porque siempre escuchan con alegría las cosas que les cuento con emoción y se indignan con las que me hacen tropezar. A mi compañero, Carlos, por su ayuda, y por todo su cariño y apoyo.

ÍNDICE

CAPÍTULO 1

| | |
|---|----------|
| INTRODUCCIÓN GENERAL..... | 1 |
| 1. LOS EMBALSES ESPAÑOLES COMO SISTEMA DE ESTUDIO | 1 |
| 1.1. <i>Auge de los embalses</i> | 1 |
| 1.2. <i>Características de los embalses como río o lago</i> | 4 |
| 1.3. <i>Los embalses y la eutrofización</i> | 5 |
| 1.4. <i>Estudio de los embalses</i> | 7 |
| 2. ESTUDIOS DE CALIDAD DE AGUAS..... | 9 |
| 2.1. <i>Importancia de la calidad del agua y Directiva Marco del Agua</i> | 9 |
| 2.2. <i>Medida de la calidad del agua</i> | 10 |
| 2.3. <i>Aplicación de la DMA en los embalses</i> | 11 |
| 2.4. <i>El zooplancton, olvidado</i> | 11 |
| 2.5. <i>El zooplancton como bioindicador de la calidad del agua</i> | 12 |
| 3. EL ESTUDIO QUE AQUÍ SE PRESENTA | 15 |
| 3.1. <i>El zooplancton estudiado en embalses</i> | 15 |
| 3.2. <i>El zooplancton indicador de la calidad del agua en los embalses</i> | 16 |

CAPÍTULO 2

| | |
|---|-----------|
| LUGARES DE ESTUDIO. MATERIAL Y MÉTODOS..... | 19 |
| 1. ÁREA DE ESTUDIO Y EMBALSES MUESTREADOS | 20 |
| 1.1. <i>SISTEMA JÚCAR: Toba, Alarcón, Contreras, Cortes, Naranjero, Escalona, Tous, Bellús y Forata</i> | 23 |
| 1.2. <i>SISTEMA TURIA: Arquillo de San Blas, Benagéber y Loriguilla</i> | 24 |
| 1.3. <i>SISTEMA MIJARES: Arenós, Sitjar, María Cristina y Regajo</i> | 24 |
| 1.4. <i>SISTEMA SUR: Beniarrés, Guadalest, Amadorio y Tibi</i> | 24 |
| 2. MÉTODOS DE OBTENCIÓN DE LAS VARIABLES ESTUDIADAS | 25 |
| 2.1. <i>Campañas de muestreo</i> | 25 |
| 2.2. <i>Factores ambientales considerados</i> | 25 |
| 2.3. <i>El muestreo del zooplancton</i> | 27 |
| 3. ESTUDIO DEL ZOOPLANCTON EN EL LABORATORIO..... | 30 |
| 3.1. <i>Observación y recuento</i> | 30 |
| 3.2. <i>Determinación taxonómica</i> | 31 |
| 3.3. <i>Cálculo de la biomasa</i> | 34 |
| 3.4. <i>Matrices resultantes de especies</i> | 35 |
| 4. CÁLCULOS DE ÍNDICES DE RIQUEZA, DIVERSIDAD Y EQUITATIVIDAD | 38 |
| 5. ANÁLISIS ESTADÍSTICOS | 41 |
| 5.1. <i>Comparación de promedios: ANOVA</i> | 41 |
| 5.2. <i>Cálculo de la correlación y ajuste de regresión</i> | 42 |
| 5.3. <i>Análisis multivariantes: clasificación y ordenación</i> | 43 |
| 5.3.1. <i>Análisis de similitud entre embalses: análisis de la similitud de la composición zooplanctónica entre embalses, agrupados en función de la proximidad y la conectividad</i> | 43 |
| 5.3.2. <i>Ordenación canónica: Análisis de correspondencia canónica (CCA) y análisis de redundancia (RDA)</i> | 45 |
| 5.3.3. <i>El estado trófico y las especies: uso del RDA</i> | 47 |

| | |
|---|----|
| 6. ALGUNOS ANÁLISIS PARTICULARES RELATIVOS A LA ASIGNACIÓN DE ESTADO TRÓFICO..... | 47 |
| 6.1. Clasificación de embalses en función de su estado trófico (Anexo 2) | 47 |
| 6.2. Cálculo del índice de estado trófico de Mäemets | 48 |
| 6.3. Cálculo de los índices de estado trófico de Ejsmont-Karabin y de Ejsmont-Karabin & Karabin. | 49 |

CAPÍTULO 3

| | |
|---|-----------|
| BIODIVERSIDAD: ROTÍFEROS, CLADÓCEROS Y COPÉPODOS | 51 |
| 1. ZOOPLANCTON: ROTÍFEROS..... | 52 |
| 1.1. Clase Dinogononta: Orden Bdelloidea | 56 |
| 1.2. Clase Monogononta | 57 |
| I. Orden Ploimida | 57 |
| II. Orden Gnesiotrocha | 66 |
| 2. ZOOPLANCTON: CLADÓCEROS..... | 70 |
| 2.1. Clase Branchiopoda | 72 |
| I. Orden Ctenopoda | 72 |
| II. Orden Anomopoda | 73 |
| 3. ZOOPLANCTON: COPÉPODOS | 78 |
| 3.1. Clase Maxillopoda | 80 |
| I. Orden Calanoida | 80 |
| II. Orden Cyclopoida | 85 |

CAPÍTULO 4

| | |
|--|-----------|
| ABUNDANCIA Y DISTRIBUCIÓN DEL ZOOPLANCTON EN EMBALSES..... | 91 |
| 1. SISTEMA JÚCAR (LA TOBA, ALARCÓN, CONTRERAS, CORTES, NARANJERO, ESCALONA, TOUS, BELLÚS Y FORATA) | 92 |
| 2. SISTEMA TURIA (ARQUILLO DE SAN BLAS, BENAGÉBER Y LORIGUILLA) | 110 |
| 3. SISTEMA MIJARES (ARENÓS, SITJAR, MARÍA CRISTINA Y REGAJO)..... | 116 |
| 4. SISTEMA SUR (BENIARRÉS, GUADALEST, AMADORIO Y TIBI)..... | 124 |
| 5. RESUMEN DE SISTEMAS | 132 |
| 5.1. Sistema Júcar | 132 |
| 5.2. Sistema Turia | 133 |
| 5.3. Sistema Mijares | 135 |
| 5.4. Sistema Sur | 137 |

CAPÍTULO 5

| | |
|--|------------|
| ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE ZOOPLANCTON: DIVERSIDAD | 139 |
| 1. CARACTERIZACIÓN DE LA COMUNIDAD DE ZOOPLANCTON (ROTIFERA, CLADOCERA Y COPEPODA)..... | 140 |
| 1.1. Riqueza específica..... | 140 |
| 1.2. Diversidad y equitatividad | 146 |
| 2. DIVERSIDAD vs. FACTORES AMBIENTALES LOCALES..... | 152 |
| 3. COMPOSICIÓN vs FACTORES GEOGRÁFICOS | 161 |
| 3.1. Relación entre la distancia geográfica y la similitud de las comunidades de zooplancton de los embalses | 161 |

| | |
|--|-----|
| 3.2. <i>Relación de la proximidad y la conectividad con la similitud de las comunidades de zooplancton de los embalses</i> | 162 |
| 4. AGRUPAMIENTO DE LOS EMBALSES SEGÚN SU COMPOSICIÓN ZOOPLANCTÓNICA | 165 |
| 5. DISCUSIÓN | 170 |
| 5.1. <i>Biodiversidad del zooplancton en embalses de la cuenca mediterránea</i> | 170 |
| 5.2. <i>Riqueza y diversidad vs factores ambientales: Producción</i> | 174 |
| 5.3. <i>Riqueza y diversidad vs tamaño del sistema</i> | 178 |
| 5.4. <i>Riqueza y diversidad vs edad del embalse</i> | 180 |
| 5.5. <i>Riqueza y diversidad local vs regional</i> | 181 |

CAPÍTULO 6

RELACIÓN DE LAS POBLACIONES CON LAS VARIABLES AMBIENTALES 185

| | |
|---|-----|
| 1. ANÁLISIS MULTIVARIANTES: RELACIÓN ENTRE LAS COMUNIDADES Y EL AMBIENTE | 186 |
| 1.1. <i>Análisis de ordenación. Principales variables ambientales</i> | 186 |
| 1.2. <i>Ordenación de los embalses en base al ambiente y al zooplancton</i> | 189 |
| 1.3. <i>Ordenación de las poblaciones en función del ambiente</i> | 195 |
| 1.4. <i>Análisis de ordenación estacional</i> | 197 |
| 1.5. <i>Estudio de la covariación de las densidades y biomásas de las diferentes poblaciones halladas con las variables ambientales</i> | 202 |
| 2. DISCUSIÓN | 206 |
| 2.1. <i>Relación entre las variables limnológicas y el zooplancton</i> | 206 |
| 2.2. <i>Influencia del método de estudio</i> | 215 |
| 2.2.1. <i>El método de ordenación</i> | 215 |
| 2.2.2. <i>La estacionalidad del papel bioindicador</i> | 216 |
| 2.2.3. <i>¿La biomasa o la densidad?</i> | 217 |
| 2.3. <i>Las especies de zooplancton de embalses responden al gradiente de eutrofización</i> | 218 |

CAPÍTULO 7

LA COMUNIDAD DE ZOOPLANCTON Y EL ESTADO TRÓFICO 227

| | |
|--|-----|
| 1. MÉTRICAS DEL ZOOPLANCTON RELACIONADAS CON EL ESTADO TRÓFICO DE LOS EMBALSES..... | 228 |
| 1.1. <i>Las especies indicadoras de la eutrofización</i> | 228 |
| 1.2. <i>La riqueza del zooplancton como indicador de eutrofización</i> | 228 |
| 1.3. <i>La abundancia del zooplancton y la contribución de los diferentes grupos taxonómicos como indicadores de eutrofización</i> | 229 |
| a) <i>Densidad y biomasa de zooplancton total</i> | 229 |
| b) <i>Densidad y biomasa de los grupos taxonómicos</i> | 232 |
| c) <i>Densidad y biomasa relativa de los grupos funcionales</i> | 236 |
| d) <i>Ponderación de la densidad y de la biomasa</i> | 241 |
| 1.4. <i>Las variaciones en el tamaño de un individuo promedio de la comunidad como indicadores de eutrofización</i> | 243 |
| 1.5. <i>Evaluación del índice de estado trófico de Mäemets (1980)</i> | 246 |
| 1.6. <i>Evaluación de los índices de estado trófico de Ejsmont-Karabin (2012) y de Ejsmont-Karabin & Karabin (2013)</i> | 247 |

| | |
|---|------------|
| 2. LA RAZÓN ZOOPLANCTON : FITOPLANCTON COMO INDICADOR DEL ESTADO TRÓFICO..... | 251 |
| 3. DISCUSIÓN | 255 |
| 3.1. <i>La composición de la comunidad zooplanctónica como indicador de eutrofización: poblaciones indicadoras</i> | 255 |
| 3.2. <i>La riqueza del zooplancton como indicador de eutrofización</i> | 256 |
| 3.3. <i>La abundancia del zooplancton como indicador de eutrofización</i> | 257 |
| a) Densidad y biomasa de zooplancton total | 257 |
| b) Densidad y biomasa relativa de los grupos taxonómicos..... | 261 |
| c) Densidad y biomasa relativa de los grupos funcionales y tamaños corporales..... | 264 |
| 3.4. <i>Evaluación de índices basados en el zooplancton como indicadores de eutrofización en embalses: índice de estado trófico de Maëmets (1980) e índices de Ejsmont-Karabin (2012) y de Ejsmont-Karabin & Karabin (2013)</i> | 267 |
| 3.5. <i>Relación Z:F como indicador de estado trófico</i> | 268 |
| RESUMEN Y CONCLUSIONES..... | 275 |
| REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS | 281 |
| ANEXO 1. Limnología de embalses | 317 |
| ANEXO 2. Estado trófico de los embalses..... | 359 |
| ANEXO 3. Abreviaturas..... | 365 |

Capítulo 1

Introducción general

1. LOS EMBALSES ESPAÑOLES COMO SISTEMA DE ESTUDIO

1.1. Auge de los embalses

El agua es un recurso esencial para la vida en la Tierra y por tanto para el ser humano que necesita agua (de buena calidad) para su consumo directo y para sus actividades. Como resultado del crecimiento de la población y de las actividades económicas, la demanda de agua continuará incrementándose en el futuro cercano (Biemans *et al.*, 2011). El cambio climático, al mismo tiempo, se cree que alterará el ciclo global del agua, reduciendo su disponibilidad en localizaciones críticas entre las que se encuentran muchas zonas mediterráneas (Kabat *et al.*, 2004; Bates *et al.*, 2008).

Durante siglos, el ser humano ha intervenido en el ciclo natural del agua para tener mayor disponibilidad de este recurso, transformando áreas con escasez de agua y adecuándolas para la producción agrícola (Biemans *et al.*, 2011). Pero ha sido recientemente, en la segunda mitad del siglo XX, cuando el aumento de población y la creciente demanda de agua y energía han impulsado considerablemente la construcción de embalses en el mundo. El marcado patrón

estacional de lluvias, más acentuado en climas como el mediterráneo, trae fluctuaciones en la cantidad de agua que llevan los ríos: escasez durante los periodos secos del año y un exceso en las estaciones húmedas (Pradhan *et al.*, 2011). En el caso del clima mediterráneo también se da la circunstancia de que la época de mayor temperatura, y por tanto más adecuada para la producción agrícola, es la que menor disponibilidad de agua tiene. La construcción de embalses hace posible que parte del exceso de agua de la estación húmeda pueda ser almacenado para ser utilizado después durante la estación seca, y la gestión de esta variabilidad es muchas veces crucial para la producción agrícola.

Muchos de los profundos cambios que han hecho los humanos en el ciclo hidrológico han tenido lugar en el siglo XX. El área total mundial irrigada se ha incrementado desde alrededor de 40 Mha en 1900 a unas 215 Mha en el 2000 (Fader *et al.*, 2010) y la capacidad de almacenamiento total mundial acumulada de los grandes embalses se ha incrementado desde los aproximadamente 100 km³ en 1900 a los 8300 km³ un siglo después (ICOLD, 2007; Chao *et al.*, 2008; Biemans *et al.*, 2011).

En cualquier caso, se ha dado un gran crecimiento de estas infraestructuras, puesto que las aplicaciones de los embalses son múltiples: permiten usar la energía potencial de los ríos para la producción eléctrica (energía hidráulica), suministrar agua para la irrigación de terrenos agrícolas, abastecer de agua a la población, regular el caudal del río, aprovechar la fauna piscícola, practicar deportes, etc. (Armengol & Prat, 1979; WCD, 2000; ICOLD, 2007; Biemans *et al.*, 2011). Sin embargo, en adición a los efectos positivos que pueden tener los grandes proyectos de infraestructuras hídricas también se dan importantes efectos negativos que, desde el punto de vista de la protección del medio ambiente, no son deseables (Avakyan & Iakovleva, 1998). Estos efectos negativos incluyen la alteración de la dinámica natural del agua en los ríos, el aumento de sedimentos y nutrientes, la inundación de terrenos y reforma de las condiciones de las orillas, los cambios en la cantidad y la calidad de las aguas subterráneas, los cambios radicales en los ecosistemas fluviales, los cambios en la calidad del agua debidos a la disminución del flujo y al desarrollo de las cianobacterias, la fragmentación de hábitats y la pérdida de biodiversidad; cambios todos ellos considerados negativos para el ambiente y que han sido descritos por muchos autores (Avakyan & Iakovleva, 1998; Rosenberg *et al.*, 2000; Vörösmarty *et al.*, 2003; Syvitski *et al.*, 2005; Graf, 2006; Poff *et al.*, 2007;

Biemans *et al.*, 2011). Para paliar estos efectos Liebe *et al.* (2005) sugirieron que una de las posibilidades más baratas es el uso de pequeños embalses. Sin embargo, los embalses pequeños que son numerosos en las cuencas semi-áridas, también tienen impactos negativos que han sido considerados peores que la centralización de la disponibilidad del agua en los grandes embalses (Krol *et al.*, 2011).

Así, los sistemas hídricos se ven sujetos a conflictos sobre las decisiones de gestión del agua, un conflicto entre el valor económico que propician y el valor de lo que destruyen. Lo más frecuente es que esos conflictos surjan porque los sistemas de recursos de agua están administrados para optimizar beneficios para el suministro de agua, energía hidroeléctrica y control de flujo (Afshar *et al.*, 2011). Estos beneficios son usualmente cuantificados en valor monetario, sin embargo, el valor de los recursos naturales es frecuentemente más difícil, si no imposible, de ser cuantificado en términos económicos (Flug *et al.*, 2000).

En un país como España, sin apenas lagos y con un clima extremadamente variable, se hace difícil una regulación de ríos y el mantenimiento de reservas mínimas de agua (Morguí *et al.*, 1990). Los ecosistemas acuáticos continentales españoles tienen gran importancia, incluso internacional, que se deriva de las características climáticas, geológicas, fisiográficas, hidrológicas y paisajísticas de la Península Ibérica, las cuales hacen que España posea la mayor diversidad de sistemas acuáticos continentales de Europa, siendo, además, en su mayoría, ambientes distintos de los europeos templados fríos (Álvarez-Cobelas *et al.*, 2006). Los prolongados periodos de sequía ya llamaron la atención a finales del siglo XIX sobre los problemas que llevan asociados, como el suministro de agua potable y para riego y la acuciante necesidad de disponer de reservas de agua de buena calidad. Bajo estas condiciones, la construcción de más de mil embalses en España fue la solución más plausible a esta problemática para la administración gubernamental (Morguí *et al.*, 1990). Este tipo de construcciones hidráulicas tuvo en España un auge considerable a partir de los años 50 (véase la Fig. 1.1); de menos de 100 presas que había a principios del siglo XX, actualmente hay más de 1200. Además, según las predicciones podrían incrementarse los problemas hidrológicos en España con el cambio climático (Moreno *et al.*, 2005).

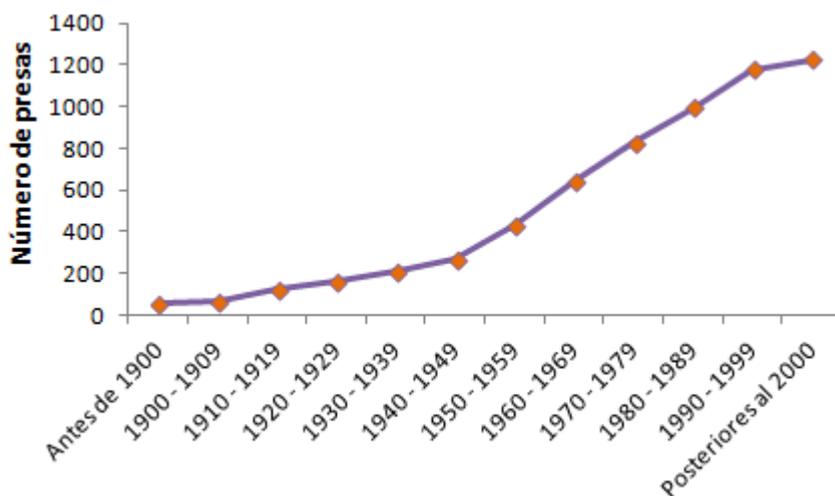


Figura 1.1. Evolución del número de presas en España. Fuente: Ministerio de Medio Ambiente (<http://sig.magrama.es>).

Además, aunque una gran parte de los embalses españoles fueron diseñados para usos que no exigen una elevada calidad del agua, la creciente demanda para usos directamente relacionados con el abastecimiento a la población ha puesto de manifiesto este problema y hace necesario un incremento de la calidad del agua que suministran (Morguí *et al.*, 1990).

1.2. Características de los embalses como río o lago

Armengol & Prat (1979) resumen las principales características de los embalses. De su trabajo se han sacado las principales ideas que se exponen a continuación: una presa es básicamente una pared interpuesta en un río, que retarda el flujo del agua y aumenta la profundidad, creando un lago artificial; generalmente este tipo de construcciones se han realizado en valles, dando lugar a la inundación de los terrenos aguas arriba de la presa por este retardo en el flujo y aumento del nivel. Por eso, ecológicamente, los embalses, como consecuencia de su estructura morfológica, son ecosistemas intermedios entre los ríos y los lagos. En la cola del embalse las condiciones son típicamente fluviales (lóticas), con una organización del espacio de tipo horizontal como consecuencia de las condiciones impuestas por el flujo del agua que llega por el río. Por el contrario, a medida que nos acercamos a la presa hay un estancamiento del agua y las condiciones se vuelven más lacustres,

predominando la organización vertical del agua y procesos como los de sedimentación, estratificación y mezcla del agua, migración vertical del zooplancton, etc. Según cuál sea la altura de la presa, su volumen, la superficie y también la calidad del agua a lo largo del año, el embalse será más parecido a un río o a un lago. Además de la forma y la profundidad, es muy importante la relación entre el volumen y el flujo del agua que circula en un tiempo determinado: un tiempo de renovación del agua lento da lugar a condiciones más próximas a la de los lagos, con comunidades más estables. Sin embargo, la profundidad a la cual se extrae el agua para hacer funcionar las turbinas y vaciar el agua del embalse puede modificar la estructura térmica y características del agua desde la superficie hasta el fondo, de modo que la circulación en la columna de agua sea artificial y no correspondiente con el efecto del clima, lo cual lo diferenciaría de los lagos. Otra diferencia básica entre los lagos y los embalses, es que el nivel del agua del embalse disminuye más a lo largo del verano cuando sale más volumen del que entra y hay que mantener igual el suministro del agua en los periodos más secos, dando lugar así a fluctuaciones anuales muy grandes del volumen de agua (Naselli-Flores & Barone, 1994). Y por último, otra diferencia con los lagos naturales es que, debido a su construcción reciente y al cambio de hábitat, habría especies de ambientes más lóticos que pasan a un ambiente más léntico y podrían no estar bien adaptadas a las nuevas condiciones ambientales (Kalf, 2002). Esto, unido a la frecuentes introducciones de peces exóticos para la pesca deportiva (Elvira, 1995), hace de los embalses medios adecuados para la proliferación de especies invasoras (Moss, 1998; Havel *et al.*, 2005, Escrivà *et al.*, 2014).

1.3. Los embalses y la eutrofización

Para comprender el funcionamiento del embalse desde un punto de vista ecológico, se deben considerar como elementos de una unidad geográfica de mayor escala que incluya la cuenca hidrográfica. Son sistemas abiertos que interaccionan mucho con su entorno, lo que generalmente se aprecia en forma de un gran efecto de la cuenca sobre el embalse, el cual se ve reflejado en su funcionamiento (Morguí *et al.*, 1990).

Algunas de las características de los embalses los hacen muy propensos a problemas de eutrofización (Moss, 1998). Margalef (1974) explicaba que los embalses son ecosistemas eutróficos, ya que, tanto por su carácter reciente

como por el régimen de funcionamiento a que están sometidos, no tienen ni el tiempo ni las condiciones necesarias para evolucionar hacia sistemas oligotróficos. Su cuenca hidrográfica es más extensa que en el caso de lagos naturales (Kalff, 2002), y la llegada de las aguas afluentes (que pueden contener concentraciones elevadas de materia orgánica o de compuestos de nitrógeno o fósforo) puede suponer un paso importante hacia la eutrofización del embalse. Los embalses que se encuentran en zonas densamente pobladas son, en general, más eutróficos que los situados en áreas poco urbanizadas, dado que tienen mayores fuentes de contaminación antrópica a su alrededor (Armengol, 1982). Muchos embalses se encuentran en cuencas superpobladas o utilizadas para la agricultura, y reciben aportes de nutrientes en forma de fuentes locales (vertidos industriales o urbanos) y de fuentes difusas (lavado de suelos, fertilizantes usados en agricultura; Morguí *et al.*, 1990). Los embalses que se encuentran en zonas cercanas a la desembocadura del río también tienden a ser algo más eutróficos que los situados en áreas cercanas al nacimiento del río, puesto que en el transcurso del nacimiento a la desembocadura el agua se va enriqueciendo en nutrientes (Armengol, 1982). Además, en general estos dos últimos factores actúan conjuntamente, ya que lo más habitual es que las zonas cercanas a la desembocadura de los ríos estén más industrializadas o pobladas que las de cabecera del río. Afortunadamente, los mismos embalses son sistemas que pueden funcionar, en parte, como depuradores del agua, ya que la incorporación al sedimento y fijación de una fracción importante de los nutrientes (principalmente fósforo) mejora la calidad de las aguas, de manera que puede ocurrir que el agua que entra en un embalse sea de una calidad inferior a la que sale (Armengol & Prat, 1979). Esto es aún más relevante en aquellos embalses de mayor profundidad cuyos sedimentos se van acumulando y no se resuspenden, por lo que algunos nutrientes se van retirando de la zona fótica.

Por otro lado, la mayoría de los embalses presenta importantes variaciones del nivel del agua en cortos periodos de tiempo, ya sean éstas debidas a las variaciones anuales de pluviosidad o a la gestión que se hace del volumen embalsado. La oxidación periódica de los sedimentos, al quedar en contacto con la atmósfera, posibilita la fertilización continuada del agua con lo que aumentan las condiciones de eutrofia (Armengol, 1982). Estas fluctuaciones del agua dificultan la presencia de vegetación litoral y favorecen las orillas desnudas, lo que propicia a su vez una más rápida colmatación de la cubeta y la

falta de lugares adecuados para la reproducción de peces (Armengol & Prat, 1979); ello hace que la zona litoral esté muy alterada y empobrecida.

En los embalses españoles las especies de peces que los habitan no son propiamente lacustres, encontrándose en su lugar una mezcla de especies propias de los ríos con especies introducidas generalmente carnívoras, que se introdujeron con la finalidad de su pesca deportiva (Armengol & Prat, 1979). Aunque en sus fases juveniles muchas especies son planctívoras, la carencia de auténticos peces planctívoros provoca alteraciones en la cadena trófica natural que afectan al fitoplancton, como se ha comprobado recientemente en una revisión sobre embalses españoles (Ordóñez *et al.*, 2010). De este modo, se propicia otro exponente de la eutrofización con consecuencias indeseadas, como el aumento de la turbidez del agua, que afecta inmediatamente a su valor ecológico, económico y recreativo.

Por último y sin haber sido exhaustivos, otra consecuencia de la eutrofización son las aguas anóxicas de los fondos que permiten la vida de bacterias reductoras favoreciendo que el medio pueda afectar a las estructuras de cemento y hierro. Este efecto puede ser peligroso para la misma presa y para las instalaciones de producción de energía (Armengol & Prat, 1979).

La correcta gestión de los embalses resulta, pues, clave para garantizar la calidad y la disponibilidad del agua; el conocimiento profundo del recurso parece prioritario en la gestión adecuada del mismo (Navarro *et al.*, 2010a). Hasta hace poco importaban sólo las variables químicas, físicas y de caudal del agua embalsada, pero en el año 2000 entró en vigor la “Directiva Marco del Agua” de la Comunidad europea (DMA en adelante), que reconoce la necesidad de valorar el estado ecológico de todas las masas de agua, incluyendo a los seres vivos en los estudios y teniendo la prioridad de mejorar la calidad del agua en lo posible.

1.4. Estudio de los embalses

Por todo lo expuesto anteriormente, conviene potenciar estrategias encaminadas a reducir la eutrofización en embalses (Conde-Porcuna *et al.*, 2004) y realizar más estudios sobre el comportamiento ecológico de estos sistemas, ya que los vastos conocimientos de la limnología de lagos no son siempre aplicables. Dejando de lado algunos estudios esporádicos de tipo sistemático o

sobre aspectos muy concretos, se puede decir que los primeros estudios limnológicos del embalse como un sistema ecológico los inició Margalef en 1962, el cual consideraba el estudio de los embalses en España como un auténtico experimento ecológico (Margalef *et al.*, 1973; Margalef, 1975). Tras estos primeros estudios, Margalef y sus colaboradores realizaron un estudio de más de 100 embalses repartidos por toda España (Margalef *et al.*, 1976). Desde entonces, se han realizado estudios, aunque no muy frecuentes ni con un alcance tan extenso geográficamente, ni tan exhaustivo en cuanto a variables ambientales y de poblaciones de organismos analizadas. A modo de ejemplos se pueden citar los relativos a la limnología del alto Tajo (Peña & Serrano, 1994), o de algunos embalses concretos (Rodríguez & Lucena, 1984; Moyá & Ramón, 1987; Fraile *et al.*, 1995 y 2008; Serrano *et al.*, 1997), de componentes abióticos como la estructura térmica, el sedimento o la extrema polución en algunos embalses de la cuenca del río Ebro (Han *et al.*, 2000; Soto *et al.*, 2011; López *et al.*, 2012) o de un grupo de organismos en particular (De Manuel & Armengol, 1993; Jaume, 1993; Gómez *et al.*, 1995; Dasí *et al.*, 1998; Conde-Porcuna *et al.*, 2002; Baião & Boavida, 2005; Ordóñez *et al.*, 2010; Escrivà *et al.*, 2014).

Aproximadamente en la primera década del siglo en curso, las diferentes Confederaciones Hidrográficas realizaban un seguimiento de las principales variables ecológicas de los embalses dentro de su demarcación, y este hecho proporcionó una gran información sobre el estado de los embalses en España. Así por ejemplo, el trabajo que aquí se presenta, se ha realizado gracias a los seguimientos de control de calidad de aguas de los embalses que llevaron a cabo la Confederación Hidrográfica del Júcar, junto con el Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino, como organismos directores y financiadores de los estudios, y TECNOMA S.A. como empresa encargada de la ejecución de los muestreos e informes. Las series de datos más o menos ininterrumpidas que de estos esfuerzos se deriven servirán para realizar estudios limnológicos de relevancia internacional. De momento, la colaboración entre la CHJ, la empresa TECNOMA S.A. y los miembros del Instituto Cavanilles de Biodiversidad y Biología Evolutiva de la Universidad de Valencia que han participado en este estudio ha permitido disponer de la información necesaria sobre variables físico-químicas y biológicas de dichos embalses para la realización de este estudio sobre la comunidad zooplanctónica. Dentro del Proyecto “Realización de los análisis de laboratorio de muestras de fitoplancton

y zooplancton en 20 embalses de la Confederación Hidrográfica del Júcar”, la autora de esta tesis fue la encargada del estudio de la comunidad zooplanctónica (taxonomía, recuento y ecología), al igual que participó en la primera toma de muestras de todos los embalses del Proyecto. Esta colaboración sirve de ejemplo de cómo la financiación para el seguimiento de los embalses puede acabar, además, revirtiendo en un estudio científico más en profundidad que, a su vez, ayude a proponer mejoras de la calidad del agua. En este sentido, y sólo a modo de ejemplo, se citan algunos estudios preliminares presentados en diferentes congresos nacionales e internacionales por el grupo de investigación de Ecología Integrativa (ICBiBE), de la Universidad de Valencia sobre el zooplancton en los embalses del ámbito de actuación de la CHJ (García-Chicote *et al.* 2009, 2010, 2011, 2013, 2014a y 2014b).

2. ESTUDIOS DE CALIDAD DE AGUAS

2.1. Importancia de la calidad del agua y Directiva Marco del Agua

Como ya se ha comentado, a finales del siglo pasado, constatando que las aguas de la Comunidad Europea estaban sometidas a la creciente presión que supone el continuo aumento de la demanda de agua de buena calidad en cantidades suficientes para todos los usos, se consideró necesario desarrollar una política comunitaria integrada de aguas (CEC 2000). En el año 2000 se aprobó la Directiva 2000/60/CE del Parlamento Europeo y del Consejo por la que se establecía un marco comunitario de actuación en el ámbito de la política de aguas para la protección de las aguas superficiales continentales, las aguas de transición, las aguas costeras y las aguas subterráneas.

La Directiva Marco del Agua plantea 3 objetivos medioambientales para las aguas superficiales que los estados miembros deberán cumplir a más tardar 15 años después de la entrada en vigor de la presente Directiva Marco del Agua (DMA, 2000/CE) (es decir, en el año 2015):

1. Aplicar las medidas necesarias para prevenir el deterioro del estado de todas las masas de agua superficial.

2. Proteger, mejorar y regenerar todas las masas de agua superficial, hasta conseguir un buen estado de las mismas.
3. Proteger y mejorar todas las masas de aguas artificiales y muy modificadas, con objeto de lograr un buen potencial ecológico y un buen estado químico de las aguas superficiales.

Por lo tanto, para la implementación de esta Directiva los estados miembros tienen que clasificar el estado ecológico de las masas de agua superficiales, siguiendo unos procedimientos estandarizados. El estado ecológico se define como una expresión de la calidad de la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas acuáticos asociados a las aguas superficiales, que se clasifica con arreglo a unos Indicadores de Calidad Biológicos (ICBs: fitoplancton, macrófitos y organismos fitobentónicos, fauna bentónica de invertebrados y fauna ictiológica), apoyados por una serie de Indicadores de calidad hidromorfológicos y fisicoquímicos (Anexo V, 2000/60/EC).

2.2. Medida de la calidad del agua

Unas de las herramientas más utilizadas y aceptadas como medida de la calidad del agua son los índices de estado trófico, que se basan en diversas variables: concentración de fósforo, concentración de clorofila a , transparencia del agua, cantidad de oxígeno disuelto y otras, relacionadas con la actividad de los organismos (Navarro *et al.*, 2010a).

Un Índice aplicado ampliamente por los expertos en limnología es el de estado trófico de Carlson (TSI, de "Trophic State Index"). Calcula el estado trófico de un sistema acuático a partir de tres variables: concentración de clorofila a , profundidad de visión del Disco de Secchi y concentración de oxígeno disuelto (Carlson, 1977); el índice varía entre 0 y 100, de oligotrófico a hipertrófico. Por otra parte, el estudio más completo sobre la eutrofización en el siglo pasado lo ejecutó el "Programa de Cooperación sobre la Eutrofización", de la Organización para la Cooperación y el Desarrollo Económico (OECD), realizado en la década de 1970 con la participación de connotados científicos de 18 países y coordinados por Vollenweider (OECD, 1982). En él se estableció una secuencia de categorías tróficas basada en las concentraciones de fósforo total, clorofila a y profundidad de visión del Disco de Secchi (OECD, 1982). Después de estos índices han

aparecido muchos otros con el objetivo de cuantificar el estado trófico y la calidad del agua de un ecosistema, aunque, dada la compleja interacción entre las numerosas variables que intervienen en la eutrofización, Janus y Vollenweider (1981) llegaron a la conclusión de que es imposible establecer una limitación estricta entre las distintas categorías tróficas.

El uso de índices implica siempre un compromiso entre la información que recogen y la que descartan, por lo que debemos asumir desde el inicio sus limitaciones. Con todo, dada la magnitud del trabajo al que se enfrentan las administraciones, se impone su uso. Un punto básico será la selección adecuada de parámetros fiables y fáciles de obtener, que reflejen el estado general del sistema (Navarro *et al.*, 2010a).

2.3. Aplicación de la DMA en los embalses

En el caso de los embalses, al tratarse de sistemas artificiales, la DMA propuso la expresión “potencial ecológico” para diferenciarla del “estado ecológico”, que se utiliza para las masas de agua naturales. Dicho potencial se establece mediante un índice que calcula indicadores de calidad biológica, hidromorfológica y físico-química.

Las variables que se evalúan en los embalses para llegar a calcular el potencial ecológico son la concentración de clorofila *a*, la biomasa y la composición del fitoplancton y, dado que los pantanos constituyen medios propicios para el desarrollo de crecimientos masivos de algunas cianofíceas que pueden tener graves efectos sobre la salud humana y el ganado, se incluye también la relevancia de las cianobacterias. Una vez conocidos los valores de estos indicadores, se establece una correspondencia entre sus valores y una categoría de potencial ecológico o de calidad (de mala a muy buena).

2.4. El zooplancton, olvidado

Desde la implementación de la Directiva, se han desarrollado diferentes herramientas para conseguir clasificar la calidad del agua. Estas nuevas técnicas de evaluación están basadas en criterios anteriores (OECD, 1982; Palmer *et al.*, 1992; Premazzi & Chiaudani, 1992; Swedish-EPA, 2000; Wright *et al.*, 2000) y, entre ellos, los basados en organismos acuáticos que han sido utilizados ampliamente como indicadores biológicos para comprobar la calidad del agua

(Margalef, 1965; Saksena, 1987). Sin embargo, de manera sorprendente para muchos ecólogos (Moss, 2007; Caroni & Irvine, 2010; Davidson *et al.*, 2011; Jeppesen *et al.*, 2011; Ejsmont-Karabin, 2012), el zooplancton no ha sido incluido como Indicador de Calidad Biológica, a pesar de ser considerado un componente esencial de las redes tróficas pelágicas (Jeppesen *et al.*, 2011). Estos últimos autores, apuntan que la decisión de excluir el zooplancton, decisión poco sabia, es el resultado de su exclusión de los programas de seguimiento desde hace mucho tiempo; y esta exclusión puede estar basada en la financiación. Caroni & Irvine (2010), a favor de la inclusión del zooplancton, sugieren tres argumentos que pueden estar en la base de su exclusión en la DMA:

1. En la zona pelágica de un sistema acuático el zooplancton cobra vital importancia como eslabón trófico que une la producción primaria (fitoplancton) con niveles tróficos superiores. Por tanto, el zooplancton, dado que ocupa una posición intermedia en la red trófica, es sensible a las presiones "bottom-up" y "top-down" (McQueen *et al.*, 1986) lo que haría difícil interpretar su respuesta a los efectos antropogénicos y lo invalidaría como indicador.
2. El zooplancton solo es útil para la evaluación en aguas estancadas. Esta tampoco parece ser la causa real, ya que la DMA acepta que no todos los grupos bióticos sean aplicables a las valoraciones ecológicas en todos los tipos de masas de agua; además, el fitoplancton está incluido en el Anexo V de la Directiva.
3. No hubo nadie con conocimiento y experiencia de ecología de zooplancton entre aquellos que redactaron la Directiva. Esta explicación, aunque algo atrevida, es la más plausible para Caroni & Irvine (2010), además de ser una de las que fue sugerida frecuentemente durante las primeras discusiones de la Directiva, según su artículo.

2.5. El zooplancton como bioindicador de la calidad del agua

El uso de zooplancton para la caracterización ambiental de sistemas acuáticos es potencialmente ventajoso, por lo que las especies indicadoras de zooplancton han sido utilizadas para determinar cambios en el estado trófico (Fuller *et al.*, 1977; Sprules, 1977; Mäemets, 1983; Radwan & Popiolek, 1989; Ejsmont-Karabin, 1995, Duggan *et al.*, 2002). Las ventajas del uso del

zooplancton como indicadores del estado trófico se deben tanto a sus características biológicas y ecológicas como a la facilidad de su manipulación y estudio frente a otros organismos como el fitoplancton.

- Son organismos que discriminan sus respuestas al medio ambiente, integrando factores físicos, químicos y biológicos en el tiempo. En vista del pequeño tamaño corporal del microzooplancton y de sus elevadas tasas metabólicas específicas, se sabe que la estructura y composición de los ensamblados de zooplancton se altera con la eutrofización (Park & Marshall, 2000); además tiene una respuesta más lenta que el fitoplancton, por lo que integra mejor los episodios anteriores (Attayde & Bozelli, 1998).
- Tiene un papel importante en el ciclo de nutrientes y la transferencia de energía, puesto que sus representantes están situados entre los niveles tróficos superiores y los productores primarios, siendo sensibles por lo tanto a efectos tanto de control de nutrientes (“bottom-up”) como de depredación (“top-down”) (Caroni & Irvine, 2010).
- Los tiempos de generación individuales son reducidos; debido a ello, los cambios en la composición específica, por ejemplo, los de las comunidades de rotíferos, pueden ser detectados en estudios a corto plazo, ya que generalmente muestran una rápida respuesta a las alteraciones en su hábitat (Attayde & Bozelli, 1998). Pero además, los tiempos de generación son suficientes para integrar los efectos de problemas crónicos (Cairns *et al.*, 1993).
- Otra característica importante es que las especies de zooplancton tienden a tener amplias distribuciones geográficas (Carter *et al.*, 1980; Shurin *et al.*, 2000), por lo que las diferencias locales en la comunidad generalmente no provienen de la limitación a la dispersión (Whitman *et al.*, 2004). Así, la variación en la composición de especies en una región se encuentra más comúnmente asociada con características ambientales como las que configuran el estado trófico (Mäemets, 1983; Radwan & Popiolek, 1989; Ejsmont-Karabin, 1995; Duggan *et al.*, 2002).
- Finalmente, debido a que la identificación del zooplancton puede ser realizada con facilidad en relación a otros organismos indicadores, y a

que son organismos abundantes en sistemas acuáticos, utilizar estos organismos como indicadores de las condiciones ambientales del ecosistema puede ser útil como herramienta de gestión para las organizaciones con recursos limitados para estudiar sus sistemas acuáticos (Whitman *et al.*, 2004).

Por tanto, desde el punto de vista de la ecología, se puede concluir que el zooplancton de las aguas dulces ocupa una posición esencial dentro de la red trófica del ecosistema de los lagos y embalses, es sensible a los impactos antrópicos (Caroni & Irvine, 2010) y, muestreando tanto en el agua, como en el sedimento, posee un fuerte valor indicador que no puede ser cubierto con el muestreo de peces y fitoplancton sin un grande y costoso esfuerzo (Jeppesen *et al.*, 2011). El conocimiento de las comunidades de zooplancton y su respuesta a las variaciones ambientales aporta un eficaz componente para la evaluación de los lagos, que puede ser usado en combinación con el conocimiento de otros elementos biológicos, la química del agua y la hidromorfología (Caroni & Irvine, 2010).

Algunos autores (Caroni & Irvine, 2010; Jeppesen *et al.*, 2011) recomiendan encarecidamente a la Unión Europea que incluya el zooplancton como un Indicador de Calidad Biológica central en las valoraciones de la DMA. Si se seleccionan las medidas correctas, el zooplancton puede ser un indicador eficaz del estado trófico y de la calidad ecológica de los lagos, por lo que es necesario que se emprendan ejercicios regionales de calibración para obtener métricas relevantes y robustas también para el zooplancton, como se ha hecho para el caso de los peces, el fitoplancton, los macrófitos y los invertebrados bentónicos (Jeppesen *et al.*, 2011).

Una desafortunada consecuencia de no incluir el zooplancton como indicador de las condiciones de los lagos en la DMA ha causado una disminución general de su uso como indicador del estado de los lagos (Jeppesen *et al.*, 2011). En algunos países, las autoridades nacionales han decidido reducir sustancialmente o excluir completamente el muestreo del zooplancton de los futuros programas de seguimiento nacionales con referencia a los programas de valoración de la DMA, a pesar de las recomendaciones de no excluir el zooplancton realizadas por los científicos responsables del desarrollo y funcionamiento de los programas (Jeppesen *et al.*, 2011).

Hay un gran riesgo de que la cantidad de tiempo y dinero dedicados al seguimiento de las aguas, propuesto por la DMA, comprometan el proporcionar una evaluación ecológica robusta de las aguas superficiales (Hatton-Ellis, 2008); o aún peor, que el seguimiento responda al cumplimiento de acuerdos políticos más que a objetivos ecológicos (Howarth, 2006). La ausencia del zooplancton en las recomendaciones de la DMA europea (2000/60/EC) no está argumentada científicamente y, por tanto, cumplir con los requisitos de esta demanda internacional no es estrictamente sinónimo de protección ambiental (Caroni & Irvine, 2010).

3. EL ESTUDIO QUE AQUÍ SE PRESENTA

3.1. El zooplancton estudiado en embalses

Los embalses suelen tener el zooplancton compuesto mayoritariamente por 4 grupos de animales: Protozoos, Rotíferos, Cladóceros y Copépodos (Armengol, 1982). Los Protozoos constituyen un grupo muy heterogéneo que incluye a las especies unicelulares pero sin capacidad para realizar la fotosíntesis; dentro de este grupo destacan por su abundancia los Heteroflagelados y los Ciliados (Armengol, 1982; Simek *et al.*, 1999; Comerma *et al.*, 2003). Los Rotíferos son uno de los grupos primarios de invertebrados de agua dulce, son pluricelulares y con un tamaño de 50 a 2000 μm aproximadamente; están ampliamente extendidos y son filtradores importantes de las algas y las bacterias, por lo que juegan un papel fundamental en los ecosistemas de agua dulce (Segers, 2008), junto con los microcrustáceos. Estos últimos, dentro de los ecosistemas que tratamos en este estudio (los embalses), están compuestos fundamentalmente por Cladóceros y Copépodos. Los primeros son mayoritariamente filtradores de algas, son abundantes y de mayor tamaño que los Rotíferos, por lo que son la presa favorita para los depredadores visuales (Bernardi *et al.*, 1987). Por último, son dos los grupos de Copépodos más frecuentes en el plancton pelágico de embalses, los calanoides y los ciclopoideos, que han sido considerados mayoritariamente herbívoros y carnívoros, respectivamente, en la literatura (aunque esta generalización sea muy discutible); ambos poseen reproducción sexual y tamaños similares a los Cladóceros (salvo los juveniles -nauplios-, más semejantes a los rotíferos), pero

presentan mayor rapidez de movimientos, siendo menos vulnerables a la depredación (Margalef, 1983).

La ubicuidad y abundancia de Rotíferos, Cladóceros y Copépodos explica que sean estos tres grupos los principales componentes del zooplancton de aguas dulces en los estudios limnológicos (Segers, 2008); sin embargo, en el presente estudio, también se quiso prestar atención a los Ciliados, puesto que sus comunidades pueden ser muy importantes en bucles microbianos, redes tróficas y como posibles indicadores de eutrofización (Comerma *et al.*, 2003; Mieczan & Tarkowska-Kukuryk, 2008; Thelaus *et al.*, 2008; Hisatugo *et al.*, 2014); por ello se recontaron y en algunos análisis se tuvo en cuenta su densidad.

3.2. El zooplancton indicador de la calidad del agua en los embalses

En el contexto explicado anteriormente, este trabajo pretende analizar el papel del zooplancton como indicador de la calidad del agua de los embalses, utilizando los datos obtenidos durante tres años en invierno y verano en 20 embalses del ámbito de actuación de la CHJ. Y para ello, se siguió un esquema que contemplaba en un primer lugar la información descriptiva recopilada: la limnología de los embalses y la identificación y presencia de todas las especies halladas en cada momento y embalse. En segundo lugar el estudio ecológico de las comunidades zooplanctónicas: la estructura de la comunidad, su relación con el medio y la obtención desde el conocimiento de sus requerimientos en los diferentes embalses de su valor indicador de la calidad del agua. Por tanto, esta tesis además del capítulo de introducción, presenta tres capítulos básicamente descriptivos que servirán de fuente documental (2, 3 y 4) y otros tres relacionales e inductivos (5,6 y 7).

Además de este Capítulo 1 (Introducción general), en el siguiente capítulo (Capítulo 2) se detallan el Material y los Métodos utilizados tanto en la toma de muestras y observación de organismos como en los análisis y elaboración de los resultados. Además, en él se sitúan los embalses en un contexto geográfico y ecológico.

En el Capítulo 3 se describen las principales especies que aparecieron en los muestreos; se trata de un capítulo con un enfoque taxonómico y en el que se referencian las especies encontradas. Se detalla cuándo se observaron estas

especies y su autoecología, procurando también incluir la información de otros autores.

El extenso Capítulo 4 contiene todos los resultados básicos del estudio, presenta la abundancia (densidad y biomasa) del zooplancton de cada embalse en el tiempo, los grupos que resultan relevantes de cada momento y embalse y sus circunstancias ambientales.

En el Capítulo 5 se presenta la estructura de la comunidad de zooplancton, se tratan los descriptores relativos a la riqueza específica y a la diversidad ecológica. Tanto la riqueza como la diversidad se analizan con dos objetivos: i) encontrar los factores de control o estructuradores de ésta en la comunidad, y ii) evaluar la relevancia de la ubicación geográfica de los embalses sobre la riqueza específica.

El capítulo 6 analiza la relación de las especies de zooplancton con el ambiente, gracias a la aplicación de estadística multivariante. Se pretende establecer qué factores abióticos y bióticos del ambiente explican mejor la estructura y dinámica del zooplancton y qué parte de esta explicación se pueda deber a las respuestas de determinadas especies.

Finalmente, el Capítulo 7 trata de relacionar diferentes métricas calculadas sobre este grupo funcional, el zooplancton, con el estado trófico o de calidad del agua que presentan los embalses descritos por diferentes variables físico-químicas y biológicas. Se pretende establecer la relevancia de tales métricas para poder abogar por la utilización del zooplancton como un indicador más de la calidad del agua.

Las últimas secciones son las que recogen un resumen y las conclusiones finales, la bibliografía utilizada y los apéndices.

Capítulo 2

Lugares de estudio

Material y métodos

La información sobre los lugares en los que se ha estudiado el zooplancton objeto de esta tesis se recopiló a partir de las bases de datos de la “Red Biológica de Embalses”, Proyecto de seguimiento de la calidad del agua de los embalses enmarcado dentro de la “Red de Calidad de aguas” de la Confederación Hidrográfica del Júcar. Ésta, junto con el Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino, como organismos directores y financiadores de los estudios, y TECNOMA S.A. como empresa encargada de la ejecución de los muestreos e informes durante los años 2006 a 2009, fueron la fuente de la información ambiental necesaria (variables físico-químicas y biológicas) para la realización de este trabajo. La autora de la tesis fue la encargada, por contratación de la Universidad de Valencia, del análisis de la comunidad zooplanctónica dentro de dicho proyecto, así como de las primeras campañas de muestreos. Aquí se describen los embalses en función de sus variables limnológicas, así como el material y métodos utilizados tanto en el campo como en el laboratorio y gabinete.

1. ÁREA DE ESTUDIO Y EMBALSES MUESTREADOS

Este trabajo se llevó a cabo en los embalses del ámbito territorial correspondiente a la Confederación Hidrográfica del Júcar (CHJ en adelante), que tiene una extensión total de 42.989 km² y se extiende por las provincias de Albacete, Alicante, Castellón, Cuenca, Valencia y Teruel, además de una pequeña zona en la provincia de Tarragona (Real Decreto 650/1987, de 8 de mayo). Para el estudio se tomaron muestras en los 20 embalses (de los 43 que engloba la CHJ) que se encuentran en la red hidrográfica principal y que se incluían en el plan de seguimiento (Fig. 2.1). En la figura 2.2 se muestra una imagen de su situación geográfica incluyendo los usos del territorio dónde se enclavan.

- 1.- Arenós
- 2.- Sitjar
- 3.- María Cristina
- 4.- Regajo
- 5.- Arquillo de San Blas
- 6.- Benagéber
- 7.- Loriguilla
- 8.- La Toba
- 9.- Alarcón
- 10.- Contreras
- 11.- Cortes
- 12.- Naranjero
- 13.- Escalona
- 14.- Tous
- 15.- Bellús
- 16.- Forata
- 17.- Beniarrés
- 18.- Guadalest
- 19.- Amadorio
- 20.- Tibi

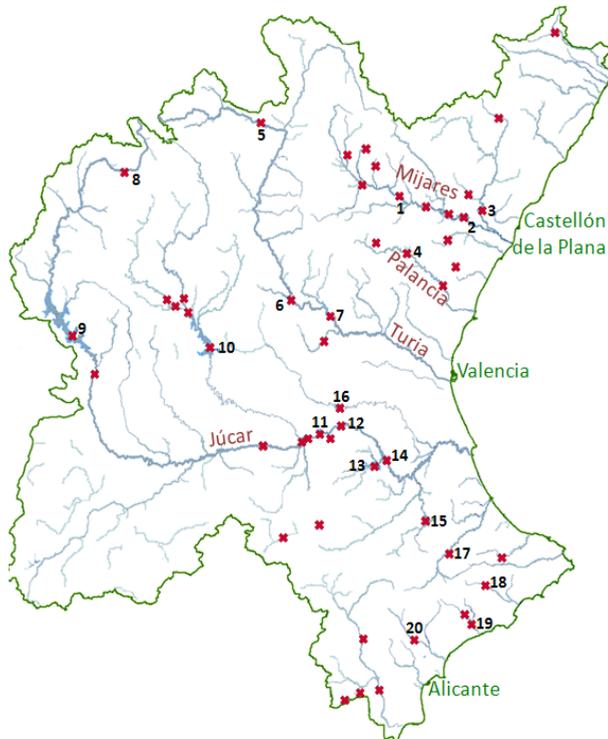


Figura 2.1. Localización (aspas) de los embalses sobre el mapa de la red hidrográfica principal de la CHJ (fuente: www.chj.es). Los numerados son los estudiados y su nombre se lista en la columna izquierda.

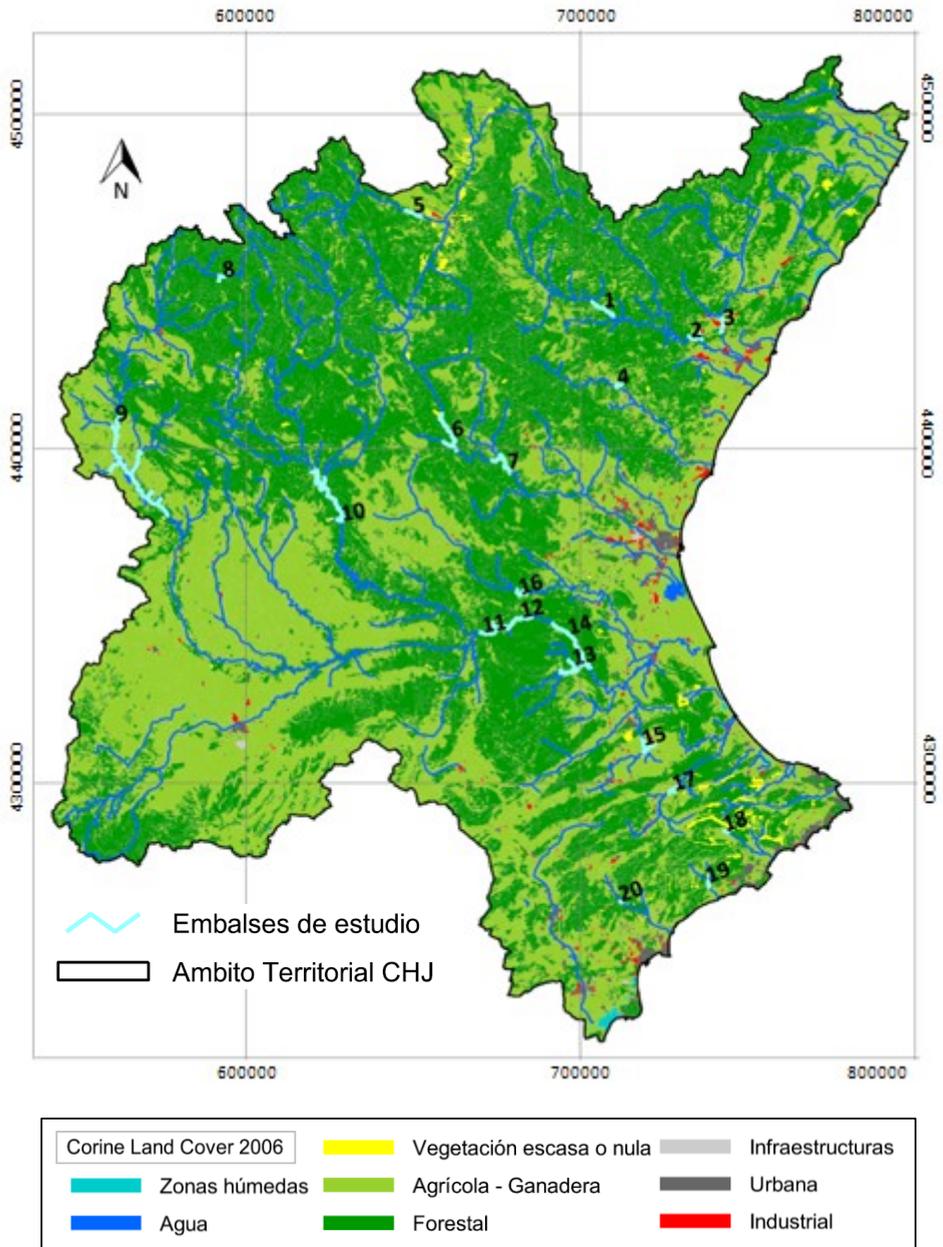


Figura 2.2. Plano de localización de embalses y red hidrológica (fuente: CHJ) y adaptación de la capa de coberturas y uso del territorio Corine Land Cover de 2006 (cedido por el © Instituto Geográfico Nacional de España). Coordenadas UTM, datum ETRS89, huso 30.

El 25 % de la superficie total de la cuenca se sitúa en cotas por encima de los 1000 m. El resto de la cuenca se halla por debajo de esta cota: el 42% corresponde a la llanura manchega y el 33% a la zona de transición entre las zonas altas interiores y la costa. Los relieves interiores son fundamentalmente calizos, exceptuando el Desierto de las Palmas y la Sierra del Espadán, de origen silíceo, y algún valle interior como Navarrés, Villena o Ayora, de materiales arcillosos y seleníticos. Ello supone una superficie total de tipo calcáreo del 85% distribuida entre calcarenitas, calizas, dolomías y margas, ninguno de los embalses estudiados está fuera de la influencia de este tipo de suelos (fuente: www.chj.es).

La cuenca es de clima básicamente mediterráneo, con un intenso y largo periodo estival. Sin embargo, se producen algunas variaciones por la influencia de la costa y de las cadenas montañosas (eje noroeste-suroeste) dando lugar a irregularidades climáticas y a marcadas diferencias entre norte y sur, y entre este y oeste (Plan Hidrológico de Cuenca 2009-2015 de la CHJ).

Los cauces incluidos en el área de actuación de la CHJ tienen un régimen marcadamente mediterráneo, caracterizado por fuertes sequías en verano frente a crecidas e inundaciones en otoño. Sólo tres ríos superan un caudal medio de 10 m³/s, el Mijares, el Turia y el Júcar, siendo el Júcar el más caudaloso. Los otros ríos donde se encuentran embalses de este estudio, como el Cabriel, Albaida, Magro, Palancia, Serpis, Guadalest, Amadorio y Monegre, son de menor caudal (www.chj.es).

Los usos a los que se destinan los recursos hídricos disponibles son básicamente el abastecimiento a la población, el abastecimiento industrial y, sobre todo, regadíos debidos a la gran extensión de regadío existente en la cuenca (Fig. 2.2). Además, están los usos no consuntivos, correspondientes al aprovechamiento hidroeléctrico, las áreas de recreo y el mantenimiento de caudales ecológicos.

Los 20 embalses estudiados se describen en dos fases, a continuación una visión de los embalses en sus sistemas, por conexión hídrica o paisaje común (según CHJ) y con más detalle sobre su limnología en el Anexo 1.

1.1. SISTEMA JÚCAR: Toba, Alarcón, Contreras, Cortes, Naranjero, Escalona, Tous, Bellús y Forata

El Sistema Júcar es el de mayor longitud y extensión del estudio y en el que mayor número de embalses fueron estudiados; todos ellos están situados en el cauce del río Júcar o sus afluentes (Fig. 2.1 y 2.2). En el Anexo I se describen las variables limnológicas de cada uno de los embalses.

El embalse de la Toba se encuentra en la cabecera del río Júcar, rodeado de zonas de bosque de pino y de matorral. Bastantes kilómetros aguas debajo de él está el embalse de Alarcón, el de mayor extensión dentro de la CHJ, rodeado en su mayoría de terrenos de labor de secano, menos en la cabecera donde hay más pinada y matorral. Los terrenos que se encuentran algunos kilómetros aguas abajo son en su mayoría campos de cereal y viñedos. Uno de los afluentes más importantes del río Júcar es el río Cabriel, río que transcurre sobre todo entre zonas boscosas y de matorral, y a mitad de su recorrido tiene el embalse de Contreras, el segundo más grande de esta demarcación.

El tramo que sigue a la unión de estos dos ríos (Júcar y Cabriel) tiene un gran número de embalses, dos de los cuales se incluyen en este estudio (Cortes y Naranjero); los terrenos por los que discurre este tramo de río con represas son en su mayoría de matorral esclerófilo. Aguas abajo, se encuentran los otros dos embalses de este sistema en estudio; son el embalse de Tous, en el mismo cauce del río Júcar, y el embalse de Escalona, en el cauce del río Escalona, afluente del anterior, que se une al Júcar a la altura del pantano de Tous. Estos dos embalses se hallan muy cercanos uno del otro (4 km aproximadamente), en una zona dominada por matorral y pinos aislados.

Los últimos dos embalses que pertenecen al sistema Júcar están en el cauce de dos afluentes que se unen al río Júcar en sus últimos kilómetros antes de la desembocadura. El embalse de Bellús pertenece al cauce del río Albaida, al sur del río Júcar; tanto el río como el embalse se encuentran en una zona con abundantes núcleos de población a su alrededor y con un denso y variado tejido industrial y agrícola. El último afluente relativamente importante que se une al Júcar (desde el norte) es el río Magro, donde se encuentra el embalse de Forata; antes de llegar al embalse, este río discurre en un principio entre viñedos y, más tarde, por bosques de pinos, aunque también se encuentra afectado por las poblaciones y la zona industrial de la comarca de Utiel-Requena.

1.2. SISTEMA TURIA: Arquillo de San Blas, Benagéber y Loriguilla

Los tres embalses estudiados en este trabajo que pertenecen al Sistema Turia están situados en su cauce. Uno, en cabecera, en la provincia de Teruel, y dos, en el cauce medio del río. El embalse de Arquillo de San Blas, cercano a la ciudad de Teruel, está rodeado de terrenos de cultivo de cereal al norte y de terrenos de matorral y árboles aislados al sur. Ya en la provincia de Valencia, se encuentra el embalse de Benagéber, rodeado fundamentalmente de bosque de pinos. Y unos kilómetros más abajo, el embalse de Loriguilla, último embalse de este sistema, que se encuentra en la transición de la pinada al matorral (Fig. 2.1 y 2.2). En el Anexo I se describen las variables limnológicas de cada uno de los embalses.

1.3. SISTEMA MIJARES: Arenós, Sitjar, María Cristina y Regajo

Este sistema engloba tres embalses de la cuenca del río Mijares y uno situado en el cauce del río Palancia, que ha sido incluido en el mismo sistema por su proximidad y afinidad paisajística. Hasta la llegada al embalse de Arenós, rodeado de pinos y encinas, el río Mijares recorre gran diversidad de ambientes (cultivos, bosques, matorral) y núcleos poblacionales. Aguas abajo se encuentra el embalse de Sitjar, rodeado de matorral. Y el siguiente es María Cristina, situado en el contexto urbano del cauce de la Rambla de la Viuda, afluente final del río Mijares. El embalse del Regajo, situado a mitad del río Palancia, discurre también entre terrenos de cultivos de secano y zonas de bosque y matorral (Fig. 2.1 y 2.2). En el Anexo I se describen las variables limnológicas de cada uno de los embalses.

1.4. SISTEMA SUR: Beniarrés, Guadalest, Amadorio y Tibi

Está constituido por embalses que no pertenecen a la misma cuenca, pero que comparten la característica de situarse al sur de la demarcación de la CHJ, en la provincia de Alicante. Todos están en cauces de ríos de pequeño tamaño y poco caudal. Estos son los ríos Serpis, Guadalest, Amadorio y Monnegre. Los terrenos sobre los que discurren y se sitúan sus embalses son campos de cultivo fundamentalmente de secano y zonas de matorral y pinos dispersos, aunque el río Serpis también atraviese una zona con ciudades relativamente grandes (Alcoi, Cocentaina) y bastante industrializada (Fig. 2.1 y 2.2). En el Anexo I se describen las variables limnológicas de cada uno de los embalses.

2. MÉTODOS DE OBTENCIÓN DE LAS VARIABLES ESTUDIADAS

2.1. Campañas de muestreo

Tanto la planificación de las campañas de muestreo como la ejecución de los mismos fueron llevados a cabo por la empresa TECNOMA S.A. y siguieron los pliegos de condiciones de la Confederación Hidrográfica del Júcar. Desde 2006 a 2009 se realizó una campaña por estación del año, aunque sólo en las campañas de invierno y de verano se tomaron muestras de zooplancton; por eso, los datos de estas dos estaciones del año son las que se utilizan en esta tesis. Sin embargo, para ocasiones en las que se requiere información de carácter anual y se dispone de la información, como por ejemplo para el cálculo de los índices de estado trófico, se usarán los valores de las cuatro campañas de muestreo.

Los muestreos de zooplancton utilizados en este estudio se realizaron desde verano de 2006 hasta verano de 2009, como hemos comentado, con periodicidad semestral. Las muestras de invierno se tomaron entre la última semana de enero y la primera de febrero, y las de verano, entre la última semana de julio y la primera de agosto. Se cubrió, por tanto, un periodo de 42 meses, que abarcó 4 veranos y 3 inviernos. Se ha elaborado una tabla (en el Anexo 3) con las abreviaturas de los nombres de embalses y momentos de muestreo que se podrán encontrar a lo largo del texto.

Tanto la toma de muestras como la medida de las distintas variables ambientales, se realizaron el mismo día y en el mismo punto de muestreo. Este lugar, siempre próximo a la presa del embalse, se señaló con una boya para mantener en las sucesivas campañas el mismo punto de muestreo.

2.2. Factores ambientales considerados

Los muestreos siguieron los estándares establecidos para toma de muestras, conservación y transporte de las mismas. Se siguieron las normas internacionales ISO/CEN para cada tipo de variable a analizar, que garantizan el suministro de información de calidad y comparabilidad científicas. A nivel general, se tuvieron en cuenta los criterios recogidos en la norma: ISO 5667-3:1985 (E) de estándares internacionales y la norma ISO 5667-3:1995 (Calidad del Agua). La empresa TECNOMA S.A., que realizó la toma de muestras, transporte y conservación, así como la mayoría de los análisis está acreditada

por la Entidad Nacional de Acreditación (ENAC), con nº de acreditación 366/IE523. En general, para garantizar la correcta ejecución de todos los trabajos, el laboratorio TECNOMA S.L. posee un sistema de garantía de Calidad, ya ajustado durante el periodo de estudio a los requisitos de la norma UNE-EN ISO 17025. Además, está acreditado para actividades de Inspección en el área medioambiental por ENAC, con nº de acreditación 114/EI211. Por tanto, en esta tesis no se detallará extensamente la metodología de obtención de las diferentes variables ambientales, puesto que son datos íntegramente aportados por otros y que siguen protocolos estandarizados. Para mayor detalle de la metodología empleada para el análisis de las distintas variables, se puede consultar en la página web de la CHJ (fuente: www.chj.es). Una recopilación de las abreviaturas utilizadas para nombrar la mayoría de las variables se puede ver en el Anexo 3.

Gracias a las bases de datos de la CHJ, se pudo disponer de los valores de las siguientes variables, de las que se indica sucintamente el método empleado para su obtención (Fig. 2.3):

- a) Datos geomorfológicos de embalse: volumen de agua embalsada, altitud y latitud a la que se encuentra.
- b) Variables físico-químicas medidas *in situ*, registradas en muestreos de toda la columna de agua con una sonda multiparamétrica; se obtuvieron perfiles completos de la temperatura, conductividad, concentración de oxígeno disuelto, pH y turbidez. También se midió la profundidad de visión del disco de Secchi (transparencia del agua).
- c) Concentraciones de nutrientes: análisis en laboratorio de las distintas formas del nitrógeno y del fósforo a partir de una muestra de 2 litros tomada en el epilimnion (aproximadamente a 2 m de profundidad) con botella hidrográfica de tipo Ruttner. Los nitratos, nitritos y fosfatos se analizaron mediante espectroscopía UV-VIS, el nitrógeno Kjeldahl mediante la técnica del Standard Method 4500 Norg B, y el fósforo total se cuantificó mediante la técnica de espectrofotometría de absorción molecular.
- d) Variables biológicas: análisis en laboratorio de la concentración de la clorofila *a* y densidad y biomasa de fitoplancton a partir de una muestra

de agua tomada mediante un cilindro de goma traslúcido de 4 cm de diámetro en la parte de la columna de agua perteneciente a la zona fótica. La profundidad de la zona fótica se calculaba como $2,5 \times$ Profundidad de visión del disco de Secchi (OECD, 1982). El cilindro de goma se tapaba herméticamente en su parte superior para poder extraer el volumen de agua de su interior al sacarlo del agua. Tras homogeneizar la muestra obtenida, se dividía en dos botellas una de 1 l, para la obtención de la concentración de clorofila *a*, y otra de 250 ml, para el análisis de fitoplancton. La muestra para la medida de la concentración de clorofila *a* se mantenía en frío hasta su llegada al laboratorio, donde se analizó según los criterios de la norma ISO 10260:1992 (“Water quality. Measurement of biochemical parameters. Spectrometric determination of the chlorophyll-a concentration”). La muestra para el análisis de fitoplancton se fijó inmediatamente con lugol en el campo. El fitoplancton se recató en el laboratorio con la técnica de Ütermohl y siguiendo las recomendaciones de Lund *et al.* (1958), Rott (1981) y Hillebrand *et al.* (1999). Así, se obtuvieron entre otros descriptores de esta comunidad, el biovolumen de sus organismos y las densidades de las poblaciones, y con ello, la biomasa total.

2.3. El muestreo del zooplancton

La muestra de zooplancton se obtuvo de la mezcla y homogenización de tres volúmenes extraídos a diferentes profundidades con botella hidrográfica de tipo Ruttner (cilindro opaco) de 2 litros de capacidad (Fig. 2.3). Las profundidades a las que se tomaba las submuestras dependían de si la columna de agua del embalse se encontraba estratificada o no, información que se obtenía gracias a los perfiles verticales de temperatura analizados con la sonda mutiparamétrica citada. En caso de encontrarse estratificada la columna, se extraía una submuestra en el centro de cada capa (epilimnion, metalimnion e hipolimnion) y, en caso de ser un periodo de mezcla, se dividía equitativamente la columna de agua en tres partes y se tomaba una muestra en el centro de cada una. Todo el volumen de agua mezclada (6 litros) se pasaba a través de un filtro de Nylal de 45 μm de luz de malla que se depositaba en un frasco de 80 ml con una solución fijadora de formol al 4%. Sobre esta muestra se realizó el estudio cuantitativo del zooplancton y por ello en adelante será citada como la “muestra cuantitativa”.

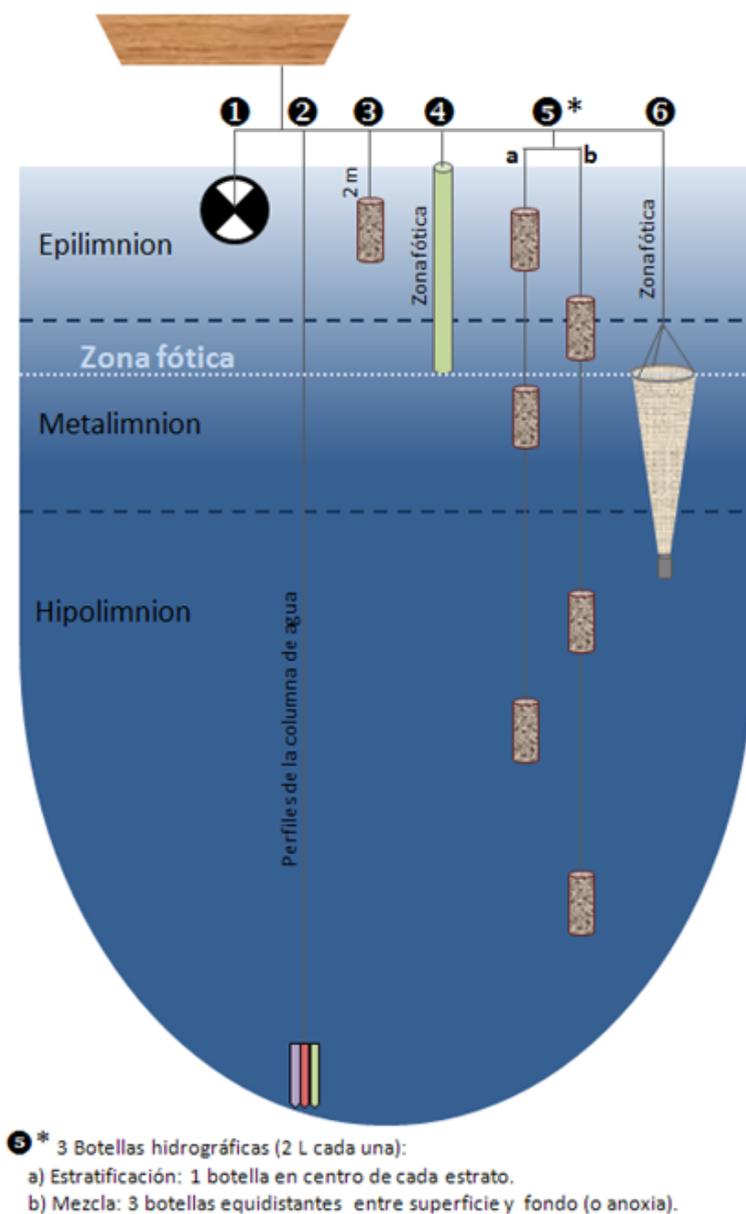


Figura 2.3. Esquema de la toma de muestras y preparación para el posterior análisis. La numeración coincide con el esquema siguiente.

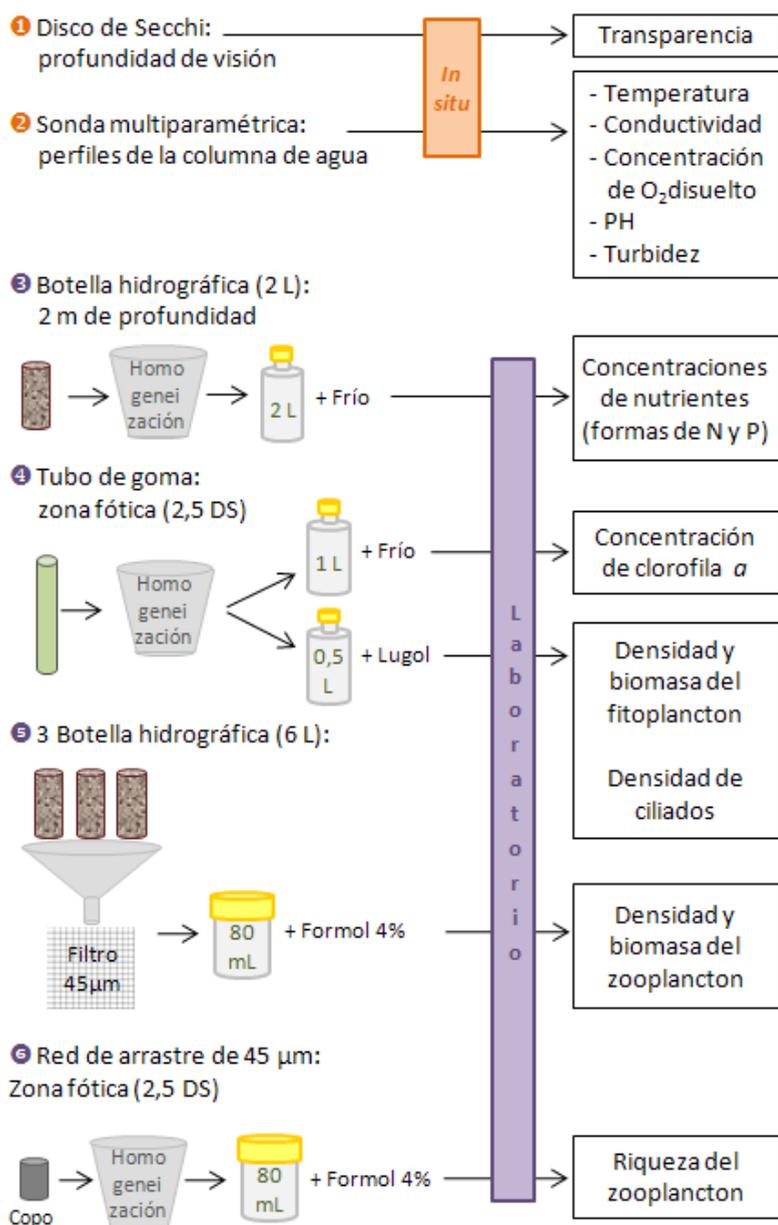


Figura 2.3. Continuación.

Además, también se obtuvo una muestra complementaria mediante una red estándar tronco-cónica de arrastre vertical de 45 μm de luz de malla y 30 cm de diámetro (Fig. 2.3). Esta red conseguía una muestra integrada de la parte de la columna de agua perteneciente a la zona fótica, a la misma profundidad a la que se había sumergido el cilindro de goma explicado anteriormente (del cual se obtendría la concentración de clorofila *a* y la biomasa de fitoplancton). La muestra obtenida en el copo (vértice del cono donde quedan retenidos los organismos filtrados) se depositaba en un frasco de 80 ml con una solución fijadora de formol al 4%. A esta muestra le llamaremos a partir de ahora "muestra cualitativa".

3. ESTUDIO DEL ZOOPLANCTON EN EL LABORATORIO

3.1. Observación y recuento

Los Ciliados fueron contados en las muestras que contenían el fitoplancton siguiendo los mismos métodos ya citados para las microalgas y obteniendo su densidad total. Para el estudio del metazooplancton (rotíferos, cladóceros y copépodos), como se comenta en el apartado de la toma de muestras, en el laboratorio se recibían dos frascos de 80 ml cada uno. Uno con la muestra cuantitativa, es decir, la que se obtuvo botella hidrográfica, y el otro con la muestra complementaria cualitativa (de red). A partir de la muestra cuantitativa se realizó el recuento de zooplancton, es decir, con ella se determinó la densidad de cada uno de los taxones encontrados. La muestra cualitativa se utilizó para: i) complementar la riqueza de especies de la muestra cuantitativa, ii) tener mayor número de individuos a manipular para una mejor determinación taxonómica, y iii) tomar las medidas corporales necesarias para el cálculo de la biomasa.

Las muestras fueron observadas con un microscopio óptico invertido modelo Olympus CK2 (Fig. 2.4). Se utilizaron cámaras Utermöhl tubulares de plexiglás de sedimentación de plancton (Fig. 2.4). Se esperó no menos de dos horas para que los organismos sedimentaran en el fondo de la columna. El recuento se realizó por barrido completo de toda la superficie basal de la columna; en general, a 100 aumentos. La identificación taxonómica de muchas

especies requirió, además, el montaje de los individuos en portaobjetos con cubre objetos y la utilización de aumentos mayores (400X o 1000X) para la determinación de caracteres morfológicos específicos.

En caso de que la densidad total de organismos no fuera muy elevada (menor de 500 ind/l), se contaba todo el volumen de la muestra. En el caso de que no fuera así, se contaba sólo parte de ella, tomando varias alícuotas (de volumen conocido) de la muestra original. Para esto había que asegurarse de homogeneizar bien la muestra, con tal de que la alícuota obtenida presentara la misma concentración y proporciones relativas de los organismos. En caso de contar sólo parte de la muestra, tras hacerlo, se realizaba siempre un barrido por el volumen total de la muestra para contabilizar los organismos, que por su baja densidad en la muestra, no hubieran aparecido en las alícuotas. Dado que la muestra cualitativa había sido tomada con una red de arrastre vertical, el volumen de agua filtrado fue mucho mayor que los 6 litros de la muestra cuantitativa, por lo que en ella había mucha mayor cantidad de individuos, y sólo fue necesaria la observación de alícuotas del volumen total de la muestra.



Figura 2.4. Material para la observación del zooplancton. Cámara Utermöhl tubular de sedimentación de plancton y microscopio óptico invertido (Modelo Olympus CK2).

3.2. Determinación taxonómica

Se utilizaron manuales específicos para la identificación de cada grupo taxonómico, así como artículos científicos de apoyo (Dussart, 1967a y 1969; Koste, 1978; Amorós, 1984; Einsle, 1993; Segers, 1995; Alonso, 1996; Orlova-

Bienkowskaja, 2001; Nogrady & Segers, 2002; Benzie, 2005; Tabla 2.3). Tanto en rotíferos como en microcrustáceos (cladóceros y copépodos), se intentó clasificar siempre a nivel de especie, e idealmente de subespecie o variedad.

Tabla 2.3. Principales guías utilizadas para el estudio taxonómico del zooplancton.

| Guías principales: | | |
|---|---------------------------|---|
| Rotíferos | Koste, W. 1978 | Rotatoria. Die Rädertiere Mitteleuropas. Ein Bestimmungswerk, begründet von Max Voigt, vol. 1, 2. Überordnung Monogononta (Germany). |
| Cladóceros | Alonso, M. 1996 | Crustacea, Branchiopoda. Fauna Ibérica, vol 57. Ed.: Ramos M.A. Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid. |
| Copépodos | Dussart, B.H. 1967a | Les copépodes des eaux continentales d'Europe occidentale. Tome I: Calanoïds et Harpacticoides. |
| | Dussart, B. H. 1969 | Les copépodes des eaux continentales d'Europe occidentale. Tome II: Cyclopoïdes et Biologie. |
| | Einsle U. 1993 | Crustacea, Copepoda, Calanoida und Cyclopoida. Süßwasser Fauna von Mitteleuropa. |
| Otras guías de apoyo: | | |
| Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world | Benzie, 2005 | Cladocera: The genus <i>Daphnia</i> (including <i>Daphniopsis</i>). Vol. 21. |
| | Nogrady & Segers, 2002 | Rotifera Volume 6: Asplanchnidae, Gastropodidae, Lindiidae, Microcodidae, Synchaetidae, Trochosphaeridae and <i>Filinia</i> . Vol. 18 |
| | Einsle, 1996 | Copepoda: Cyclopoida: Genera <i>Cyclops</i> , <i>Megacyclops</i> , <i>Acanthocyclops</i> . Vol. 10. |
| | Segers, 1995 | Rotifera, Part 2: The Lecanidae (Monogononta). Vol. 6. |
| Cladóceros | Amorós, 1984 | Crustacés cladocères. Introduction pratique à la Systématique des organismes des eaux continentales françaises. Bulletin mensuel de la Société Linnéenne de Lyon 3 y 4: 72 - 143. |

En muchos casos para el análisis taxonómico a nivel de especie es necesaria la manipulación de individuos, su disección o extracción de alguna estructura corporal con morfología discriminante para su determinación taxonómica. Para ello se hizo uso de pipetas de punta fina para separar el organismo del resto de la muestra, y de portaobjetos y cubreobjetos donde poder manipularlos y observarlos a la vez en el microscopio. En caso de que se fueran a utilizar objetivos de 40X ó 100X, en vez de portaobjetos se utilizaron cubreobjetos, ya que con estos objetivos el cristal sobre el que están

depositados los organismos tiene que ser de poco grosor para poder enfocarlos. Para su manipulado y disección de usaron pinzas y agujas de disección.

Dado que el ejemplar debe mantenerse siempre en medio líquido, puesto que su deshidratación se acelera rápidamente bajo la luz de la lámpara, en ocasiones durante la manipulación fue necesario añadir una gota de glicerina líquida para evitar la deshidratación. Una vez visibles todas las estructuras necesarias, se protegía la muestra con un cubreobjetos y se procedía a su identificación bajo microscopio.

A continuación se explica la metodología específica para cada uno de los grupos de zooplankton usada para su identificación taxonómica:

Rotíferos: En ocasiones, la morfología externa no es suficiente para la identificación taxonómica y se requiere la digestión de la lóriga, con el fin de obtener su mástax (aparato masticador), carácter básico de análisis para la especie. La faringe de los rotíferos presenta piezas duras y articuladas conocidas como *trophi* (que actúan a modo de dientes) y forman en conjunto el mástax (que actúa como el aparato masticador). Los *trophi* y mástax son muy variables, y dependen principalmente del régimen alimentario de cada especie; por ello son un buen identificador taxonómico. Para poder observar el mástax de los organismos y tras haber aislado al individuo del resto de la muestra o utilizado algunos de la muestra cuantitativa, se añadía una gota de lejía concentrada sobre él, que al digerir la materia orgánica de la lóriga lo dejaba al descubierto. Tras lo cual, se identificaba la especie con la ayuda de la guía correspondiente.

Cladóceros: Los ejemplares se aislaban en un portaobjetos con el fin de observar con detalle su morfología y estructura. La forma corporal es generalmente suficiente para la identificación a nivel de género, aunque para llegar a nivel de especie a veces sea necesaria la disección, a fin de separar del resto del cuerpo algunas estructuras características, como son el postabdomen, el escudo cefálico, los toracópodos, etc. En ocasiones, la transparencia de sus valvas permitía observar todas las estructuras, tanto externas como internas, con sólo variar el campo de visión del microscopio y no era necesaria la disección. Posteriormente, se procedía a la identificación a través de la guía correspondiente.

Copépodos: Necesariamente requirieron disección para su identificación taxonómica, puesto que la mayoría de los caracteres básicos para su taxonomía no son visibles claramente sin separar las estructuras. Algunos de estos caracteres son la morfología de las 5ª ó las 6ª patas, el receptáculo seminal de la hembra, los apéndices o estructuras de los pares de patas, las antenas, etc. Una vez obtenida la estructura y junto con el resto de caracteres útiles, se seguía la guía correspondiente hasta lograr la identificación. Del grupo de los copépodos, se calculó la densidad y la biomasa de los diferentes estadios de desarrollo: nauplio, copepodito y adulto. De este modo se obtuvo una información mejor sobre las poblaciones. También se indicó el sexo de los individuos adultos observados. Cuando los individuos eran inmaduros, y no tenían todavía desarrollados los caracteres taxonómicos y para asignar los a una determinada especie, se contabilizaron dentro de su orden (calanoida, cyclopoida y harpacticoida), ya claramente distintos incluso en los primeros estadios de desarrollo.

Ciliados: El trabajo realizado para la actual tesis doctoral no incluye una clasificación taxonómica de los ciliados encontrados. Sabemos que esto hubiera requerido fijación del material diferente y más apropiado a estos organismos.

3.3. Cálculo de la biomasa

Para obtener la biomasa de rotíferos, cladóceros y copépodos se midieron un mínimo de 25 individuos de cada taxón y, en el caso de no alcanzar esta cifra en algún grupo, se midió la totalidad de los organismos encontrados. La biomasa de cada especie se calculó siguiendo las ecuaciones propuestas por Dumont *et al.* (1975), Bottrell *et al.* (1976), Ruttner-Kolisko (1977), Rosen (1981) y Lawrence *et al.* (1987), y recopiladas en las tablas 2.4 y 2.5. En el caso de los rotíferos, se calculó en primer lugar el biovolumen individual ($\mu\text{m}^3/\text{ind}$) y posteriormente éste se transformó en peso fresco (PF) utilizando la equivalencia de $1 \mu\text{g} = 10^6 \mu\text{m}^3$. Para transformar el PF en peso seco (PS) se asumió que el 93% del contenido de los rotíferos es agua; por tanto, que $\text{PS} (\mu\text{g}) = 0,07 \cdot \text{PF} (\mu\text{g})$ (Malley *et al.*, 1989), a excepción del género *Asplanchna* donde $\text{PS} = 0,039 \cdot \text{PF} (\mu\text{g})$ (Dumont *et al.*, 1975). En el caso de los cladóceros y los copépodos, se utilizaron ecuaciones que permitían obtener directamente el PS (μg).

3.4. Matrices resultantes de especies

Como ya se ha comentado, todas las muestras analizadas en este estudio fueron tomadas en la columna de agua en la zona de la presa, generalmente la zona con mayor profundidad de cada embalse, por lo cual era de esperar que los organismos zooplanctónicos encontrados fueran euplanctónicos. Sin embargo, en las muestras también fueron observados algunos organismos cuyo hábitat está más ligado a la zona litoral, con vegetación o cercano al sedimento. Se elaboraron matrices completas, con todas las especies halladas, para los datos de densidad, para los de biomasa, y también de presencia/ausencia (Tablas 3.1, 3.2 y 3.3); igualmente se presenta una tabla con las abreviaturas correspondientes a algunas especies que a lo largo de la lectura de la tesis se van a encontrar (en el Anexo 3).

En función del objetivo de los análisis que se realizaron en este trabajo, en ocasiones se consideró la matriz de datos con todas las especies encontradas, pero en otras se excluyeron las especies infrecuentes, entre otras, las litorales o bentónicas. Y esto se hizo por dos motivos fundamentales: i) trabajar estrictamente con el plancton, y ii) evitar los indeseados efectos estadísticos que se producen cuando las matrices adolecen de ceros o valores muy inferiores a la media. Para evitar en la matriz una excesiva presencia de ceros o valores extremadamente pequeños, es una práctica común eliminar especies decidiendo un valor umbral de densidad o biomasa que deben superar para ser consideradas en la matriz a analizar; por ejemplo, eliminar todas las especies con densidad menor al 1% de la densidad total, y aquellas con que hayan aparecido en menos del 30% de las muestras, etc. Estos criterios de selección de especies de los listados que conforman las matrices se encuentran frecuentemente en la bibliografía (Dodson, 1992; Arnott *et al.*, 1998; Donald *et al.*, 2001; Stasko *et al.*, 2012). En este estudio y a la vista de los propios resultados, se decidió utilizar otros criterios diferentes a los citados para eliminar especies infrecuentes, ya que al eliminar especies con baja densidad se infravalora a los cladóceros y si se eliminan especies que no superen una biomasa mínima se infravaloran los rotíferos. Por ello, se decidió excluir únicamente a las especies de zooplancton que estuvieran presentes en un solo embalse o en menos del 5% de las muestras (con ello se eliminaron 13 taxones más).

Tabla 2.4. Fórmulas usadas para calcular el volumen de los diferentes taxones de *Rotifera*. Medidas: (v) volumen en μm^3 ; (a) longitud en μm ; (b) ancho en μm ; (c) profundidad en μm ; (d) diámetro en μm ; (r) radio en μm . Referencia: (RK) - Ruttner-Kolisko, 1977; (A) - Cuando no ha sido posible obtener ecuación en la bibliografía, se dan las ecuaciones de especies parecidas o figuras geométricas similares.

| Taxón | Fórmula | Referencia |
|------------------------------|---|----------------------------------|
| <i>Anuraeopsis fissa</i> | $v=0,03 \cdot a^3$ | RK |
| <i>Ascomorpha</i> spp. | $v=0,12 \cdot a^3$ | RK |
| <i>Asplanchna</i> spp. | $v=0,23 \cdot a^3$ | RK |
| Bdelloidea | $v=1,8 \cdot b^3$ | A - de <i>Collotheca</i> |
| <i>Brachionus</i> spp. | $v=0,12 \cdot a^3$ | RK |
| <i>Cephalodella</i> spp. | $v=0,52 \cdot a \cdot b^2$ | A - de <i>Trichocerca</i> |
| <i>Collotheca</i> spp. | $v=1,8 \cdot b^3$ | A - de <i>Conochilus</i> |
| <i>Colurella</i> spp. | $v=(4/3) \cdot \pi \cdot a \cdot b \cdot c$ | A - volumen de un elipsoide |
| <i>Conochilus</i> spp. | $v=0,26 \cdot a \cdot b^2$ | RK |
| <i>Dicranophorus</i> spp. | $v=0,52 \cdot a \cdot b^2$ | A - de <i>Trichocerca</i> |
| <i>Filinia</i> spp. | $v=0,13 \cdot a^3$ | RK |
| <i>Hexarthra</i> spp. | $v=0,13 \cdot a^3$ | RK |
| <i>Keratella cochlearis</i> | $v=0,02 \cdot a^3$ | RK |
| <i>Keratella quadrata</i> | $v=0,22 \cdot a^3$ | RK |
| <i>Keratella tropica</i> | $v=0,02 \cdot a^3$ | RK |
| <i>Euchlanis dilatata</i> | $v=0,1a^3$ | RK |
| <i>Lecane</i> spp. | $v=0,15 \cdot a^3$ | A - de <i>Pompholyx</i> |
| <i>Lepadella</i> spp. | $v=((4 \cdot \pi \cdot d^2 \cdot c)/3)/2$ | A - volumen de un hemi-esferoide |
| <i>Lindia torulosa</i> | $v=\pi \cdot d \cdot a$ | A - volumen de un cilindro |
| <i>Lophocaris salpina</i> | $v=0,1 \cdot a^3$ | A - de <i>Ploesoma</i> |
| <i>Macrochaetus sericus</i> | $v=0,12 \cdot a^3$ | A - de <i>Brachionus</i> |
| <i>Monomata</i> spp. | $v=0,52 \cdot a \cdot b^2$ | A - de <i>Trichocerca</i> |
| <i>Notholca</i> spp. | $v=0,035 \cdot a^3$ | RK |
| <i>Platyias quadricornis</i> | $v=0,12 \cdot a^3$ | A - de <i>Brachionus</i> |
| <i>Ploesoma hudsoni</i> | $v=0,1 \cdot a^3$ | RK |
| <i>Polyarthra</i> spp. | $v=0,28 \cdot a^3$ | RK |
| <i>Pompholyx sulcata</i> | $v=0,15 \cdot a^3$ | RK |
| <i>Proales</i> spp. | $v=0,52 \cdot a \cdot b^2$ | A - de <i>Trichocerca</i> |
| <i>Synchaeta</i> spp. | $v=(4 \cdot \pi \cdot r^3)/3$ | A - volumen de una esfera |
| <i>Testudinella patina</i> | $v=0,08 \cdot a^3$ | RK |
| <i>Trichocerca</i> spp. | $v=0,52 \cdot a \cdot b^2$ | RK |
| <i>Trichotria pocillum</i> | $v=0,1 \cdot a^3$ | A - de <i>Euchlanis</i> |

Tabla 2.5. Fórmulas usadas para calcular el peso seco de los microcrustáceos (PS en $\mu\text{g}/\text{ind}$). Medida de la longitud (L) en mm. Para los taxones donde no ha sido posible obtener ecuación en la bibliografía, se dan las ecuaciones de especies similares reseñadas entre paréntesis. Referencias: (B) - Bottrell *et al.* 1976; (D) - Dumont *et al.*, 1975; (L) - Lawrence *et al.*, 1987; (R) – Rosen, 1981.

| Taxón | Fórmula | Referencia |
|-------------------------------------|--|-------------------------------|
| CLADÓCEROS: | | |
| <i>Alona</i> spp. | $PS=29,65 \cdot L^{3,48}$ | D |
| <i>Bosmina longirostris</i> | $PS=26,6 \cdot L^{3,13}$ | D |
| <i>Ceriodaphnia dubia</i> | $PS=1,7 \cdot 10^{-6} \cdot L^{2,26}$ | D |
| <i>Ceriodaphnia pulchella</i> | $PS=1,7 \cdot 10^{-6} \cdot L^{2,26}$ | <i>C. dubia</i> |
| <i>Ceriodaphnia reticulata</i> | $PS=5,91 \cdot 10^{-6} \cdot L^{2,02}$ | D |
| <i>Chydorus sphaericus</i> | $PS=89,43 \cdot L^{3,93}$ | D |
| <i>Daphnia galeata</i> | $PS=9,5 \cdot 10^{-8} \cdot L^{2,56}$ | D |
| <i>Daphnia magna</i> | $PS=1,89 \cdot 10^{-6} \cdot L^{2,25}$ | D |
| <i>Daphnia pulex</i> | $PS=2,4 \cdot 10^{-8} \cdot L^{2,77}$ | D |
| <i>Diaphanosoma mongolianum</i> | $PS=1,76 \cdot 10^{-6} \cdot L^{2,11}$ | <i>D. brachyura</i> (D) |
| <i>Ilyocryptus sordidus</i> | $PS=399,9 \cdot L^{7,942}$ | R |
| <i>Leydigia</i> spp. | $PS=15,92 \cdot L^{3,84}$ | <i>L. quadrangularis</i> (D) |
| <i>Macrothrix laticornis</i> | $PS=6,61 \cdot L^{2,57}$ | <i>Moina micrura</i> (D) |
| <i>Moina micrura</i> | $PS=6,61 \cdot L^{2,57}$ | D |
| <i>Pleuroxus aduncus</i> | $PS=35,6 \cdot L^{4,03}$ | D |
| <i>Simocephalus vetulus</i> | $PS=4 \cdot L^{3,81}$ | D |
| COPÉPODOS: | | |
| <i>Acanthocyclops americanus</i> | $PS=9,11 \cdot L^{2,30}$ | <i>Cyclops abyssorum</i> (B) |
| <i>Copidodiaptomus numidicus</i> | $PS=9,77 \cdot L^{2,30}$ | <i>Arctodiaptomus</i> sp. (D) |
| <i>Cyclops</i> cf. <i>abyssorum</i> | $PS=9,11 \cdot L^{2,30}$ | B |
| <i>Neolovenula alluaudi</i> | $PS=9,77 \cdot L^{2,30}$ | <i>Arctodiaptomus</i> sp. (D) |
| <i>Tropocyclops prasinus</i> | $PS=2,75 \cdot L^{2,64}$ | <i>T. mexicanus</i> (L) |
| Copepodito calanoida | Mitad del adulto | |
| Copepodito cyclopoida | Mitad del adulto | |
| Nauplius calanoida | Mitad del copepodito | |
| Nauplius cyclopoida | Mitad del copepodito | |

Y para la mayoría de los análisis estadísticos en los que se utilizó la matriz de especies, fueron eliminados los géneros litorales o bentónicos. En total, se eliminaron 43 taxones pertenecientes a los géneros de rotíferos: *Cephalodella*, *Notomata*, *Colurella*, *Dicranophorus*, *Lecane*, *Lepadella*, *Lindia*, *Macrochaetus*, *Monomata*, *Platyas*, *Testudinella*, *Trichocerca*, y los rotíferos bdeloides; y a los géneros de cladóceros: *Alona*, *Chydorus*, *Illyocryptus*, *Leydigia*, *Macrothrix* y *Pleuroxus*. Aunque no todas las especies del género *Trichocerca* son litorales, sí lo eran las mayoritarias de este estudio. No se eliminó ninguna especie del grupo de los copépodos. Por último, se agruparon diferentes especies del género *Notholca* en una sola entrada en la matriz como *Notholca* spp.; igual se hizo para las especies del género *Filinia*; todas estas son especies no euplanctónicas, pero que se pueden comportar como tales y que han sido encontradas en pocos muestreos.

Sin embargo, en la elaboración de estas matrices no sólo se debe procurar minimizar lo infrecuente o escaso, sino también lo extraordinariamente abundante. Así, cuando se observó algún pico de abundancia, éste fue suavizado. Es decir, cuando ocurrió algún valor superior a la media más de 3 veces su desviación estándar (“outlier”), fue sustituido por un valor ligeramente mayor que el más elevado del resto de la matriz de datos (250 ind/l). Este método de suavizado (“winsorizing”; Sokal & Rohlf, 1995) nos permitió trabajar con la matriz de datos completa, en lugar de tener que eliminar los “outliers” y se aplicó aproximadamente en el 0,9 % de los datos.

Así pues, muchos de los análisis estadísticos se realizaron a partir de estas matrices de datos depuradas, “simplificadas”, que contienen finalmente 36 taxones: 23 de rotíferos, 8 de cladóceros y 5 de copépodos.

4. CÁLCULOS DE ÍNDICES DE RIQUEZA, DIVERSIDAD Y EQUITATIVIDAD

Una de las maneras de caracterizar la comunidad es calcular su diversidad (diversidad alfa) en base a su riqueza y a su estructura (distribución de los organismos en especies). La diversidad se mide con un sinnúmero de índices, se repasan aquí en base a Magurran (1988) y Moreno (2001) los utilizados en

esta tesis. Estos análisis fueron realizados con el programa PAST (“PAleontological STatistics”, Version 3.02).

Riqueza específica: La riqueza específica considera el número total de especies presentes en la comunidad. Para poder asegurar con cierta probabilidad que la riqueza de especies del medio acuático es la que hemos podido observar en la muestra, ésta debería tener suficiente volumen como para permitir llegar a la saturación la curva de especie-área. Sin embargo, como ya se ha comentado, el protocolo de obtención de las muestras es estándar y no tiene en cuenta esta información que se obtiene en el laboratorio. La mejor y única solución es analizar toda la “muestra cuantitativa” y añadir las especies que surjan en la “muestra cualitativa”.

Diversidad: La diversidad ecológica es entendida como un valor integrador del número de especies y su distribución (Begon *et al.*, 1999). Para el cálculo de los índices de diversidad se utilizó la matriz con todas las especies planctónicas sin ninguna modificación respecto a sus abundancias:

a) Índice de Margalef (1958), R . Se basa en la relación entre el número total de especies (S) y el número total de individuos observados (n), que se incrementa con el tamaño de la muestra. Es decir, transforma el número de especies por muestra en una proporción a la que las especies son añadidas por expansión de la muestra. Supone que hay una relación funcional entre el número de especies y el número total de individuos $S=k\sqrt{N}$ donde k es constante (Magurran, 1988). Si esto no se mantiene, entonces el índice varía con el tamaño de la muestra de forma desconocida. Usando $S-1$, en lugar de S , da $R = 0$ cuando hay una sola especie. Valores inferiores a dos serían considerados como indicativos de baja diversidad y valores superiores a cinco lo serían de alta diversidad.

$$R = \frac{S - 1}{\ln(n)}$$

b) Índice de Simpson (1949), D_{Sj} . Donde p_i es la abundancia proporcional de la i ésima especie; y representa la probabilidad de que un individuo de la especie i esté presente en la muestra, siendo entonces el sumatorio de p_i igual a 1. La ecuación de D_{Sj} se aplica para comunidades ‘finitas’ donde todos los miembros han sido contados, es decir que $n = N$. Considerando una comunidad

‘extensa’, un estimador adecuado de la diversidad calculado a partir de datos provenientes de una muestra de tamaño n sería:

$$D_{Si} = \sum_{i=1}^S p_i^2 \quad p_i = \frac{n_i}{N} \quad D'_{Si} = \frac{\sum_{i=1}^S n_i (n_i - 1)}{n (n - 1)}$$

El índice de Simpson se deriva de la teoría de probabilidades y mide la probabilidad de encontrar dos individuos de la misma especie en dos ‘extracciones’ sucesivas al azar sin ‘reposición’. En principio, esto constituye una propiedad opuesta a la diversidad; se plantea entonces el problema de elegir una transformación apropiada para obtener una cifra correlacionada positivamente con la diversidad:

$$Si_D = 1 - \sum_{i=1}^S p_i^2 = 1 - D_{Si}$$

c) Índice de Shannon-Wiener (Shannon & Weaver, 1949), H' . Este índice es probablemente el de uso más frecuente en ecología de comunidades. Se basa en la teoría de la información y en un contexto ecológico mide el contenido de información por individuo en muestras obtenidas al azar proveniente de una comunidad “extensa”, de la que se conoce el número total de especies S . También puede considerarse a la diversidad así calculada como una medida de la incertidumbre para predecir a qué especie pertenecerá un individuo elegido al azar de una muestra de S especies y N individuos.

Por lo tanto, $H' = 0$ cuando la muestra contenga solo una especie, y H' será máxima para una comunidad de S especies, cuando todas las especies estén representadas por el mismo número de individuos n_i , es decir, que la comunidad tendrá entonces una distribución de abundancias perfectamente equitativa (H'_{max}). Este índice subestima la diversidad específica si la muestra es pequeña.

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

Estos dos últimos métodos basados en la estructura de la comunidad pueden resaltar la dominancia de unas cuantas especies (como en el caso del

índice de Simpson) o bien el grado de equidad entre las distintas especies (como el índice de Shannon-Wiener) (Moreno, 2001).

Equitatividad (equidad), J . Si todas las especies en una muestra presentan la misma abundancia, el índice usado para medir su diversidad debería tener el valor máximo para ese número de especies. Por lo tanto, debería decrecer tendiendo a cero a medida que las abundancias relativas se hagan menos equitativas, es decir, cuando aumente la dominancia de algunas especies. Así, la equitatividad (J) puede ser cuantificada como el cociente entre la diversidad de la comunidad y la diversidad máxima que podría tener si sus organismos estuvieran equitativamente repartidos entre sus especies. Por ello, la equitatividad adopta un valor comprendido entre 0 y 1. Para cuantificar el componente de equitatividad de la diversidad se utilizó el índice de Pielou (J'), donde H' es el índice de Shannon-Wiener, y $\log_2 S$ es la diversidad máxima (H'_{max}).

$$J = \frac{H'}{H'_{max}}$$

5. ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Los análisis estadísticos realizados se pueden dividir principalmente en tres categorías: i) comparación de promedios, ii) análisis de correlación y regresión, y iii) análisis de clasificación multivariante. Cada uno de ellos tiene unos requisitos y pruebas de significación (Sokal & Rohlf, 1973; Podani, 2000); por eso, todas las comprobaciones comunes se van a comentar sólo una vez y se detallarán aquellos análisis que fueron particulares de algún caso. Todos ellos se llevaron a cabo con el paquete estadístico SPSS versión 15 (2006).

5.1. Comparación de promedios: ANOVA

Se realizaron test ANOVA o de análisis de la varianza (ANOVA: ANalysis Of VAriance) de una o dos vías. Como su nombre indica, compara varianzas, aunque lo que contrastamos son las medias. Para que el ANOVA esté bien realizado, las distribuciones de los datos deben cumplir unos requisitos, por lo que previamente al análisis se evaluó si: a) la distribución era normal, para lo

cual se empleó la prueba de Kolmogorov-Smirnov, utilizando un nivel de significación de $p < 0,05$, b) existía homogeneidad de las varianzas de las variables (prueba de Levene $p > 0,05$). Si se comparaban más de dos medias, se realizaba un análisis *a posteriori* de Bonferroni para distinguir entre quiénes se daban las diferencias estadísticamente significativas de las medias. En el caso de los datos que no presentaban distribución normal u homogeneidad de varianzas, se utilizó el análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis ($p < 0,05$) entre pares de distribuciones.

5.2. Cálculo de la correlación y ajuste de regresión

La correlación es la técnica más usada para medir la asociación o relación entre dos variables y no implica causalidad. Los análisis de correlaciones se realizaron por el método Spearman (no paramétrico), puesto que las variables aquí utilizadas generalmente no se ajustan a una distribución normal (Sokal & Rohlf, 1995) y necesitaban transformaciones complejas para hacerlo.

A pesar de haber utilizado el análisis de Spearman, en muchos de los resultados también se incluyó el coeficiente de determinación (R^2), que se corresponde al cuadrado del coeficiente de correlación de Pearson, puesto que es el más comúnmente utilizado para estimar la varianza explicada. Finalmente, en nuestros resultados también mostrábamos el signo (positivo o negativo) de la correlación, que indica la dirección de la relación, si es directa o inversa.

Cuando el análisis incluía múltiples variables, se quiso considerar también la significación del coeficiente de correlación según Bonferroni (Bland & Altman, 1995), que aparece calculada para cada tabla de resultados de las correlaciones múltiples. La corrección de Bonferroni que es una herramienta para ajustar los resultados estadísticos a las comparaciones múltiples, se considera un método simple y muy conservador, de modo que hay que tratarlo también con cautela. La necesidad de utilizar un método de corrección de este tipo se debe a que si probamos una hipótesis al nivel $p = 0,05$, tendremos un 5% de probabilidad de cometer un error de tipo "I", es decir, de rechazar falsamente la hipótesis nula. Pero si ponemos a prueba más hipótesis, como en el análisis de correlaciones múltiples, la posibilidad de cometer un error de tipo "I" en cualquiera de ellas aumenta. El cálculo de α' se consigue dividiendo nuestro valor α (0,05) entre el número de comparaciones realizadas.

Para la estimación de relaciones entre variables también se utilizó el análisis de regresión, proceso estadístico que ayuda a entender cómo el valor de la variable dependiente cambia cuando cualquiera de las independientes también lo hace, mientras que se mantienen fijas las otras variables independientes. El objetivo es la estimación de una función de las variables dependientes llamada "función de regresión". El análisis de regresión se realizó utilizando el método de "mínimos cuadrados" (Sokal & Rohlf, 1995). En los análisis de regresión efectuados se mostró la gráfica y ecuación de la función de regresión, así como su R^2 y valor de probabilidad (p).

5.3. Análisis multivariantes: clasificación y ordenación

5.3.1. Análisis de similitud entre embalses: análisis de la similitud de la composición zooplanctónica entre embalses, agrupados en función de la proximidad y la conectividad

Para determinar la similitud de los diferentes embalses según las fechas estudiadas y en base a la composición específica en cada momento, se utilizó el índice de Similitud de Jaccard (Jaccard, 1912) a partir de la matriz de presencias/ausencias de todas las especies. Este valor de similitud resulta una medida inversa de la diversidad β , que se refiere al cambio de especies entre dos estaciones (Pielou, 1975; Magurran, 1988). Con la matriz de similitud se obtuvo una agrupación en dendrograma utilizando UPGMA ("unweighted pair-group average"). Realicé 1000 iteraciones "bootstrap" e indicó el porcentaje de réplicas por el que queda confirmado cada nodo. Para determinar la similitud entre pares de embalses seleccionados por su situación geográfica relativa entre ellos y en base a su composición zooplanctónica, también se utilizó el índice de Jaccard.

Para analizar la composición de la comunidad de zooplancton en relación con la proximidad entre embalses, entendida como las categorías de "cerca" o "lejos" y la conectividad, se crearon 4 tipos de relaciones geográficas posibles entre los embalses. Se consideran cercanos si no superan los 30 km kilómetros de distancia, y lejanos si distan más de 50 kilómetros. Se consideran conectados si pertenecen al cauce del mismo río, y no conectados si no es así. En la figura 2.5 se muestra un croquis del área de estudio, en el que se puede observar la distancia entre los embalses y los ríos que los unen; y en la tabla 2.5 se resumen las combinaciones que surgen.

La similitud, en cuanto a su composición zooplanctónica, de los embalses integrantes de los cuatro grupos resultantes (cercano-conectado, lejano-conectado, cercano-no conectado y lejano-no conectado) se analiza calculando el índice de Jaccard (ver apartado 5.3.1) entre los pares de embales de cada bloque (Tabla 2.5).

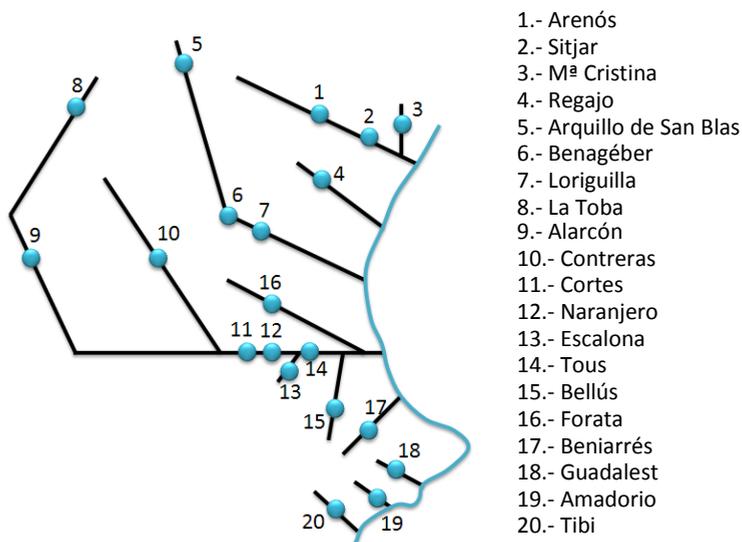


Figura 2.5. Croquis del área de estudio. Los puntos azules representan los embalses, las líneas negras los ríos y la azul, la línea de costa.

Tabla 2.5. Comparaciones realizadas entre los pares de embalses para cada relación de proximidad o conectividad. Los embalses están numerados según la figura anterior.

| | Cercano | Lejano |
|--------------|---|---|
| Conectado | 1-2, 6-7, 11-12, 11-14, 12-14, 13-14 | 5-6, 5-7, 8-9, 9-11, 9-12, 8-11, 8-12, 8-14, 9-14, 10-11, 10-12, 10-14 |
| No conectado | 2-3, 12-16, 11-13, 11-16, 12-13, 17-18, 18-19, 19-20 | 1-6, 1-7, 6-11, 6-12, 7-11, 7-12, 14-17, 14- 8, 14-19, 14-20, 5-8, 5-9, 5-10, 8-10, 9-10 |

Cada relación entre dos embalses fue analizada para cada uno de los periodos de estudio, de modo que cada relación tendría un máximo de 7 valores de similitud en caso de que no faltara ningún dato, por lo que en total se obtienen 255 relaciones o valores del índice de Jaccard: 37 del primer grupo

(cercano-conectado), 78 del segundo grupo (lejano-conectado), 49 del tercer grupo (cercano-no conectado) y 91 del cuarto grupo (lejano-no conectado).

5.3.2. Ordenación canónica: Análisis de correspondencia canónica (CCA) y análisis de redundancia (RDA)

Son métodos de ordenación que permiten representar la variación de una matriz multivariante en un reducido número de dimensiones. Este apartado pretende explicar los motivos por los cuales se seleccionó cada método de análisis estadístico para la ordenación de los datos, puesto que la elección entre CCA y RDA no siempre es fácil.

El CCA puede ser útil para los datos de especies (ter Braak & Smilauer, 1998); sin embargo, hay algunos problemas con esta métrica y el CCA: i) una diferencia entre los valores de abundancia de las especies comunes contribuye menos a la distancia que la misma diferencia para las especies raras, por lo que las especies raras pueden tener una influencia excesivamente grande en el análisis (ter Braak & Smilauer, 1998); ii) la distancia chi-cuadrado (base del CCA) no está aceptada unánimemente entre los ecólogos (usando datos simulados Faith *et al.*, 1987, concluyeron que era una de las peores medidas de distancias para los datos de composición de las comunidades); iii) un lugar donde hayan sido observados muchos individuos contribuye más a la regresión que un lugar con pocos individuos (esto no ocurre con el RDA), (por tanto, el CCA sólo debería ser usado cuando los lugares tienen aproximadamente el mismo número de individuos); iv) es apropiado cuando la variable “abundancia” sigue de modo unimodal a la variable “factor”, si la relación fuera lineal, se debería utilizar el RDA.

Puesto que las series de las variables aquí utilizadas no tienen rangos hasta valores extremos, es esperable encontrar respuestas lineales en vez de unimodales. Por ejemplo, no se observan valores extremos de temperatura que inhiban el crecimiento desde los dos extremos (por mucho frío o por mucho calor), sino que se supone que, a mayor temperatura, hay mayor densidad de zooplancton (respuesta lineal). Aunque este hecho es el esperable, se realizó una comprobación del ajuste lineal o unimodal de las variables especies con un DCA (“detrended correspondence analysis”; ter Braak, 1990). Las especies tienen

una distribución de valores ajustable linealmente como se esperaba y, por todo ello, finalmente se realizó un análisis de redundancia, RDA (ter Braak & Smilauer, 1998), para describir las relaciones entre las especies de zooplancton (matriz dependiente) y las variables ambientales (matriz independiente) mediante el programa CANOCO (ter Braak & Smilauer, 1998).

Por requerimiento de los análisis, las matrices fueron transformadas de la siguiente manera: en las matrices de abundancia de especies, las densidades y biomásas de zooplancton fueron transformadas mediante sus raíces cuadradas para minimizar el efecto de las densidades elevadas (ter Braak & Smilauer, 1998), siguiendo la sugerencia de Downing *et al.* (1987) con respecto a la variabilidad de muestreo en el zooplancton y tras haber realizado el “winsorizing” antes explicado (apartado 3.4 de este capítulo); también se aplicó el método de ter Braak & Smilauer (1998) para infravalorar las especies raras ya incorporado en el protocolo del CANOCO.

Se procuró cumplir el requisito del RDA referente a que las variables factores-ambientales no deben estar altamente correlacionadas. No se quiso eliminar una u otra de un par muy correlacionado sin antes comprobar cuál de ellas podría ser más explicativa de la presencia del zooplancton. De modo que la solución de compromiso utilizada para seleccionar las variables ambientales que contribuyen mayoritariamente a la explicación del conjunto de datos de especies fue el “*automatic forward selection*” (CANOCO, ter Braak & Smilauer, 1998), el cual computa la significación de la adición de una variable dada y el “*stepwise cumulative variance explained*” con todas las variables seleccionadas en el modelo. Con este método, las variables que están muy correlacionadas y ya no aportan mucha varianza al modelo no son seleccionadas. Otro requisito del RDA es que el número de variables debe ser menor que el número de casos o muestras (ter Braak & Smilauer, 1998); este requisito se cumple en este estudio, puesto que las variables iniciales con las que contaba el estudio eran de 18, y el número de embalses, 20 (verano e invierno). La transparencia del agua, las concentraciones de nutrientes, la concentración de clorofila α , la densidad de algas verdes y la biomasa de fitoplancton fueron transformadas con raíces cuadradas.

5.3.3. El estado trófico y las especies: uso del RDA

Se realizó una comparación de la relación entre las especies de nuestro estudio y el estado trófico con la información encontrada en la bibliografía de estudios similares. Al ser el estado trófico un gradiente, como ya se ha comentado, necesitábamos ordenar la posición de las especies con respecto a este gradiente, lo cual se hizo en base a los resultados del RDA.

El vector imaginario del estado trófico se trazó sumando los vectores de sus variables indicadoras (concentraciones de nutrientes, producción primaria y turbidez). Luego, cada una de las especies fue ordenada según se situaba con respecto a este eje del estado trófico (Fig. 2.6).

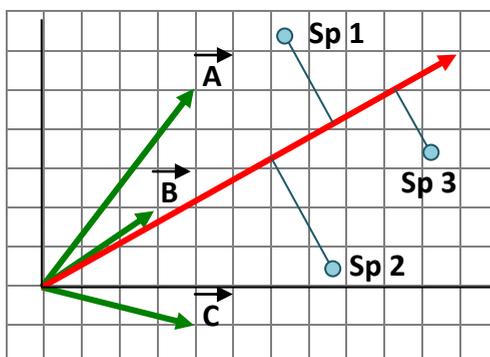


Figura 2.6. Ejemplo de la asignación de las especies al eje indicador de estado trófico. En este caso, si las variables indicadoras tienen los vectores A (4,5), B (3,2) y C (4,-1), el vector del estado trófico será $(4+3+4,5+2-1) = (11, 6)$ y, así, el orden de las especies según eutrofia será (de mayor a menor): sp3, sp1 y sp2.

6. ALGUNOS ANÁLISIS PARTICULARES RELATIVOS A LA ASIGNACIÓN DE ESTADO TRÓFICO

6.1. Clasificación de embalses en función de su estado trófico (Anexo 2)

A lo largo de este estudio es necesaria la caracterización del estado trófico de cada uno de los embalses en cada periodo, lo cual no es sencillo, pues hay varios métodos para determinar el estado de eutrofia de una masa de agua.

El estado trófico del agua es un gradiente que va de menor a mayor concentración de nutrientes y, por tanto, de menor a mayor producción primaria; no se trata de un parámetro categórico. Sin embargo, ha sido usada extensamente esta clasificación categórica para retratar el estado trófico del agua, haciéndolo en 5 niveles habituales (ultraoligotrófico, oligotrófico, mesotrófico, eutrófico e hipertrófico). Hay múltiples métodos para evaluar el estado trófico del agua, generalmente usando una o varias de estas métricas: concentración de nutrientes (origen de la eutrofización), producción primaria (como concentración de clorofila *a* o abundancia de fitoplancton, efecto directo del aumento de la concentración de nutrientes) y turbidez del agua (consecuencia del aumento de la producción primaria).

Se determinó el estado trófico del agua en categorías o niveles para cada una de las muestras, siguiendo la metodología propuesta por la *OECD* (1982) en base a la concentración de fósforo total, a la concentración de clorofila *a* y a la profundidad del disco de Secchi, obteniéndose para cada caso su adscripción a una de las cinco categorías antes mencionadas. También se utilizó el índice de estado trófico de Carlson (1977), y el de Willén (2000), basado en la biomasa fitoplanctónica que considera tres niveles: oligotrófico si la biomasa fitoplanctónica es de indetectable a $1 \text{ mm}^3/\text{l}$, mesotrófico de 1 a $2,5 \text{ mm}^3/\text{l}$ y el eutrófico a partir de $2,5 \text{ mm}^3/\text{l}$ (existiendo embalses de hasta $62 \text{ mm}^3/\text{l}$), por tanto coincidentes con los niveles 2, 3 y 4. Por último, para aunar todos los métodos en un solo resultado se obtuvieron la mediana y el promedio entre ellos, valor que se consideró como el “valor de estado trófico” de cada muestra; la mediana se utilizó cuando el estado trófico se debía de dar en categorías, y el promedio, cuando se precisaba de un valor cuantitativo (como variable continua). Por último, hay que explicar que en la categorización de la *OECD* (1982) la valoración es anual (máximas, mínimas y promedio anuales de las variables), mientras que en el índice de Willén (2000) es puntual; por eso en la tabla resultante se incluye una columna para los veranos y otra para los inviernos (Anexo 2).

6.2. Cálculo del índice de estado trófico de Mäemets

El índice de estado trófico (E) está basado en la composición zooplanctónica y tiene en cuenta un listado de especies de zooplancton que el

autor del índice consideraba indicadoras de diferentes estados tróficos (Mäemets, 1980). Su cálculo sigue la fórmula:

$$E = \frac{K(x+1)}{(A+Y) \cdot (y+1)}$$

donde K, A e Y son el número total de especies de rotíferos, copépodos y cladóceros, respectivamente. El valor de x es el número de especies de rotíferos indicadores de mesoeutrofia encontrados en la muestra y el valor de “y” el número de microcrustaceos indicadores de oligomesotrofia.

Mäemets (1980) demostró que E está por debajo de 0,2 en los lagos oligotróficos, que varía entre 0,2 y 1 en los lagos mesotróficos, entre 1 y 4 en los lagos eutróficos, y se mantiene por encima en los lagos eutróficos.

6.3. Cálculo de los índices de estado trófico de Ejsmont-Karabin y de Ejsmont-Karabin & Karabin.

Los índices de estado trófico de Ejsmont-Karabin (2012) y de Ejsmont-Karabin & Karabin (2013), basados en sus estudios del zooplancton en lagos son:

$$\text{TSI}_{\text{ROT1}} = 5,38 \ln(N) + 19,28$$

donde N es la densidad total de rotíferos por litro (ind/l).

$$\text{TSI}_{\text{ROT2}} = 5,63 \ln(B) + 64,47$$

donde B es la biomasa total de rotíferos por litro en peso fresco (mg peso fresco/individuo).

$$\text{TSI}_{\text{ROT3}} = 0,23 \cdot \text{BAC} + 44,30$$

donde BAC es el porcentaje de bacterívoros del total de la densidad de rotíferos.

$$\text{TSI}_{\text{ROT4}} = 3,85 \cdot (B:N)^{-0,318}$$

donde B y N son las mismas que en el TSI_{ROT1} .

$$\text{TSI}_{\text{ROT5}} = 0,198 \cdot \text{TECTA} + 48,8$$

donde TECTA es el porcentaje de la forma *tecta* dentro de la población de *Keratella cochlearis*.

$$\text{TSI}_{\text{ROT}6} = 0,203 \cdot \text{IHT} + 40,0$$

donde IHT es la contribución (%) de las especies indicadoras del estado trófico dentro de la densidad total de rotíferos, siendo las especies indicadoras para la autora: *Anuraeopsis fissa*, *Brachionus* spp., *Filinia longiseta*, *Keratella cochlearis* var. *tecta*, *Keratella quadrata* y *Pompholyx sulcata*.

$$\text{TSI}_{\text{CR}1} = 25,5 \cdot \text{N}^{0,142}$$

donde N es la densidad total de crustáceos por litro (ind/l).

$$\text{TSI}_{\text{CR}2} = 57,6 \cdot \text{B}^{0,081}$$

donde B es la biomasa total de crustáceos por litro en peso fresco (mg peso fresco/individuo).

$$\text{TSI}_{\text{CR}3} = 40,9 \cdot \text{CB}^{0,097}$$

donde CB es el porcentaje de biomasa de copépodos ciclopoideos frente al total de biomasa de crustáceos.

$$\text{TSI}_{\text{CR}4} = 58,3 \cdot (\text{CY/CL})^{0,071}$$

donde CY/CL es la razón de la biomasa de copépodos ciclopoideos frente a las de cladóceros.

$$\text{TSI}_{\text{CR}5} = 5,08 \cdot \text{Ln}(\text{CY/CA}) + 46,6$$

donde CY/CA es la razón de la densidad de copépodos ciclopoideos frente a las de calanoides.

$$\text{TSI}_{\text{CR}6} = 43,8 \cdot e^{0,004 (\text{IHT})}$$

donde IHT es la contribución (%) de las especies indicadoras del estado trófico dentro de la densidad total de crustáceos. Las especies que los autores consideran indicadoras de eutrofización son: *Mesocyclops leuckarti*, *Thermocyclops oithonoides*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Chydorus sphaericus*, *Bosmina* (*Eubosmina*) *coregoni thersites* y *Bosmina longirostris*.

Se asume que las masas de agua con un TSI por debajo de 45 son mesotróficas, las que tienen un valor entre 45 y 55 son meso-eutróficas, entre 55 y 65, son eutróficas, y aquellas que lo tienen por encima de 65 son hipertróficas.

Capítulo 3

Biodiversidad: rotíferos, cladóceros y copépodos

En este capítulo se van a describir las principales especies encontradas. Está dedicado a revisar la biodiversidad de organismos zooplanctónicos en embalses de la CHJ; es decir, las diferentes especies de rotíferos, cladóceros y copépodos, ya que estos son los principales grupos de zooplancton hallados en los embalses. Además se proporciona información sobre sus medidas corporales y sus biomásas, se ofrecen fotografías originales y se analiza su clasificación cuando es pertinente. También se recoge la información sobre su abundancia poblacional, frecuencia de aparición y fenología. Una breve reseña sobre su ecología basada en la bibliografía permite conocer mejor su función dentro de la comunidad. El grupo de los protozoos (ciliados) no se tratan en este capítulo.

Este capítulo, por las características de su contenido, presenta los resultados y su discusión conjuntamente.

1. ZOOPLANCTON: ROTÍFEROS

Los rotíferos han sido el grupo de zooplancton más diverso y, casi siempre, el de mayor densidad en los embalses estudiados. En total se identificaron 64 taxones (en su mayoría a nivel de especie) de este grupo; 49, en las muestras de invierno, y 55, en las de verano. *Polyarthra dolichoptera*, *Keratella quadrata* y *Keratella cochlearis* son las únicas especies que se encontraron en todos los embalses (Tabla 3.1). Otras muchas especies, sobre todo aquellas más relacionadas con el litoral o la vegetación, se encontraron de manera esporádica, sólo en uno o en pocos embalses.

El total de especies de rotíferos identificadas es relativamente bajo, comparado con otros estudios de grandes dimensiones. Por ejemplo el informe del primer estudio detallado de embalses de los años '70 (Margalef *et al.*, 1976) presentó un listado con unas 120 especies, muestreadas en 103 embalses y en 4 campañas. El siguiente estudio incluyó 102 embalses y se identificaron 101 especies sólo de rotíferos (De Manuel, 1997). Aunque el número de especies identificadas en este trabajo es mucho menor que en los otros dos reseñados, hay que tener en cuenta que nuestros embalses se restringen a una zona mucho más reducida y con características climáticas, geológicas y edáficas más homogéneas. Otra causa que puede explicar las diferencias entre la cantidad de especies encontrada es la metodología de muestreo, ya que en este trabajo se estudiaron sobre todo muestras obtenidas a partir de botellas hidrográficas (aunque complementadas con muestreos verticales de red), mientras en los otros dos trabajos citados se combinan muestreos verticales y horizontales de red sobre volúmenes más amplios. No obstante, cuando comparamos la riqueza aquí encontrada con la de estos trabajos, pero sobre los mismos embalses, los datos son muy semejantes y se han encontrado la mayor parte de las especies ya citadas, incluso alguna que no se había mencionado en esos trabajos.

Para la Sistemática de los rotíferos, controvertida en ocasiones, hemos seguido el criterio clásico, señalado en el trabajo de Nogrady *et al.*, (1993).

La tabla 3.1 ofrece el listado de todas las especies de rotíferos encontradas durante el periodo de estudio en los diferentes embalses, agrupados por sistemas y separados en los dos periodos de estudio: invierno y verano.

1.1. Clase Dinogononta: Orden Bdelloidea

Grupo de difícil determinación a partir de muestras fijadas con formol, ya que ésta produce la invaginación de las estructuras características de la lóriga, (Fig. 3.1). Además, los componentes del mástax son muy semejantes entre géneros y especies, por lo que su identificación se realizó solo a nivel de orden; los organismos encontrados pueden pertenecer a varias especies y presentaron un amplio rango de tamaño, entre 70 - 300 μm de longitud.

Este grupo apareció en el 28% de las muestras, con densidades bajas, que sólo superaron 1 ind/l en 4 de los casos. Los dos embalses con mayor densidad fueron Guadalest (4,4 ind/l, verano de 2007) y Tibi (4,2 ind/l, verano de 2009). La biomasa corporal promedio de este grupo fue de 0,035 μgPS (peso seco).

Bdelloidea es un Orden de rotíferos que se reproducen por partenogénesis ameiótica solamente, y que son comunes en muchos hábitats acuáticos (Donner, 1965; Gilbert, 1983; Ricci, 1992; Mark Welch & Meselson, 2000). Los bdeloides tienen una morfología bastante uniforme y una longitud corporal entre 150-1500 μm (Ricci *et al.*, 2007). Casi todas las especies pueden presentar una forma de latencia (anhidrobiosis) para soportar períodos desfavorables (Gilbert, 1974; Ricci, 1987, 1998, 2001). Debido a la latencia y la reproducción partenogenética, muchas especies son cosmopolitas (Fontaneto *et al.*, 2006, 2007, 2008). A excepción de una especie, *Abrochtha carnivora*, que depreda sobre otros rotíferos (Ricci *et al.*, 2001), los bdeloides se alimentan filtrando o raspando pequeñas partículas de alimento, como bacterias, algas unicelulares, levaduras o materia orgánica particulada (Ricci, 1984).

Estos rotíferos viven sobre el bentos de sistemas lóticos y lénticos, así como en la delgada película de agua que rodea las partículas de suelo, musgos o líquenes (Ricci *et al.*, 2007). Muchas de las especies aparecen relacionadas con

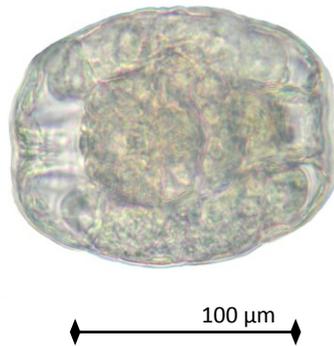


Figura 3.1. Microfotografía de un Bdelloide, fijado con formol al 4%.

aguas contaminadas y son muy abundantes en los lodos de las depuradoras (Nogrady *et al.*, 1993). Pese a estar muy asociados al bentos o a la zona litoral, muchos de ellos pueden nadar, pero distancias cortas y sólo ocasionalmente, por lo que algunas especies pueden encontrarse esporádicamente en muestras de plancton (Pejler & Berzinš, 1993), esto podría explicar su baja frecuencia y densidad en el zooplancton de embalses.

1.2. Clase Monogononta

La gran mayoría de especies de rotíferos pertenecen a esta Clase, dentro de la cual hemos encontrado en nuestros embalses organismos pertenecientes a 13 Familias del Orden Ploimida y 5 del Orden Gnesiotrocha.

I. Orden Ploimida

I. I. Fam. Brachionidae: Se encontraron especímenes pertenecientes a los géneros *Platyas*, *Brachionus*, *Keratella*, *Notholca* y *Anuraeopsis*. Esta Familia representa el grupo con más individuos, más del 60% del total de rotíferos de las muestras, y el 44% del total de zooplancton (rotíferos, cladóceros y copépodos). Cabe destacar tres de los géneros que lo componen, por diversas características:

I. I. I. Género *Brachionus*: es el género del que se han encontrado mayor número de especies (8 entre todos los embalses). Las distintas especies abarcan un amplio rango de tamaños y de hábitos. Destacaremos *B. angularis* y *B. plicatilis*:

- *Brachionus angularis* (Gosse, 1851), la especie de menor tamaño encontrada de este género ($105\pm 0,5\ \mu\text{m}$), es la que exhibe mayor abundancia, llegando a alcanzar una densidad máxima de 1818 ind/l (Bellús, verano de 2006); la biomasa corporal calculada para un individuo promedio fue de 0,03 μgPS . Esta es una especie planctónica que también se puede encontrar en el litoral y en aguas poco profundas (De Manuel, 1997), se alimenta fundamentalmente de bacterias y detritos (Boon & Shiel, 1990) y algas (Pourriot, 1977). Es cosmopolita y está ampliamente distribuida en la Península Ibérica (De Manuel, 1997).

- *Brachionus plicatilis* (Müller, 1786) es una de las especies de mayor tamaño ($243\pm 15\ \mu\text{m}$) de este género que, además, presentó la mayor frecuencia,

estando presente en el 17% de las muestras analizadas; su densidad máxima fue de 361 ind/l (Tibi, verano de 2006); su biomasa corporal promedio fue de 0,2 μ gPS. Es una especie planctónica, politerma y eurihalina, aunque suele ser más frecuente en muestras invernales de sistemas someros y salobres (Walker, 1981; Gómez & Snell, 1996; Antón-Pardo & Armengol, 2012, 2014); se considera filtradora y polífaga (detritos, bacterias y algas), siendo cosmopolita y estando ampliamente distribuida en la Península Ibérica (De Manuel, 1997). Forma parte de un complejo de especies que incluye varias especies gemelas (Ciros-Pérez *et al.*, 2001), lo que puede haber creado confusión en cuanto a su distribución y características ecológicas.

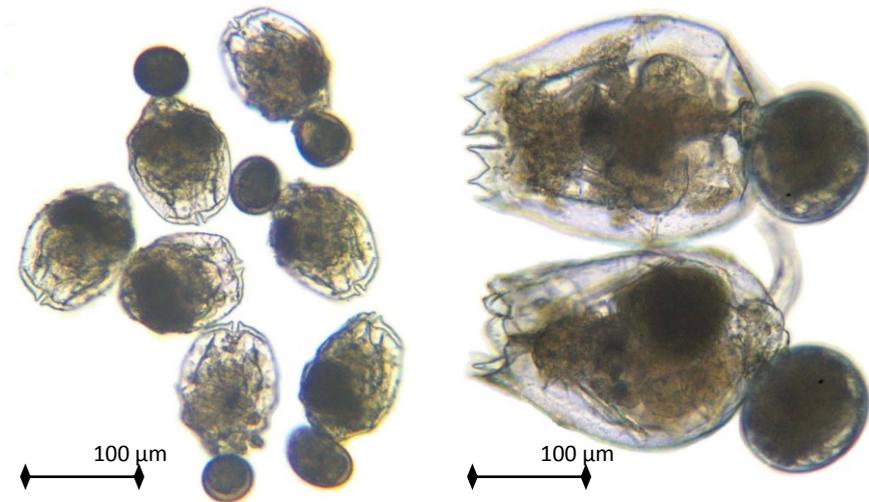


Figura 3.2. Microfotografía de especímenes de *Brachionus angularis* (izquierda) y *Brachionus plicatilis* (derecha), algunos con huevos subitáneos, fijados con formol 4%.

I. I. II. Género *Keratella*: se han encontrado 3 especies distintas de este género: *K. tropica*, *K. quadrata* y *K. cochlearis*. Junto con *Polyarthra* es el género de mayor importancia en nuestros embalses, estando presente en todos y siendo muchas veces dominante en densidad. Destacaremos *K. cochlearis* y *K. tropica*:

- *K. cochlearis* (Gosse, 1851) es la especie de menor tamaño del género y la que tiene mayor abundancia global; está presente en el 92% de las muestras y en el 100% de los embalses estudiados; ha llegado a alcanzar una densidad máxima

de 13624 ind/l (Bellús, verano de 2009); la biomasa corporal promedio de esta especie fue de 0,008 μgPS (*Keratella cochlearis* var. *typica*). Es polífaga (detritos, bacterias y algas), euplanctónica y euriterma (De Manuel, 1997), también es cosmopolita siendo probablemente el rotífero más común y extendido de todo el mundo (Ahlstrom, 1943). Se trata de una especie muy polimorfa, algunas variables como la temperatura, la cantidad de alimento o la presencia de depredadores determinan diferentes formas (Stemberger & Gilbert, 1984); presenta además variaciones morfométricas estacionales, es decir, ciclomorfismo (De Manuel, 1997). Para los análisis realizados hemos considerado por separado sus variedades *typica*, *tecta* y *robusta*, ya que presentan características muy distintas.

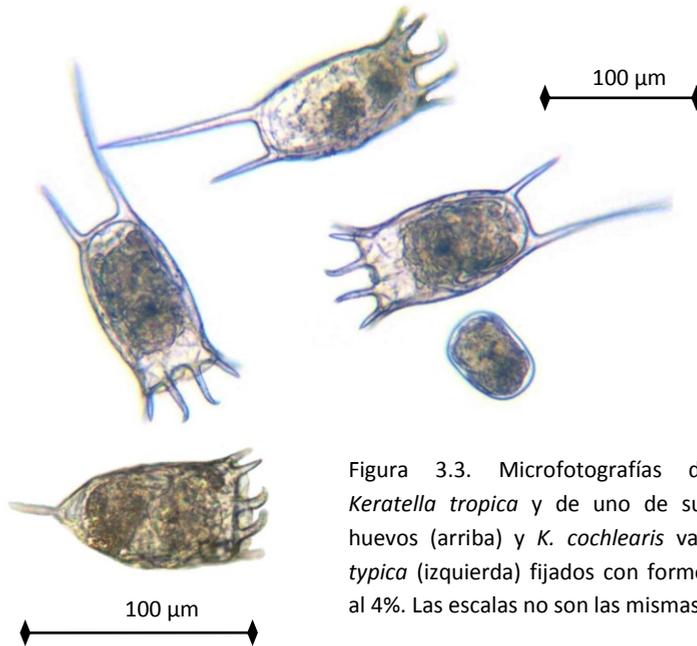


Figura 3.3. Microfotografías de *Keratella tropica* y de uno de sus huevos (arriba) y *K. cochlearis* var. *typica* (izquierda) fijados con formol al 4%. Las escalas no son las mismas.

- *K. tropica* (Apstein, 1907) también resulta destacable, puesto que, pese a ser menos frecuente que la anterior, ha experimentado densidades muy elevadas (961 ind/l en Bellús, verano 2009; 3012 ind/l Beniarrés, invierno 2007; 9873 ind/l en Tibi, Invierno 2007). La biomasa corporal promedio de esta especie fue de 0,031 μgPS . Se considera euplanctónica y polimórfica (De Manuel, 1997); y, pese a que este autor también la considera termófila, en el presente estudio ha sido abundante tanto en invierno como en verano. Segers (2008) coincide con que,

pese a ser considerada de aguas cálidas, también es frecuente en aguas frías. La longitud de las espinas de los individuos de las distintas muestras ha sido muy variable, característica relacionada con la presencia de depredadores: a mayor longitud, mayor densidad de depredadores (Marinone & Zagarese, 1991; Moss, 2010).

I. I. III. **Género *Notholca***: considerado estenotermo de aguas frías (De Manuel, 2000), sólo ha sido encontrado en muestras de invierno, en 12 de los 20 embalses estudiados. Se encuentra distribuido ampliamente en el territorio español (Morales, 1987; Velasco, 1990; Velasco, 1996; Quintana *et al.*, 1998; De Manuel, 2000; Barón-Rodríguez, 2007). De él se han encontrado dos especies:

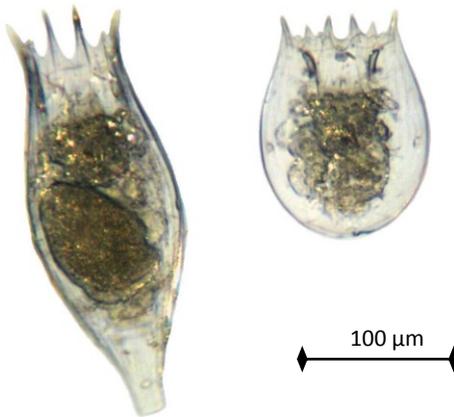


Figura 3.4. Microfotografía de ejemplares de *Notholca acuminata* (izquierda) y *N. squamula* (derecha) fijados con formol 4%.

- *N. acuminata* (Ehrenberg, 1832): Está presente en el 5% de las muestras y ha llegado a alcanzar una densidad máxima de sólo 6 ind/l (Forata, invierno 2009). La biomasa corporal promedio de esta especie fue de 0,028 µgPS. Especie heleoplanctónica, más frecuente en el litoral que en el plancton, bastante común en la Península Ibérica (De Manuel, 1997).

- *N. squamula* (Carlin, 1943): Aparece en el 5% de las muestras y ha llegado a alcanzar una densidad máxima de sólo 0,5 ind/l (Beniarrés, invierno 2009). La biomasa corporal promedio de esta especie fue de 0,03 µgPS. De carácter más planctónico que la anterior, aunque frecuentemente se encuentre en zonas someras o litorales (De Manuel 1997). Está considerada la especie más frecuente del género *Notholca* y también se halla muy extendida en la Península Ibérica (Margalef *et al.*, 1976).

I. II. Fam. Gastropodidae

I. II. I. **Género *Ascomorpha***: Se encontraron distintos especímenes pertenecientes a este género, que es frecuente y, en ocasiones, abundante en los embalses estudiados. Se han encontrado tres especies de este género: *A. ecaudis*, *A. saltans* y *A. ovalis*; ésta última se describirá con más detalle:

- *A. ovalis* (Bergendal, 1892): se trata de la especie más abundante y frecuente del género, pues ha sido encontrada en 15 de los 20 embalses y, con excepción de algunos individuos aislados, se encuentra fundamentalmente en muestras de verano, lo que coincide con su carácter estenotermo de aguas cálidas (Koste, 1978). No se han detectado grandes crecimientos, siendo su máxima densidad de 142 ind/l (Arquillo de San Blas, verano 2009) y su biomasa corporal promedio de 0,015 µgPS. Es una especie planctónica que se alimenta principalmente de dinoflagelados como *Ceratium* sp. y *Peridinium* sp. (Kolisko, 1938, Ruttner-Kolisko, 1974). Es cosmopolita y abundante en la Península Ibérica (De Manuel, 1997).

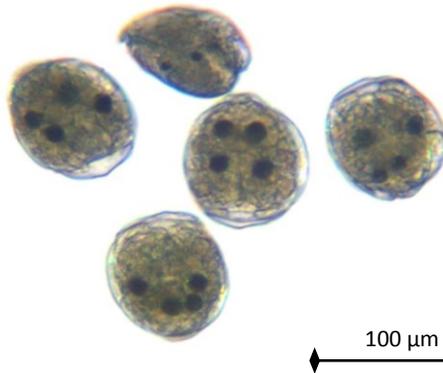


Figura 3.5. Fotografía al microscopio óptico de individuos de *Ascomorpha ovalis* fijados con formol al 4%.

I. III. Fam. **Synchaetidae**: Se encontraron organismos pertenecientes a los géneros *Synchaeta*, *Polyarthra* y *Ploesoma*. Esta Familia compone el segundo grupo con más individuos encontrados, el 23% del total de rotíferos y el 16% del total de zooplancton (rotíferos, cladóceros y copépodos); en ella cabe destacar dos géneros:

I. III. I. **Género *Polyarthra***: las distintas especies encontradas fueron: *P. euryptera*, *P. major*, *P. remata* y, por último, el grupo *P. vulgaris-dolichopectera* donde incluimos a los individuos de estas dos especies, puesto que sus caracteres morfológicos muestran solapamiento y es difícil separarlas; incluso

algunos autores (Pejler, 1956) consideran que puede darse hibridación entre ellas. Junto con el género *Keratella*, es el de mayor importancia en nuestros embalses, ya que está presente en todos ellos y suele ser dominante en densidad. Pourriot (1977) dice que la dieta de *Polyarthra* está constituida fundamentalmente por criptomonadales, crisomonadales y diatomeas centrales.



Figura 3.6. Fotografía al microscopio óptico de *Polyarthra vulgaris-dolichoptera*, fijados con formol 4%; el ejemplar de la derecha porta un huevo subitáneo.

- *P. vulgaris-dolichoptera*: rotífero de tamaño relativamente pequeño ($124 \pm 13 \mu\text{m}$), fue la tercera especie con mayor abundancia global; está presente en el 89% de las muestras y en el 100% de los embalses estudiados. Ha experimentado elevadas densidades (en invierno y verano de 2008 y 2009, en Bellús se dieron densidades de 1000-2000 ind/l; en Escalona, verano de 2008, se observaron 1375 ind/l). Su biomasa corporal promedio fue de $0,037 \mu\text{gPS}$. Es un taxón euplanctónico, cosmopolita y ampliamente distribuido por el territorio peninsular (De Manuel, 1997). *P. vulgaris* (Carlin, 1943) es una especie perenne y euriterma, con el máximo de población a principio del verano temprano y un pico menor en otoño (Carlin, 1943; Pejler, 1957); su temperatura óptima se considera de 6 a 18°C de acuerdo con Nauwerk (1963). Mientras que *Polyarthra dolichoptera* (Idelson, 1925) es una forma considerada estenoterma, que muestra un máximo de población en primavera (Carlin, 1943; Pejler, 1957) y un óptimo de temperatura de 3 a 5°C (Nauwerk, 1963). Además, Pejler (1956) mostró que *P. dolichoptera*, al contrario que *P. vulgaris*, es capaz de tolerar aguas con baja concentración de oxígeno.

I. III. II. **Género *Synchaeta***: es un género euplanctónico del que se han encontrado dos especies. Las especies del género *Synchaeta* poseen un tipo de

máxax que se denomina virgado, y muchas especies se consideran carnívoras (Naumann, 1923; Nauwerck, 1963), siendo más frecuentes en periodos equinocciales (Miracle, 1976). Las dos especies encontradas fueron:

- *S. oblonga* (Ehrenberg 1832), la más pequeña (150 ± 12 μm de longitud promedio), sólo falta en dos embalses y, pese a que aparece tanto en invierno como en verano, forma poblaciones mayores en invierno, mostrando preferencia por aguas más frías. Suele tener densidades poblacionales relativamente bajas y su máximo fue 119 ind/l (Forata, invierno 2009). La biomasa corporal promedio de esta especie fue de 0,035 μgPS . Puede confundirse con especies como *S. kitina* y *S. tremula* con las que puede coexistir y que no descartamos que también puedan haber aparecido de forma minoritaria en nuestras muestras. En conjunto, el grupo *S. oblonga-tremula-kitina* es común en la bibliografía (Fussmann, 1993, De Manuel, 1997) puesto que ya Ruttner-Kolisko (1972) consideraba que no se podían diferenciar a partir de material preservado y la presencia simpátrica de estas especies ya ha sido observada en muestras vivas de plancton (Fussmann, 1993). Es una especie cosmopolita y en la Península ha sido encontrada fundamentalmente en los embalses (De Manuel, 1997). En las lagunas costeras de la Comunidad Valenciana se ha observado sobre todo en invierno y ha sido relacionada positivamente con la conductividad (Oltra & Miracle, 2000).

- *S. pectinata* (Ehrenberg 1832) es de mayor tamaño (260 ± 30 μm de longitud promedio), sólo falta en dos embalses y no muestra una preferencia estacional, siendo tan abundante en verano como en invierno. Esta especie también suele alcanzar densidades poblacionales relativamente bajas, su máximo de densidad fue 109 ind/l (Escalona, invierno 2009). La biomasa corporal promedio de esta especie fue de 0,18 μgPS . Esta especie tiene una dieta especializada en criptomonadales (Zimmermann, 1974; Gilbert & Bogdan, 1984). También resulta cosmopolita y ampliamente distribuida por la Península Ibérica (De Manuel, 1997).

I. IV. Fam. Asplanchnidae: Esta Familia comprende 15 especies de rotíferos omnívoros, asignados a tres géneros (Ruttner-Kolisko, 1974; Koste, 1978; De Paggi, 2002; Segers, 2002). Sus géneros tienen preferencias de hábitat específicas que varían a lo largo del gradiente, desde litorales a estrictamente planctónicas (Walsh *et al.*, 2005).

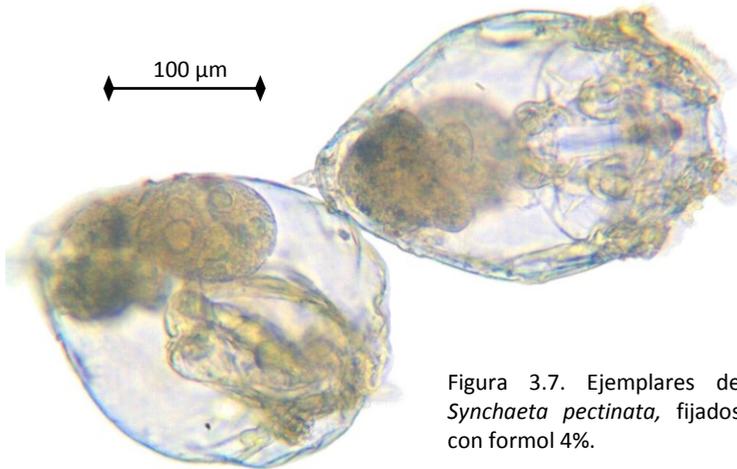


Figura 3.7. Ejemplares de *Synchaeta pectinata*, fijados con formol 4%.

I. IV. II. **Género *Asplanchna***: género planctónico que carece de pie y está típicamente limitado a aguas abiertas (Walsh *et al.*, 2005), es de gran importancia en las redes tróficas planctónicas, ya que tiene características peculiares entre los rotíferos: es de gran tamaño y es considerado depredador, ya que se puede alimentar de algas, ciliados, rotíferos e incluso larvas de microcrustáceos. Se han encontrado tres especies: *A. brightwelli*, *A. girodi* y *A. priodonta*. Entre todas representan el 1% de la densidad global medida en el presente estudio, sin embargo, por su tamaño tienen una mayor importancia relativa en cuanto a biomasa.

- *A. priodonta* (Gosse, 1850) es la especie más abundante y frecuente en los embalses propios de estudio. Tiene una longitud corporal promedio de 496 ± 66 µm, ha sido observada en 15 de los 20 embalses y, como ya hemos comentado, pese a que en términos de densidad no forma grandes poblaciones (promedio de 8 ind/l), su biomasa corporal promedio es relativamente grande (1 µgPS). Está bien documentado que esta especie se alimenta de otros rotíferos, como *Keratella cochlearis*, e incluso de algunos cladóceros (Ejmont-Karabin, 1974; Salt, 1977; Koste, 1978, Hofmann, 1983 y 1985), demostrando una enorme plasticidad en la dieta, que puede discurrir desde poblaciones exclusivamente zoófagas, pasando por omnípagas, a otras exclusivamente fitófagas (Guiset, 1977; Hofmann, 1983 y 1985). Esta plasticidad de uso de recursos indica que su dieta está principalmente determinada por las condiciones ambientales (Kappes

et al., 2000). Es una especie euplanctónica, euriterma y cosmopolita, común en la Península Ibérica (De Manuel, 1997).

Cabe destacar que en todo el “Sistema Sur” *Asplanchna priodonta*, estuvo ausente tanto en invierno como en verano, y fue *Asplanchna girodi* la que apareció.

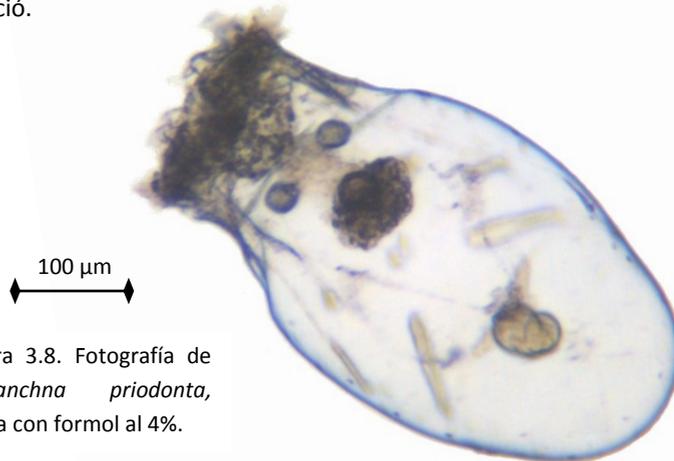


Figura 3.8. Fotografía de *Asplanchna priodonta*, fijada con formol al 4%.

I. V. Otras Familias: También se han encontrado especies del Orden *Ploimida* pero con abundancias y frecuencias menores. Muchas de ellas son escasas debido a que poseen hábitos litorales y, dado el carácter pelágico de las muestras, su presencia es principalmente ocasional o accidental. Estas Familias son:

- **Fam. Euchlanidae:** Se vieron ejemplares de la especie *Euchlanis dilatata*. Pese a ser poco frecuente y abundante en los embalses, tiene gran tamaño ($220 \pm 16 \mu\text{m}$), por lo que en términos de biomasa puede ser importante. La biomasa corporal promedio de esta especie fue de $0,075 \mu\text{gPS}$. Es una especie heleoplanctónica, cosmopolita y ampliamente distribuida por el territorio peninsular (De Manuel, 1997).

- **Fam. Trichotriidae:** Se encontraron especímenes de la especie *Macrochaetus sericus*; de carácter perifítico y heleoplanctónico, que ha sido citada para diversas localidades del territorio peninsular (Velasco, 1990). Sólo fue observada en el 5% muestras, y su densidad promedio alcanzó $0,1 \text{ ind/l}$. La biomasa corporal promedio de esta especie fue de $0,02 \mu\text{gPS}$.

- **Fam. Colurellidae:** Se encontraron individuos de los géneros *Colurella* y *Lepadella*; este último es más abundante que el anterior, aunque sólo ha sido visto en el 7% de las muestras. Es un género litoral, perifítico, que aparece ocasionalmente en el plancton (Margalef *et al.*, 1976). Es cosmopolita (Segers, 2007), y tiene una amplia distribución en el territorio español (Margalef *et al.*, 1976; Velasco, 1990; De Manuel, 2000). Del género *Lepadella* se han encontrado tres especies: *L. acuminata*, *L. patella* y *L. rhomboides*.

- **Fam. Lecanidae:** Se detectaron varias especies pertenecientes al género *Lecane*, las más frecuentes fueron: *L. closterocerca*, *L. luna* y *L. lunaris*. Es un género de hábitos fundamentalmente litorales y perifíticos, que puede observarse ocasionalmente en el plancton y que presenta una gran diversidad de especies (Segers, 1995). En nuestro estudio apareció en el 29% de las muestras, aunque su baja densidad y baja biomasa corporal (0,02 µgPS de promedio) hizo que no fueran muy importantes cuantitativamente.

- **Fam. Lindiidae:** Sólo en una ocasión, en el embalse de Escalona (verano 2009) se vieron individuos pertenecientes a la especie *Lindia torulosa*.

- **Fam. Notommatidae:** Se encontraron especímenes pertenecientes a los géneros *Monommata*, *Notommata* y *Cephalodella*. Estos géneros aparecieron de manera muy esporádica y con densidades muy bajas.

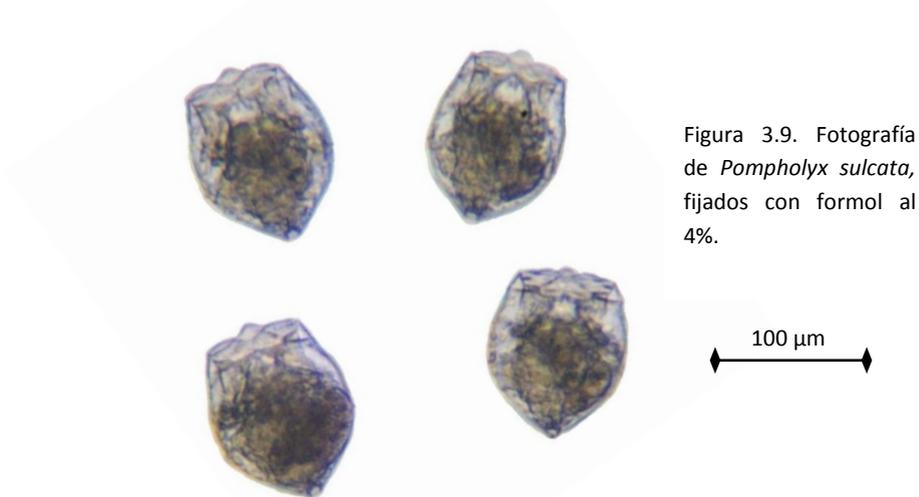
- **Fam. Trichocercidae:** Aparecieron organismos del género *Trichocerca*. Este género incluye especies tanto heleoplanctónicas como euplanctónicas. *T. similis* fue la especie más abundante, probablemente debido a su carácter esencialmente planctónico. De Manuel (1997) la considera la especie del género más frecuente en los embalses.

- **Fam. Dicranophoridae:** Se encontraron individuos pertenecientes al género *Dicranophorus* de manera muy esporádica y con densidades muy bajas.

II. Orden Gnesiotrocha

II. I. **Fam. Testudinellidae:** Observamos especímenes pertenecientes a los géneros *Testudinella* y *Pompholyx*.

- De esta Familia cabe destacar la especie *Pompholyx sulcata*, una especie de tamaño relativamente pequeño (promedio corporal de $120 \pm 7 \mu\text{m}$) que está presente en todos los embalses estudiados y no muestra preferencia estacional. Se trata de una especie euplanctónica, euriterma, detritívora, que se alimenta de detritus y bacterias (Pourriot, 1977; Braioni & Gelmini, 1983; De Manuel, 2000), aunque también se ha visto entre macrófitos (Braioni & Gelmini, 1983). Esta especie ha sido considerada por muchos autores como habitual de aguas eutróficas (Braioni & Gelmini, 1983; Marcé *et al.*, 2005), donde puede experimentar grandes crecimientos poblacionales.



Es cosmopolita y está ampliamente distribuida por los embalses ibéricos (De Manuel, 1997), más abundante en las capas superficiales de los mismos (Margalef *et al.*, 1976). En el presente estudio se han observado las mayores densidades en los embalses de Beniarrés (5549 ind/l en el verano de 2007), Bellús (1385 ind/l en verano 2009 y 1203 ind/l en invierno 2008), los dos embalses con peor calidad del agua. La biomasa corporal promedio de esta especie fue de $0,025 \mu\text{gPS}$.

II. II. Fam. Hexarthridae

II. II. I. **Género Hexarthra:** Se Detectaron individuos del género *Hexarthra*, concretamente de las especies *H. mira* (Hudson, 1871) y *H. oxyuris* (Sernov, 1903). Estas dos especies tienen hábitos similares, las dos son euplanctónicas y

estenotermas de aguas cálidas, con máximos poblacionales en verano (Dumont 2009), y son prácticamente exclusivas de las muestras de verano. *H. mira* apareció con mayor frecuencia que *H. oxyuris*, faltando en sólo dos embalses. En ocasiones han llegado a observarse densidades similares de las dos especies en la misma muestra. *H. oxyuris* es un poco menor que *H. mira*, con tamaños corporales promedio para ambas de 129 ± 3 y 146 ± 15 μm , respectivamente. Las dos especies son cosmopolitas y ampliamente distribuidas por la Península Ibérica. *H. mira* es frecuente en lagunas cársticas (Armengol *et al.*, 1993; Armengol & Miracle, 1999), mientras que *H. oxyuris* es más tolerante a la salinidad y aparece frecuentemente en sistemas salobres (Antón-Pardo & Armengol, 2012).

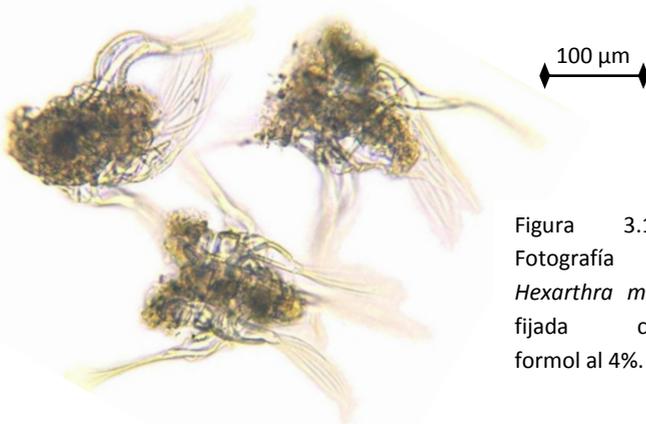


Figura 3.10.
Fotografía de
Hexarthra mira
fijada con
formol al 4%.

II. III. Fam. Filiniidae: Vimos especímenes pertenecientes al género *Filinia* en la mitad de los embalses objeto de estudio.

II. III. I. Género *Filinia*: Está representado por tres especies: *F. longiseta*, *F. opoliensis* y *F. terminalis*, las cuales muestran en general bajas densidades y frecuencias. Especies de *Filinia* pueden encontrarse en zonas con abundancia de bacterias en los lagos eutróficos o en la oxiclina de lagos meromíticos (Miracle & Armengol, 1995; Armengol *et al.*, 1998).

- *Filinia longiseta* (Ehrenberg, 1834) y *Filinia terminalis* (Plate, 1886): A veces se han considerado como un complejo *longiseta-terminalis*, puesto que en ocasiones es difícil distinguir *F. terminalis* de *F. longiseta*, aunque esta última tiene la seda posterior situada ventralmente y a cierta distancia del punto

terminal (Chengalath *et al.*, 1971; Ruttner-Kolisko, 1989), mientras que *F. terminalis* la tiene en posición terminal y es más rígida. En nuestros embalses *F. longiseta* es ligeramente de mayor tamaño ($170 \pm 18 \mu\text{m}$ de longitud corporal) que *F. terminalis* ($155 \pm 8 \mu\text{m}$). Entre las dos estuvieron presentes en el 13% de las muestras y su densidad máxima fue de 6 ind/l (*F. longiseta* en el embalse de María Cristina en verano 2009). La biomasa de *F. longiseta* fue de 0,05 μgPS y de *F. terminalis* de 0,03 μgPS . Ambas son especies cosmopolitas, euplancónicas, que pueden ser encontradas en muchos lagos y estanques (Pennak, 1978) y han sido halladas ampliamente distribuidas por el territorio peninsular (De Manuel, 1997). Son especies consideradas omnívoras y se alimentan principalmente de bacterias y detritos (Pennak, 1978; Ruttner-Kolisko, 1989; Walz, 1993; Miracle & Armengol, 1995). De Manuel (1997) considera que tanto *F. longiseta* como *F. opoliensis* son termófilas, mientras que *F. terminalis* es estenoterma de aguas frías, sin embargo, en nuestros muestreos se han encontrado igualmente en invierno y en verano, mostrándose euritermas, aunque con el inconveniente de que las muestras están integradas y son de distintas profundidades y, por tanto, con diferentes temperaturas. Otros autores también detectan *F. terminalis* durante el verano por debajo de la termoclina, y con una distribución más uniforme durante febrero (George & Fernando, 1970).

II. IV. Otras Familias: Se han encontrado especies también del Orden *Gnesiotrocha* pero con abundancias y frecuencias muy bajas. Estas Familias son:

- **Fam. Conochilidae:** Se encontraron individuos del género *Conochilus* sólo en el embalse de Regajo en los veranos. No se pudieron clasificar a nivel de especie. Su densidad poblacional mayor tuvo lugar en el verano de 2006 con 23 ind/l (Regajo, verano de 2006). La biomasa corporal promedio de esta especie fue de 0,04 μgPS .

- **Fam. Collotheceidae:** Vimos especímenes pertenecientes al género *Collotheca*. Es una Familia de difícil determinación a partir de muestras fijadas con formol, ya que la fijación produce la invaginación de las estructuras características, de modo que se realizó su identificación solo a nivel de género. Este grupo apareció en el 85% de los embalses, pero con densidades que en la mayoría de los casos no superaban 1 ind/l. Las densidades mayores se observaron en el verano de 2008 en los embalses de Amadorio (41 ind/l) y Arenós (34 ind/l). La biomasa corporal promedio de este grupo fue de 0,01 μgPS .

2. ZOOPLANCTON: CLADÓCEROS

Los cladóceros han sido el segundo grupo de zooplancton más diverso después de los rotíferos. En total se identificaron 21 taxones (en su mayoría a nivel de especie): 15 en las muestras de invierno y 17 en las de verano. *Bosmina longirostris* y *Daphnia galeata* son las únicas especies que se encontraron en todos los embalses (Tabla 3.2). El resto de especies que también fueron abundantes y/o frecuentes pertenecen a los géneros *Ceriodaphnia* y *Daphnia*. Por último, otros taxones, sobre todo aquellos más relacionados con el litoral o la vegetación, se encontraron de manera esporádica, sólo en uno o en pocos embalses, cuyas especies pertenecían a los géneros *Alona*, *Chydorus*, *Ilyocriptus*, *Leydigia*, *Macrothrix*, *Moina* y *Pleuroxus*.

El total de especies de cladóceros identificadas es relativamente bajo, comparado con otros estudios de grandes dimensiones. Por ejemplo, el informe del primer estudio detallado de embalses de los años '70 (Margalef *et al.*, 1976), presentó un listado con unas 40 especies muestreadas en 103 embalses y en 4 campañas. El siguiente estudio (de finales de los años '80) incluyó 102 embalses y se identificaron 30 especies de cladóceros (Jaume, 1993). Las causas por las que se ha detectado mucha menor riqueza de especies que en los otros dos trabajos reseñados, ya comentadas en el apartado anterior de rotíferos, son que nuestros embalses se restringen a una zona mucho más reducida y con características climáticas, geológicas y edáficas más homogéneas. Además, la metodología de muestreo del trabajo actual es distinta y proclive a encontrar menor riqueza de especies, ya que se estudiaron sobre todo muestras obtenidas con botellas hidrográficas (aunque complementadas con muestreas verticales de red) y sólo de la zona profunda de delante de la presa. Todas las especies de este estudio también fueron citadas por Margalef *et al.* (1976) y Jaume (1993), aunque en alguna no coincida el nombre de la especie probablemente por cambios en la nomenclatura de las especies.

La tabla 3.2 ofrece el listado de todas las especies de cladóceros halladas en los diferentes embalses, agrupados por sistemas y separados en los dos periodos de estudio: invierno y verano.

2.1. Clase Branchiopoda

I. Orden Ctenopoda

I. I. Familia Sididae: Se conocen 8 géneros de esta Familia cosmopolita, de los cuales tres aparecen en el ámbito ibero-balear (Alonso, 1996) y en este estudio sólo hemos encontrado uno:

I. I. I. Género *Diaphanosoma*

- *Diaphanosoma mongolianum* (Uéno, 1938): Aparece en la mayoría de los embalses estudiados. Es el tercer cladóceros más abundante (densidad máxima y densidad total) en ellos. Se trata de una especie característica de aguas cálidas y uno de los elementos preponderantes de las comunidades de zooplancton de verano de los embalses españoles (Alonso, 1985). En nuestro estudio aparece sobre todo en verano, cuando muestra mayores valores de densidad (157 ind/l de máxima en María Cristina en el verano de 2009). También ha sido encontrada en algunas muestras de invierno, siempre en baja densidad (menor a 3 ind/l), como observó también Alonso (1996). El tamaño

de los individuos fue muy variable, su promedio de longitud corporal fue $812 \pm 145 \mu\text{m}$ y su biomasa corporal promedio de $2,51 \mu\text{gPS}$. A pesar de que ha sido descrita como colonizadora de embalses y en concreto de aguas eutróficas (Alonso, 1996) los únicos tres embalses en los que falta son eutróficos (Bellús, Beniarrés y Tibi), probablemente porque sus aguas son de muy mala calidad. En la Península Ibérica ha sido citada en numerosas ocasiones (Armengol, 1978; Boronat *et al.*, 2001). Alonso (1996) la sitúa en la mitad meridional y otros autores en las partes central y sur de la Península Ibérica, con excepción de la región noroccidental (Armengol *et al.*, 1989; Jaume, 1991).



Figura 3.11. Fotografía de *Diaphanosoma mongolianum*, fijado con formol al 4%.

II. Orden Anomopoda

II. I. Familia Daphniidae: Se encontraron especímenes pertenecientes a los géneros *Daphnia* y *Ceriodaphnia*. Esta Familia compone el grupo con más individuos encontrados, más del 43% del total de cladóceros de las muestras. Está presente en todos los embalses.

II. I. I. Género *Daphnia*: Se han encontrado tres especies: *D. galeata* que se describirá más adelante, *D. magna* (subgénero *Ctenodaphnia*) y *D. pulicaria* (subgénero *Daphnia*), que son las de mayor tamaño y poco frecuentes, habiéndose encontrado sólo en 5 y 7 embalses, respectivamente. Sin embargo, son muy importantes en términos de biomasa por su gran tamaño.

- *Daphnia galeata* (Sars, 1863) (subgénero *Daphnia*): Aparece en todos los embalses estudiados. Es uno de los cladóceros más abundantes, llegando a alcanzar una densidad máxima de 77 ind/l en el embalse de Forata en el invierno de 2008. Y densidades en torno a los 50 ind/l en María Cristina (invierno de 2008), Regajo (invierno de 2008) y Forata (invierno de 2007). El tamaño de los individuos detectados tuvo un promedio de $1297 \pm 440 \mu\text{m}$ y su biomasa corporal fue de 10,8 μgPS . Se desarrolla durante todo el año (Alonso, 1996); sin embargo, los máximos desarrollos poblacionales se han observado en invierno. Es una especie cosmopolita, muy abundante en los embalses, que ha sido citada en toda la Península Ibérica, donde no presenta una distribución localizada y es muy abundante (Alonso, 1996).

La taxonomía del subgénero *Daphnia* es muy confusa (Hrbáček, 1987). Se trata de un subgénero morfológicamente muy uniforme, con pocos caracteres diagnósticos, que además son variables (Alonso, 1996). Entre las especies citadas en España ha habido especial confusión con las especies carentes de pecten desarrollado: *D. hialina* - *D. galeata* - *D. cucullata* - *D. longispina*. Parece haber consenso en que las dos especies más abundantes y frecuentes son *D. galeata* y *D. longispina* (Flössner & Kraus, 1986; Hrbáček, 1987; Jaume, 1993; Alonso, 1996). Jaume (1993) atribuye a *Daphnia* grupo *longispina* todos los representantes del género *Daphnia* carentes de pecten que no presentaran ni cresta ni yelmo cefálico más o menos desarrollado; y, por el contrario, denomina *Daphnia* grupo *galeata* a todos aquellos que sí lo presentaban. Alonso (1996) considera ambas especies muy abundantes en los embalses y ampliamente distribuidas en la Península.



Figura 3.12. Fotografía de *Daphnia galeata*, fijada con formol al 4%.

Al ser organismos perennes que se desarrollan durante todo el año, es muy probable que las poblaciones encontradas en verano e invierno pertenezcan a la misma especie y, dado que el yelmo cefálico se desarrolla más en verano, se han clasificado como *D. galeata* las poblaciones de estos embalses, ya que en todos ellos se encontraron individuos con yelmo cefálico bien desarrollado en la época estival. No descartamos que pueda haber coexistencia de las dos especies y que algunos individuos de *D. longispina* se hayan considerado *D. galeata*, pero nos parece poco probable, pues varios de los caracteres morfológicos encontrados en los individuos sugieren su asignación a esta última especie.

II. I. II. Género *Ceriodaphnia*: se han encontrado tres especies pertenecientes a este género considerado cosmopolita: *C. pulchella*, *C. dubia* y *C. reticulata*. Esta última es la menos abundante, habiéndose visto en sólo el 12% de las muestras, en 8 embalses distribuidos en todo el territorio. Las otras dos se describirán con más detalle a continuación:

- *Ceriodaphnia pulchella*: Está presente en 13 de los 20 embalses estudiados. Ha llegado a alcanzar una densidad máxima de 131 ind/l en Amadorio en el invierno de 2008. El tamaño de los individuos fue muy variable, el promedio de longitud corporal ascendió a $467 \pm 79 \mu\text{m}$ y su biomasa corporal promedio fue de 1,91 μgPS . Es una especie característica del plancton de grandes masas de agua, mientras que resulta rara en las aguas de pequeño volumen, y se halla difundida ampliamente por las aguas permanentes y profundas de la Península Ibérica (Alonso 1996). Según Armengol (1978) es la especie más frecuente de su género en los embalses españoles. Se considera una especie de aguas muy poco polucionadas (Alonso 1996). En nuestros embalses aparece en los de mejor calidad de agua (Cortes, Naranjero, Tous, Contreras) y falta en los de peor

calidad (Bellús, Beniarrés, Tibi, Forata). Generalmente es monocíclica (Margalef, 1953) y se halla presente durante todo el año en los embalses españoles (Armengol, 1978); en nuestros embalses ha sido encontrada tanto en verano como en invierno, aunque sea más frecuente y abundante en verano.



Figura 3.13. Fotografías de *Ceriodaphnia dubia* (izquierda) y *Ceriodaphnia pulchella* (derecha) fijadas con formol 4%.

- *Ceriodaphnia dubia* (Richard, 1984): Se ha encontrado en 14 de los 20 embalses estudiados. Ha llegado a alcanzar una densidad máxima de 158 ind/l en el embalse de Beniarrés en el verano de 2007. El promedio de longitud corporal fue $499 \pm 154 \mu\text{m}$ y su biomasa corporal promedio ascendió a $2,42 \mu\text{gPS}$. Según Alonso (1996), es una especie cosmopolita y característica del plancton de aguas de gran volumen; permanentes, transparentes y con abundante vegetación acuática, lo que no se ajusta bien a nuestros datos. En los embalses españoles suele aparecer en los más mineralizados (Armengol, 1978).

II. II. Familia Moinidae: Se encontraron individuos del género *Moina* (*M. micrura* Kurz, 1874). Esta especie aparece sólo en tres embalses, pero nos ha parecido importante destacarla, puesto que sólo lo hace en los eutróficos. Es una especie termófila (Alonso, 1996), y ha sido encontrada sólo en el periodo estival. Ha llegado a densidades máximas de 59 ind/l en el embalse de Bellús en el verano de 2006, su biomasa corporal promedio fue de $3 \mu\text{gPS}$. Es muy común también en el plancton de la Albufera de Valencia y en otros sistemas someros eutróficos (Oltra, 1993; Alfonso, 1996; Antón & Armengol, 2014).

II. III. Familia Bosminidae: son cladóceros de tamaño pequeño, que pueden llegar a ser dominantes en muchos lagos (Jiang *et al.*, 2013). Los bosmínidos parecen verse menos afectados por las cianobacterias tóxicas que los dáfnidos (Hansson *et al.*, 2007b). Con el desarrollo de poblaciones de cianobacterias, la abundancia de dáfnidos disminuye drásticamente, lo cual se asocia con un aumento aparente de bosmínidos (Abrantes *et al.*, 2009). En nuestro estudio se encontraron especímenes pertenecientes al género *Bosmina*.

- *Bosmina longirostris* (Müller, 1776): es el cladóceros con mayor representación en los embalses estudiados, pues aparece en todos ellos, y en el 90 % de las muestras totales, como ya lo hizo en un anterior estudio (Armengol, 1978). Además, es el más abundante: los individuos de esta especie representan un tercio del total de cladóceros encontrados. Esta especie está considerada como de aguas eutróficas y por su pequeño tamaño resulta menos sensible a la depredación por peces (Alonso, 1996). Ha alcanzado una densidad máxima de 229 ind/l en el embalse de Beniarrés en el verano de 2008, y la densidad promedio de todas las muestras fue de 10 ind/l. El promedio de longitud corporal fue $332 \pm 84 \mu\text{m}$ y su biomasa corporal promedio fue de $1,02 \mu\text{gPS}$.

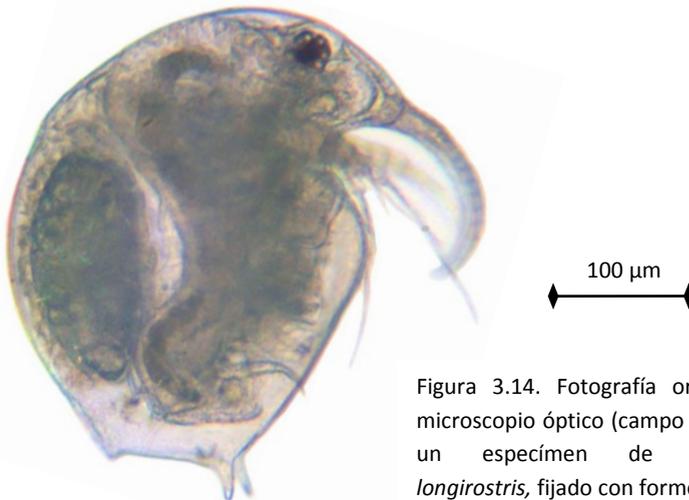


Figura 3.14. Fotografía original al microscopio óptico (campo claro) de un espécimen de *Bosmina longirostris*, fijado con formol al 4%.

Es una especie en la que ha sido observada gran variabilidad de dinámicas poblacionales (Hutchinson, 1967); en nuestro estudio aparece durante todo el año, pero es más abundante en las muestras de verano. Algunos investigadores citan sus máximos poblacionales también en verano (Komarovskiy, 1959), otros en verano e invierno (Borecky, 1956; Hrbáček & Novotná-Dvořáková, 1965), sólo en primavera (Smyly, 1957; Patalas, 1956; Mleczko, 1965), en primavera y otoño (Ischreyt, 1926; Chandler, 1940; Davis, 1962) o en primavera e invierno (Rylov, 1935). Es una especie cosmopolita ampliamente distribuida por la Península Ibérica (Armengol, 1978; Jaume, 1993; Alonso, 1996). Su hábitat característico es el plancton de lagos y embalses eutróficos (Alonso, 1996), donde llega a alcanzar densidades muy elevadas.

II. IV. Otras Familias: Se han encontrado también ejemplares de otras especies del Orden Anomopoda, pero con abundancias y frecuencias mucho menores. Muchas de ellas escasean debido a que son grupos muy asociados a la zona litoral y a la vegetación y, dado que las muestras fueron tomadas en la zona central (limnética), y a que en los embalses dicha zona litoral está muy alterada, su presencia resulta bastante esporádica. Estas Familias son:

- **Familia Macrotrichidae:** Se encontraron especímenes pertenecientes a las especies *Ilyocryptus sordidus* y *Macrothrix laticornis*. Su frecuencia fue muy baja (< 1,5% de las muestras) y su densidad, también (< 0,15 ind/l).

- **Familia Euryercidae:** En ella se incluyen los cladóceros denominados quidóridos (actualmente englobados en las Subfamilias Eurercinae, Aloninae y Chidorinae; Alonso, 1996), considerados como litorales y/o bastante asociados a la zona bentónica. Se vieron especímenes pertenecientes a los géneros *Pleuroxus*, *Chydorus*, *Alona* y *Leydigia*. El género *Alona* se encontró en el 10% de las muestras, dentro del cual las especies más frecuentes fueron *A. rectangula* y *A. quadrangularis*, que nunca mostraron más de 1 ind/l. *Chydorus sphaericus* apareció en el 8% de las muestras, también con densidades bajas (máxima de 0,6 ind/l). Por último, la presencia de *Pleuroxus aduncus* y *Leydigia leydigii* fue escasa (< 4% de las muestras), así como su densidad (< 0,6 ind/l).

3. ZOOPLANCTON: COPÉPODOS

Los copépodos han sido el grupo de zooplancton menos diverso, con sólo 5 especies, 2 calanoides y 3 ciclopoides (Tabla 3.3); no encontramos harpacticoides, lo que no es de extrañar, dado su carácter principalmente bentónico. Todos ellos aparecieron tanto en las muestras de verano como en las de invierno. *Acanthocyclops americanus* fue la única especie presente en todos los embalses. Las otras dos especies ciclopoides, *Cyclops* cf. *abyssorum* y *Tropocyclops prasinus*, aparecieron en 12 y 9 de los embalses, respectivamente. En cuanto a los calanoides, *Copidodiaptomus numidicus* fue el más frecuente, estando presente en los sistemas Mijares, Júcar y sur, con excepción de los embalses eutróficos de Bellús y Beniarrés, donde nunca hubo presencia de calanoides. En cambio, el calanoide *Neolovenulla alluaudi* sólo se encontró en el sistema Turia y el embalse del Regajo, donde faltaba el anterior.

La taxonomía de copépodos ha estado en continua revisión en los últimos años, por lo que probablemente estos 5 taxones aquí encontrados, también se citaran en los trabajos de zooplancton de embalses de España de Margalef *et al.* (1976) y (Jaume, 1993), pero pueden haber sufrido cambios de nomenclatura. Al igual que sucedía para los rotíferos y los cladóceros, la riqueza del presente trabajo es muy inferior a la encontrada en los estudios citados, donde se encontraron 20 y 17 especies, respectivamente.

Para analizar la comunidad de copépodos, se clasificaron los individuos adultos pertenecientes a cada especie. Se contaron por separado los individuos de cada sexo. Sin embargo, dada la dificultad de clasificar a nivel de especie los copépodos juveniles e inmaduros, más aún cuando hay varias especies pertenecientes a la misma Familia, estos fueron clasificados no a nivel de especie, sino sólo de orden (ciclopoides y calanoides). Puesto que en ningún caso han aparecido individuos adultos calanoides de dos especies en el mismo embalse, asumimos que los organismos juveniles (nauplios y copepoditos) encontrados pertenecen a la misma especie de la que encontramos adultos. De este modo, podemos estimar la densidad poblacional total como la suma de los adultos y los juveniles. No es igual en el caso de los copépodos ciclopoides, de los cuales aparecen a menudo dos o tres especies en el mismo muestreo; en este caso, cuando fue necesario asignar los individuos inmaduros a las especies correspondientes, se hizo según las proporciones de adultos que había.

3.1. Clase Maxillopoda

I. Orden Calanoida

Tradicionalmente se consideraba que los copépodos calanoides eran exclusivamente herbívoros y se alimentaban filtrando el agua a través de los segundos maxilares (Koehl & Strickler, 1981), y así es en algunas especies. Pero nuevos estudios sobre los hábitos de alimentación pusieron de manifiesto que en muchos casos los segundos maxilares funcionan como un embudo, y no como un tamiz (Koehl & Strickler, 1981; Vanderploeg & Paffenhöffer, 1985; Williamson & Vanderploeg, 1988). Además, se ha observado también que son capaces de seleccionar la comida (Kleppel, 1993; Tackx *et al.*, 2003) y funcionar alimentándose pasivamente con algas (Koehl & Strickler, 1981; Vanderploeg & Paffenhöffer, 1985; Sandercock & Scudder, 1994), hasta hacerlo activamente (Williamson, 1987 y 1991; Williamson & Vanderploeg, 1988). De este modo, se considera que los calanoides de aguas dulces varían entre dietas totalmente herbívoras a omnívoras (Green & Shiel, 1992 y 1995; Laspoumaderes *et al.*, 2010), y la mayoría de calanoides son ahora conocidos por ser omnívoros con tendencia a la herbivoría (Wong & Chow-Fraser, 1985; Anderson, 1967; Wong, 1984; Williamson & Butler, 1986; Sandercock & Scudder, 1994; Lapesa *et al.*, 2004); otros calanoides son omnívoros con una tendencia a ser carnívoros (Williamson & Butler, 1986, Sandercock & Scudder, 1994), e incluso los grandes calanoides, tales como algunas especies de *Heterocope*, *Epischura*, *Limnocalanus* y los *Diptómidos* más grandes, tienen tendencias depredatorias (Williamson, 1991; Wong, 1984; Kerfoot, 1978; Sandercock & Scudder, 1994).

I. I. Familia Diaptomidae: Se encontraron especímenes pertenecientes a las dos Subfamilias: Paradiaptominae (*Neolovenula alluaudi*) y Diaptominae (*Copidodiaptomus numidicus*). Cabe destacar que no se observó coexistencia de adultos de las dos especies en un mismo embalse en ninguno de los casos.

- *Neolovenula alluaudi* (Guerne & Richard, 1890): Se ha encontrado en sólo 4 de los 20 embalses estudiados (que además pertenecen a dos cuencas hidrográficas adyacentes; 3 a una misma cuenca, la del Turia, y el cuarto a la del Palancia, que sólo presenta ese embalse). Muestra en general mayores densidades poblacionales en verano que en invierno. Las densidades poblacionales fueron mucho mayores en el embalse del Regajo que en el Sistema Turia, habiéndose

observado en los veranos densidades entre los 80 y 130 ind/l, incluyendo individuos adultos e inmaduros. Cabe destacar que en algunas ocasiones no se encontró ningún copépodo calanoide (adulto o inmaduro) dentro de estos embalses; por ejemplo, en el verano de 2009 no se constató su presencia en ninguno de los embalses del Sistema Turia, tampoco en algún verano o invierno del embalse de Benagéber, situado entre Arquillo y Loriguilla, donde sí se encontraron. La longitud corporal promedio de la hembra es de $1656 \pm 173 \mu\text{m}$ y de $1498 \pm 163 \mu\text{m}$ en el macho; así, se calcularon sus biomásas corporales promedio por separado que fueron de $14 \mu\text{gPS}$ para la hembra y de $10 \mu\text{gPS}$ para el macho.

Esta es la única especie actualmente conocida del género *Neolovenula* (Dussart & Defaye, 2002; Boxshall & Halsey, 2004). Esta especie tiene una amplia distribución que ha sido bastante estudiada (Alfonso & Belmonte, 2013); al parecer se expandió del norte de África a partes del sur de Europa, el Medio Oriente y las estepas de Sarmato-Turkmenistán. Siempre se ha considerado como una especie circum-mediterránea (Guerne & Richard, 1891; Tollinger, 1911; Kiefer, 1958, 1978a y 1978b; Dussart, 1967a y 1989; Pesce & Maggi, 1981; Petkovski, 1983; Jaume, 1989-1990; Einsle, 1993; Rayner 1999 y 2000) que se ha expandido hacia el área Euro-Mediterránea (Dussart & Defaye, 2002). Y ha comenzado a ser detectada fuera de la zona del Mediterráneo; por ejemplo, en Níger y Chad (Dussart, 1989), Rusia, Irán y Turkmenistán (Borutzky *et al.*, 1991). Miracle (1982) la consideró una especie mediterránea que venía del sur y que tiene una distribución dispersa en el sur de Europa (Miracle, 1982; Pretus, 1991). Su amplio rango de distribución lo justifican algunos autores con referencia a la ecología de la especie, que se le considera bastante eurioica y eurihalina (Dumont, 1979; Borutzky *et al.*, 1991; Alonso, 1998; Rayner, 1999).

En su estudio sobre crustáceos planctónicos de los embalses españoles, Jaume (1993) observó que esta especie (nombrada por él como *Lovenula alluaudi*) estaba distribuida básicamente en dos sectores de la Península Ibérica; por un lado, en la cuenca del Ebro (embalses de Yesa, Sotona, Mequinenza, Flix) y, por otro, en la cuenca del Guadalquivir (embalses Iznajar, Guadalteba, Conde de Guadalhorca, Torre del Águila, Celemin y Guadalmena) y otros dos puntuales fuera de ese ámbito (embalses de Linares del Arroyo y de Borbollón). Sin embargo, dentro de la demarcación hidrográfica del Júcar, no se encontró esta especie en ningún embalse. En el presente estudio ha aparecido en los embalses

pertenecientes a las cuencas del Turia (Arquillo de San Blas, Benagéber y Loriguilla) y del Palancia (Regajo). Es notable que en la cuenca del Mijares, situada muy próxima a ambas cuencas y limitantes con ellas, no se haya presentado esta especie; sin embargo, también se ha hallado en lagunas de montaña de la cuenca del Turia (Escrivà *et al.*, 2010), donde además se han descrito dos ecotipos de esta especie, de tamaños diferentes (Escrivà *et al.*, 2009). Dussart (1967b) también la citó en la cuenca del Ebro, y la considera propia de aguas temporales de primavera, preferentemente no lejos de la costa. Todo esto puede sugerir que *N. alluaudi* está experimentando un proceso de expansión desde las charcas temporales donde se encontraba comúnmente en el siglo pasado a las aguas permanentes de estos ecosistemas artificiales que son los embalses. Además, al parecer también se halla en proceso de expansión por los embalses peninsulares, y pudo pasar de la demarcación de Ebro, que está cercana, al norte de la cuenca del Palancia y Turia. Además, la distribución alopátrica, en estos embalses, con *Copidodiaptomus numidicus*, la especie más frecuente y abundante, sugiere que existen dificultades para su coexistencia. Ramos-Rodríguez & Conde-Porcuna (2003) observaron que es una especie depredadora que puede alimentarse de huevos de rotíferos (*Keratella cochlearis* en sus observaciones) e incluso de la hembra y el huevo conjuntamente.



Figura 3.15. Fotografía de *Neolovenula alluaudi*, macho (arriba) y hembra (abajo), fijados con formol al 4%.

- *Copidodiaptomus numidicus* (Gurney, 1909): Está presente en todos los sistemas, a excepción del Turia y el embalse del Regajo, el cual, como ya hemos

comentado, estaba poblado por la especie anteriormente citada, si bien en alguno de los embalses pertenecientes a estos sistemas no se han encontrado copépodos calanoides en ningún momento, probablemente debido a su sensibilidad frente a la mala calidad del agua.

Esta especie muestra, en general, mayores densidades poblacionales en verano que en invierno. Los embalses en los que se han encontrado las mayores densidades ha sido los del Sistema Júcar: Escalona (máximo de 136 ind/l en el verano de 2008), Forata (máximo de 122 ind/l en el verano de 2008) y Alarcón (máximo de 114 ind/l en el verano de 2006), considerando todas estas densidades de individuos adultos e inmaduros en conjunto. En algunos embalses (Arenós, Sitjar y Tibi) *C. numidicus* no se encuentra permanentemente y su presencia fue puntual, en un solo muestreo. Además, también en algún momento puntual no se observó ningún copépodo calanoide (adulto o inmaduro) dentro de los embalses donde se encuentra habitualmente *C. numidicus*; por ejemplo, en el verano de 2007 en Escalona o en María Cristina del verano de 2006 al invierno siguiente. La longitud corporal promedio de la hembra fue $1379 \pm 121 \mu\text{m}$ y la del macho, $1321 \pm 101 \mu\text{m}$, lo que permitió calcular así sus biomásas corporales promedio por separado, que fueron de 12 μgPS para la hembra y de 8 μgPS para el macho.

Copidodiaptomus numidicus aparece citado en la tesis de Jaume (1993) como un calanoide de aparición frecuente y, en ocasiones, es una de las especies que más contribuye a la densidad y biomasa total. Tras una revisión taxonómica de este género en España, el autor asigna las anteriores observaciones de *Copidodiaptomus steueri* a *C. numidicus*, quedando de este modo como la única especie del género presente en la Península Ibérica. Entre los mapas de distribución publicados por Armengol en 1978 y los publicados por Jaume en 1993, no se observan cambios importantes que muestren expansiones o contracciones en el área de distribución de *C. numidicus*, como se comenta en la segunda publicación: “siguiendo esta especie acantonada en un amplio cuadrante del SW Peninsular, mayoritariamente en embalses situados en ríos de la vertiente Atlántica, si bien ocupa también algunos embalses de la cabecera del Júcar y el Segura” (Jaume, 1993). En el presente estudio, dos décadas después, *Copidodiaptomus numidicus* se muestra como el calanoide más extendido en los embalses propios de la demarcación de la Confederación Hidrográfica del Júcar. A pesar de ello no podemos declarar con firmeza que este copépodo se

encuentre en expansión de su área de distribución y se trate de una colonización de estas nuevas cuencas, ya que en el anterior estudio sólo se estudiaron 5 de estos embalses durante un año, por lo que es posible que *C. numidicus* ya dominara entonces en los embalses de la CHJ. No se considera una especie cosmopolita, sino que parece tener una distribución restringida a la región Mediterránea y al norte de África (Kiefer, 1978b; Armengol, 1980; Cherby 1984); algunos autores la consideran endémica de la zona oeste mediterránea (Cherbi *et al.*, 2008). Ha sido citada en África (Cherbi *et al.*, 2008; Fadda *et al.*, 2011) y en la Península Ibérica se ha encontrado tanto en España (Armengol, 1980; Jaume, 1993) como en Portugal (Caramujo & Boavida, 2000b), razón por la cual es posible que no haya sido citada en las guías de Dussart (1969) y de Einsle (1993).

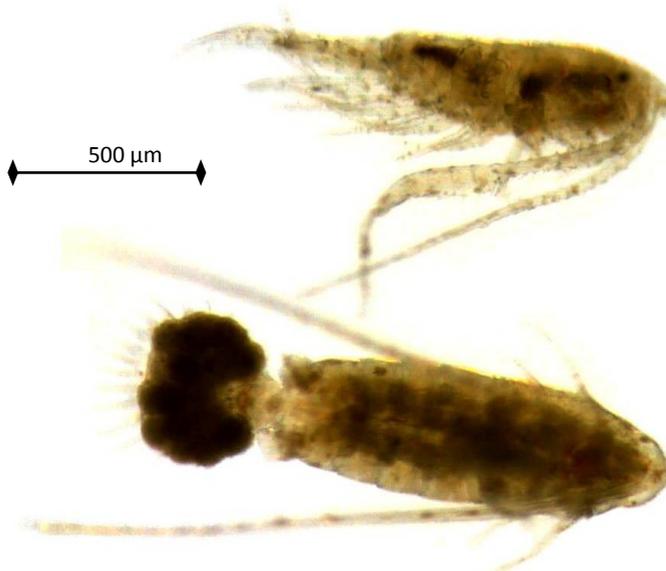


Figura 3.16. Fotografía de *Copidodiptomus numidicus* macho (arriba) y hembra ovígera (abajo), fijados con formol al 4%.

C. numidicus, como es habitual en las especies de copépodos calanoides, es propio de aguas limpias (Crispim, 1997; Caramujo & Boavida, 1999) y sus poblaciones se ven perjudicadas cuando aumenta el grado trófico del sistema. Se considera un copépodo filtrador herbívoro (Guillizzoni *et al.*, 1992; Caramujo & Boavida, 1999; Geraldés & Boavida, 2004; Geraldés & George, 2012). Y su presencia está generalmente asociada al ciclopoide *Acanthocyclops robustus* (Margalef, 1976; Caramujo & Boavida, 1999 y 2000b), con el que coexiste en numerosas ocasiones.

II. Orden Cyclopoida

II. I. Familia Cyclopidae: Encontramos especímenes pertenecientes a las Subfamilias: Eucyclopinæ (*Tropocyclops prasinus*) y Cyclopinæ (géneros *Cyclops* y *Acanthocyclops*). Al contrario que con los copépodos calanoides, sí se da coexistencia de varias especies de este Orden en un mismo embalse.

La alimentación de los copépodos ciclopoideos ha sido estudiada en detalle en dos trabajos de Fryer (1957a y 1957b). En los copépodos ciclopoideos de vida libre no se han descrito mecanismos de filtración y la alimentación es de tipo “raptorial”; es decir, ingieren partículas más o menos grandes, que toman individualmente (no filtrándolas del agua) y que pueden ser de origen animal o vegetal, estas partículas son troceadas por las partes bucales y llevadas a la boca (Wetzel, 2001). Muchas de las especies de los géneros más importantes son carnívoras (*Cyclops*, *Acanthocyclops*, *Macrocyclus*,...), pero también hay algunas especies de algunos géneros ciclopoideos consideradas herbívoras (*Eucyclops*, *Acanthocyclops*, *Microcyclus*,...). Aunque es probable que exista un cierto grado de omnivoría en la mayoría de ellas, las especies carnívoras tienden a ser de mayor tamaño que las herbívoras (Wetzel, 2001). Respecto a su posición en la cadena trófica existe otro problema, ya que en general los juveniles (que suelen ser muy abundantes) son herbívoros, siendo por tanto más semejantes a muchos rotíferos y, al igual que estos, están también sometidos a una fuerte presión depredadora por los copépodos adultos de su propia especie y de otras, ya que su dieta cambia con la edad hacia la omnivoría o carnivoría (Van den Bosch & Gabriel, 1991).

- *Tropocyclops prasinus* (Fischer, 1860) no se ha encontrado colonizando cuencas hidrográficas completas, sino que aparece en algunos embalses de cada sistema, lo que puede deberse a presiones de competencia y depredación con otros organismos o a las características ambientales de los diferentes sistemas, pues sí se ha encontrado en dolinas cársticas, junto a otros copépodos de mayor tamaño (Armengol & Miracle, 2000; Armengol *et al.*, 2012). Esta especie aparece en los tres embalses del río Mijares, en los dos del cauce medio del río Turia, y en sólo en dos embalses de los Sistemas Júcar y Sur. Las mayores densidades se han encontrado en el embalse de Benagéber, con un máximo de 40 ind/l en el verano de 2008. La longitud corporal promedio de la hembra fue de $638 \pm 26 \mu\text{m}$ y del macho, de $506 \pm 35 \mu\text{m}$; se calcularon así sus biomásas corporales promedio por separado, que fueron 1 μgPS para la hembra y 0,5 μgPS para el macho.

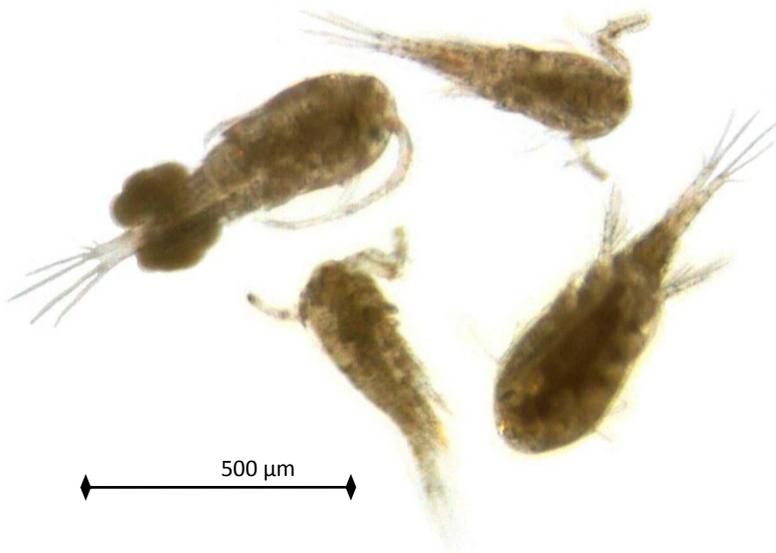


Figura 3.17. Fotografía de *Tropocyclops prasinus* macho (abajo-izquierda y arriba-derecha), hembra (abajo-derecha) y hembra ovígera (arriba-izquierda), fijados con formol al 4%.

T. prasinus es una especie considerada prácticamente cosmopolita (Sramek-Husek, 1957; Peacock & Smyly, 1983; Riera & Estrada, 1985; Einsle, 1993), que ha sido observada frecuentemente por toda Europa, excepto en el extremo norte, donde es menos común (Einsle, 1993; Dussart, 1969), y en el norte África y hasta en Japón (Dussart, 1969). Además, tiene numerosas subespecies y variedades, especialmente en países tropicales y subtropicales (México, Chile, Perú, India, Nigeria; Dussart, 1969). Ha sido citada en numerosas ocasiones en la Península Ibérica (Armengol, 1978; Jaume, 1993; Fernández-Rosado & Lucena 2001; Velasco *et al.*, 2005) con una distribución amplia; también ha sido citada en el plancton de lagunas de Castilla-La Mancha, coexistiendo con otras especies planctónicas, como *Cyclops abyssorum* (Boronat, 2003; Armengol *et al.*, 2012).

Algunos autores consideran a esta especie como heleoplanctónica (Gurney, 1933; Hutchinson, 1967; Dussart, 1969); sin embargo, nuestro criterio y el de otros autores (Jaume, 1993; Melão & Rocha, 2004; Castilho-Noll *et al.*, 2012) es que también muestra hábitos euplanctónicos. Por último, en cuanto a su alimentación, Fryer (1957b) sugirió que los copépodos ciclopoideos pequeños tienden a ser herbívoros, incluso en edad adulta. Frecuentemente es

considerada como un herbívoro no filtrador (Caramujo & Boavida, 2000a). Sin embargo, Peacock (1981) observó que también se alimentaba de protozoos, por lo que debería considerarse como omnívora.

- *Cyclops* cf. *abyssorum*: Pese a que este taxón no ha podido ser determinado hasta el nivel de especie, hay que destacar que todos los individuos adultos encontrados tenían características morfológicas semejantes, siendo poco probable que pertenezcan a más de una especie. Está presente en las cuencas del Mijares, Turia y Júcar, pero falta en todo el sistema Sur y en el Regajo (cuenca del Palancia). En todos los embalses en los que ha aparecido también se ha encontrado *Acanthocyclops*, incluso en la misma muestra, por lo cual los juveniles, muy semejantes entre las dos especies, no se han podido asignar a una u otra. De este modo, podemos decir que las máximas densidades a las que han llegado ambas especies en conjunto se alcanzaron en el embalse de Loriguilla, con 1061 ind/l en el verano de 2007. La máxima densidad de adultos de esta especie fue de 13 ind/l en el embalse de Alarcón en el verano de 2009. La longitud corporal promedio de la hembra ($1639 \pm 208 \mu\text{m}$) y del macho ($1229 \pm 131 \mu\text{m}$), permitieron se calcular así sus biomásas corporales promedio por separado, que fueron de 20 μgPS para la hembra y de 10 μgPS para el macho.

La confusión ha reinado durante mucho tiempo en el género *Cyclops*, como consecuencia de la insuficiencia de estudios y del carácter provisional de las descripciones (Dussart, 1969). La monografía de Lindberg (1957) haciendo la revisión del género *Cyclops* señala 45 especies o subespecies repartidas entre 30° y 78° de latitud norte (salvo una excepción). De estas formas, 27 han sido observadas en Europa occidental (Dussart, 1969).

Muy probablemente nuestra especie pertenezca al grupo *Cyclops* gr. *abyssorum*, grupo que ya fue citado en embalses de la Península Ibérica por Armengol (1978) y Jaume (1993); en el de este último es considerado como un copépodo euplanctónico de aparición frecuente (53 de los embalses); en los embalses que estudió pertenecientes a la demarcación de la CHJ apareció en Alarcón, Contreras y Sitjar. Se puede considerar que *C.* gr. *abyssorum* sigue manteniendo un patrón de distribución semejante; pues continúa estando presente en los embalses en los que ya lo observó Jaume. Muy probablemente sea esta especie la que ha sido citada en numerosas ocasiones en España

(Armengol, 1978; Miracle 1978; Dussart, 1979; Jaume, 1993; Armengol & Miracle 1999 y 2000; Velasco *et al.*, 1999; Boronat, 2003; Velasco *et al.*, 2005).

Puesto que es un género y un grupo en revisión, no ampliaremos la información de ecología, hábitos y distribución de la especie.

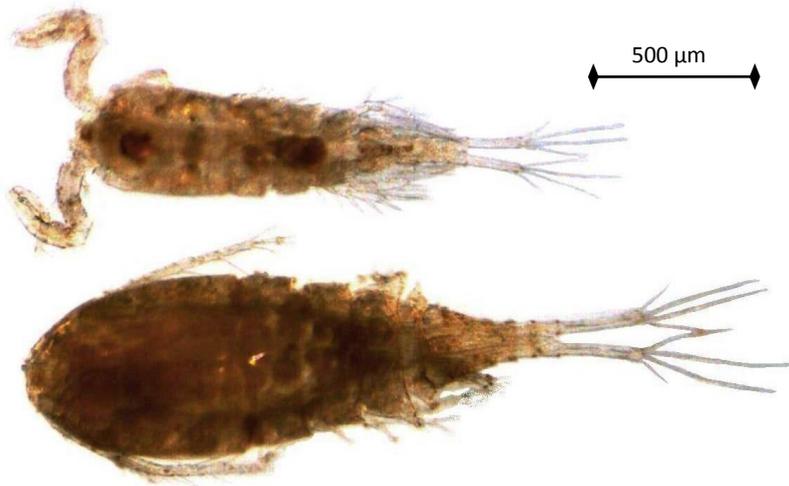


Figura 3.18. Fotografía de *Cyclops cf. abyssorum* hembra (abajo) y macho (arriba) fijados con formol al 4%.

- *Acanthocyclops americanus*: Es el microcrustáceo más extendido del actual estudio, estando presente en todos los embalses de todos los sistemas hidrográficas. Han sido encontrados individuos adultos de esta especie en el 88% de las muestras. Sus máximas densidades se presentan en los embalses más eutróficos como son Bellús y Beniarrés, donde llega a alcanzar concentraciones de 2518 y 3023 ind/l en Bellús (veranos 2008 y 2009, respectivamente) y 2139 en Beniarrés (verano 2006). En los embalses en los que se han visto mayores concentraciones de adultos (>15 ind/l), no se ha encontrado ninguna otra especie de copépodo ciclopoide, lo que puede sugerir su alta capacidad competitiva frente a especies similares. En densidades menores la hemos encontrado junto con *Cyclops cf. abyssorum* o con *Tropocyclops prasinus*, e incluso en ciertas ocasiones coexistiendo las tres, como en los embalses de Escalona (invierno de 2009) o María Cristina (verano de 2007). Esta especie muestra en general mayores densidades poblacionales en verano que en invierno, aunque es una especie perenne y abundante durante todo el año. La

longitud corporal promedio de la hembra fue $1120 \pm 99 \mu\text{m}$ y la del macho $779 \pm 65 \mu\text{m}$, que permitieron calcular así sus biomasas corporales promedio por separado: $7 \mu\text{gPS}$ para la hembra y $2 \mu\text{gPS}$ para el macho.

La taxonomía de esta especie tampoco está muy clara. Una revisión reciente, que incluye estudios genético-moleculares (Miracle *et al.*, 2013), indica que la especie *A. robustus* fue aparentemente confundida al principio con *A. vernalis* (Fryer, 1985a; Einsle, 1993) y posteriormente con *A. americanus*. Tras esta revisión, es muy probable que la mayoría de individuos de la Península Ibérica, originalmente atribuidos a *A. robustus*, sean realmente *A. americanus* (Miracle *et al.*, 2013) o al menos así lo indican los datos moleculares, genéticos y morfológicos. Sería conveniente realizar un estudio, que incluyera análisis genéticos, con muestras tomadas en diferentes sistemas para poder aclarar a qué especie corresponden los organismos de cada estudio.

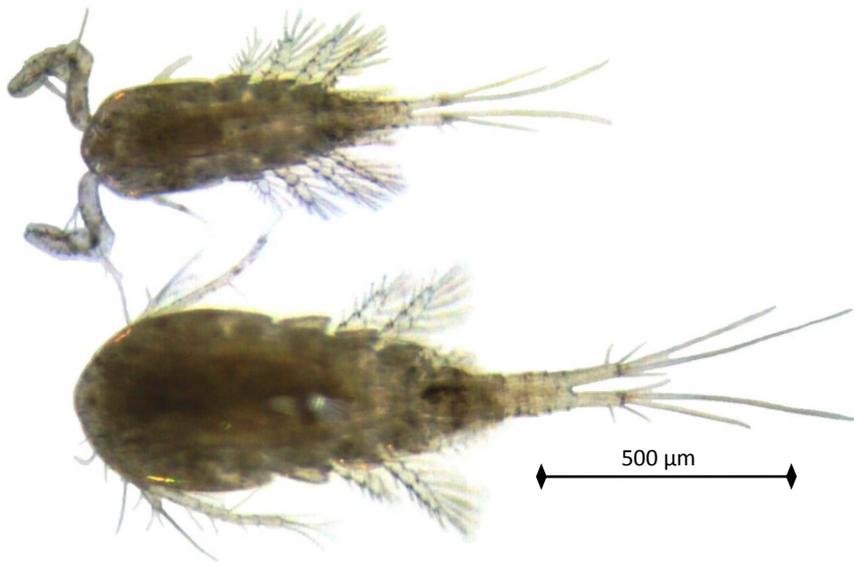


Figura 3.19. Fotografía de *Acanthocyclops americanus* macho (arriba) y hembra (abajo), fijados con formol al 4%.

Esta especie ya fue citada en embalses de la Península Ibérica por Armengol (1978) y Jaume (1993); en el trabajo de este último es considerado como un copépodo ciclopoide de aparición frecuente, pues apareció en 65 embalses de ese estudio ibérico, siendo una de las especies de mayor aporte a la

densidad y biomasa total en ocasiones. En el estudio de Jaume (1993) fue encontrado en todos los sistemas que comparte con la presente tesis (Mijares, Turia, Júcar y Sur). Así que con lo que respecta a la evolución de su área de distribución a partir de los dos estudios citados, junto con el presente estudio, se puede considerar que la especie sigue manteniendo un patrón de distribución similar, puesto que sigue estando en los embalses en los que ya se observó anteriormente su presencia.

Respecto a su autoecología, se trata de una especie principalmente depredadora (Hopp *et al.*, 1997; Caramujo & Boavida, 1999; García-Chicote *et al.*, 2007), que ha sido relacionada con estados eutróficos del agua (Maier, 1990 y 1998; Caramujo & Boavida, 1998); en ella también se ha descrito canibalismo sobre los juveniles (García-Chicote *et al.*, 2007), al igual que depredación sobre otros copépodos (Van den Bosch & Gabriel, 1991; Ohman *et al.*, 2002). Esta especie también ha sido encontrada con frecuencia en lagunas someras y es el copépodo más abundante en la Albufera de Valencia (Oltra, 1993; Alfonso, 1996; Antón & Armengol, 2010, 2012 y 2014).

Capítulo 4

Abundancia y distribución del zooplancton en embalses

Si el capítulo anterior describía las especies mencionando su fenología y distribución, éste describirá la comunidad de zooplancton por embalses. Para cada uno de ellos se indica la riqueza de los grupos encontrados, la densidad y la biomasa en los diferentes momentos muestreados, las especies que resultaron relevantes y algunos cambios ambientales mencionables. Este capítulo recopila embalse a embalse la información sobre el zooplancton que se analizará y discutirá en los siguientes capítulos.

Cabe destacar que, pese a que los ciliados también serán descritos, ni en este capítulo ni en los siguientes serán incluidos en las medidas de abundancia de zooplancton total, que estarán compuestas por rotíferos, cladóceros y copépodos.

1. SISTEMA JÚCAR (LA TOBA, ALARCÓN, CONTRERAS, CORTES, NARANJERO, ESCALONA, TOUS, BELLÚS Y FORATA)

La Toba:

El embalse de La Toba se ha mantenido durante el periodo 2006 a 2009 con una densidad de zooplancton (rotíferos, cladóceros y copépodos) alrededor de los 300 ind/l durante los veranos, y 100 ind/l durante los inviernos; la biomasa se mantiene relativamente estable alrededor de los 100 µgPS/l en los veranos y de los 15 µgPS/l en los inviernos (Fig. 4.1). El grupo de los rotíferos es el dominante en densidad en todas las ocasiones, con excepción del invierno de 2009, cuando se produjo un importante descenso del zooplancton, habiéndose encontrado una densidad de sólo 4 ind/l, la mitad de los cuales fueron copépodos. Este descenso de zooplancton coincide con el momento en que la concentración de fósforo alcanzó su máximo. Con respecto a la biomasa, ninguno de los grupos resultó dominante durante todo el periodo de estudio, pero en general se dio mayor biomasa de cladóceros en verano y de copépodos en invierno. La densidad de ciliados ha sido relativamente elevada (6 ind/ml) en 2009 (verano e invierno) y menor en los demás años.

La comunidad de rotíferos se compone en su mayoría de géneros cosmopolitas muy frecuentes, como *Polyarthra*, *Hexarthra*, *Asplanchna*, *Synchaeta* y *Pompholyx*. En este embalse se han encontrado una importante riqueza de rotíferos, con un total 27 especies. *Polyarthra major* se mantiene dominante en densidad en casi todos los veranos, y *Polyarthra vulgaris-dolichoptera* en los periodos de invierno; también es destacable *Hexarthra mira* por sus elevados crecimientos en los dos últimos veranos.

En cuanto a los cladóceros, se han encontrado 7 especies en todo el periodo. Ninguna destaca como dominante, tampoco considerando las estaciones por separado. Las especies que han sido dominantes en algún periodo de muestreo y que también son abundantes en otros son: *Diaphanosoma mongolianum*, *Ceriodaphnia pulchella* y *Bosmina longirostris*.

Se han encontrado 4 especies de copépodos en este embalse, dos calanoides y dos ciclopoideos. Aunque de los calanoides sólo hemos encontrado adultos en dos ocasiones y en densidades muy bajas (0,1 ind/l), son los

ciclopoides quienes dominan este grupo, tanto en densidad como en biomasa. No se observan importantes diferencias entre las distintas muestras, constituyendo los nauplios casi el 90% de los individuos de este grupo. Las dos especies ciclopoides fueron: *Acanthocyclops americanus* y *Cyclops* cf. *abyssorum*.

En conclusión, el embalse de La Toba presenta una buena calidad del agua, lo cual es propio de los embalses de cabecera como este, presenta densidades de zooplancton bajas en invierno, pero que aumentan alrededor de los 300 ind/l en verano, correspondientes en su mayoría al crecimiento del rotífero *Polyarthra major*, ya que la densidad de copépodos y cladóceros en este embalse no es muy importante. Por ello, es destacable también que se trata de uno de los pocos embalses en los que los rotíferos llegan a dominar en biomasa en alguno de los periodos (verano de 2007 e invierno de 2008).

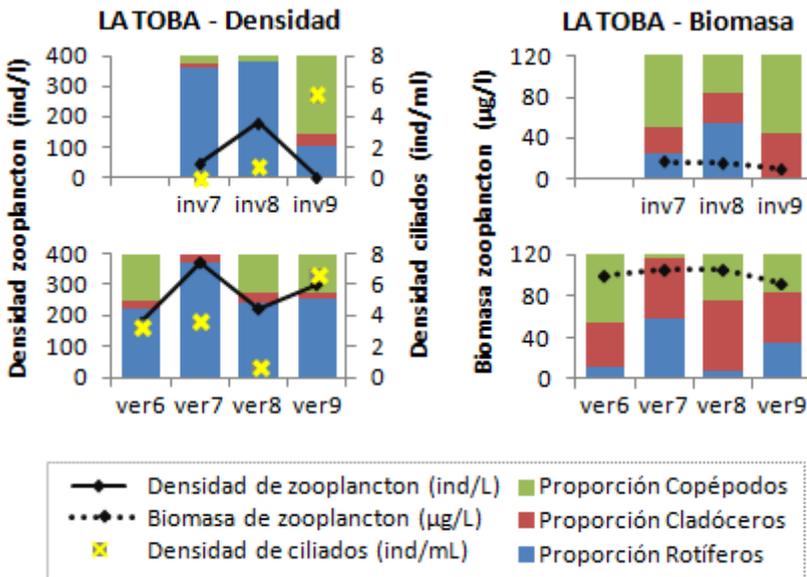


Figura 4.1. Histogramas de la densidad y biomasa de zooplancton. La línea continua muestra la dinámica de la densidad total y la línea de puntos la biomasa total. Se muestran los inviernos (inv; arriba) y veranos (ver; abajo) por separado. En columnas se dan las proporciones relativas de cada grupo de zooplancton (rotíferos, cladóceros y copépodos) para la densidad y la biomasa. También se muestra la densidad de ciliados (aspas), referida al eje secundario de ordenadas.

Alarcón:

El embalse del Alarcón se mantuvo durante el periodo 2006-2009 con una densidad de zooplancton relativamente elevada, alrededor de los 300 ind/l en verano y 100 ind/l en invierno, con la única excepción del verano de 2009 cuando se dio un importante crecimiento del zooplancton con 1235 ind/l (Fig. 4.2). La biomasa estuvo alrededor de los 400 $\mu\text{gPS/l}$, con excepción del pico elevado de verano de 2006 (696 $\mu\text{gPS/l}$) y otro pico más bajo, en el invierno de 2009 (54 $\mu\text{gPS/l}$). El grupo de los copépodos domina en general la densidad de este embalse, con excepción del verano de 2009, cuando como hemos comentado hubo un importante aumento de la densidad de zooplancton, debida en su mayoría a los rotíferos. La dominancia en biomasa alternó entre cladóceros (ej: invierno de 2007) y copépodos (ej: verano de 2006). La densidad de ciliados fluctuó en torno a los 2 ind/ml.

Hubo bastante riqueza específica de rotíferos, durante todo el periodo 24 especies en total. La comunidad de rotíferos encontrada se compuso en su mayoría de géneros cosmopolitas muy frecuentes como *Polyarthra*, *Keratella* y *Ascomorpha*. En este embalse se encontraron distintas especies del género *Polyarthra*, como *P. major*, *P. vulgaris-dolichoptera* y *P. remata*. El género *Polyarthra* dominó en casi todas las muestras, también fue abundante la especie *Keratella cochlearis* var. *typica*, presente durante todo el año y más abundante en los veranos. *Ascomorpha ovalis* sólo apareció en verano, con una densidad promedio de 8 ind/l.

En cuanto a los cladóceros, se han encontrado 6 especies. *Diaphanosoma mongolianum* es la especie más abundante en el periodo estival, y no aparece en invierno. Sigue en importancia *Ceriodaphnia pulchella*, también abundante sólo en verano y dominante en 2007. *Daphnia* y *Bosmina* se distribuyeron a lo largo de todo el año, pero con densidades inferiores. La comunidad de copépodos de este embalse estuvo formada por tres especies, estando dominada por copépodos ciclopoides, más abundantes en general en verano que en invierno. Sólo se han encontrado adultos calanoides de *Copidodiaptomus numidicus*. Los copépodos ciclopoides encontrados pertenecen a los géneros *Acanthocyclops* y *Cyclops*.

Hay que destacar que el elevado crecimiento de zooplancton de verano de 2009 se produjo un periodo después de que aumentara mucho la concentración de fósforo (en el invierno de 2009); también en el verano se mantuvo elevada. Sin embargo, la biomasa fitoplanctónica no mostró ningún rasgo distintivo durante este periodo.

En conclusión, el embalse de Alarcón presenta ya cierto grado de empeoramiento de la calidad del agua con respecto al embalse anterior (La Toba), pero todavía no muy acusado. Presenta abundancias relativamente elevadas de zooplancton y ciliados, sobre todo en verano, con máximos de densidad de zooplancton de 1235 ind/l y máximos de biomasa de 696 $\mu\text{gPS/l}$. Los crecimientos han sido debidos en gran parte a individuos inmaduros de copépodos ciclopoides, con excepción del verano de 2009 cuando se produjo un importante crecimiento de *Polyarthra major*.

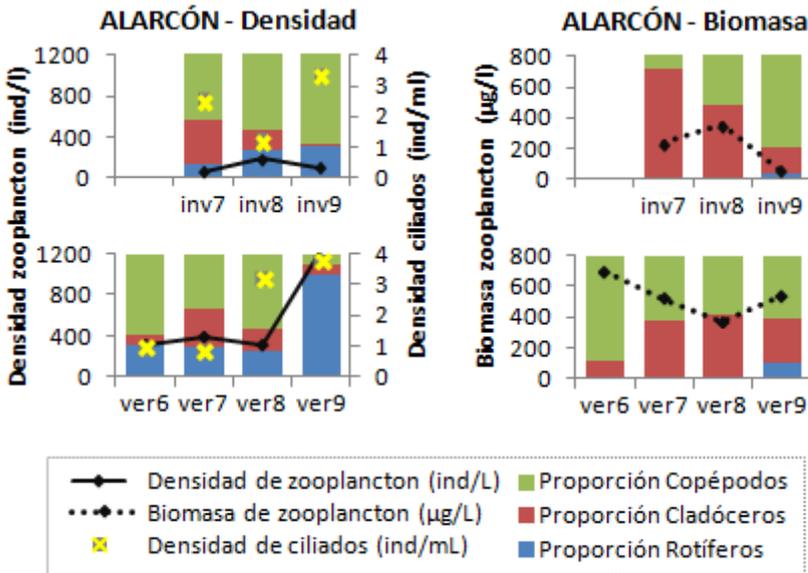


Figura 4.2. Histogramas de la densidad y biomasa de zooplancton. La línea continua muestra la dinámica de la densidad total y la línea de puntos la biomasa total. Se muestran los inviernos (inv; arriba) y veranos (ver; abajo) por separado. En columnas se dan las proporciones relativas de cada grupo de zooplancton (rotíferos, cladóceros y copépodos) para la densidad y la biomasa. También se muestra la densidad de ciliados (aspas), referida al eje secundario de ordenadas.

Contreras:

El embalse del Contreras se ha mantenido durante el periodo 2006-2009 con una baja densidad de zooplancton, superando los 50 ind/l sólo en una ocasión (invierno de 2008), cuando se llegó a los 148 ind/l (Fig. 4.3). La biomasa se mantiene entre los 30 y 40 $\mu\text{gPS/l}$ en invierno y en verano se muestra un poco más fluctuante, entre los 20 y 50 $\mu\text{gPS/l}$. El grupo de los rotíferos ha dominado en densidad las muestras de invierno, aunque en biomasa fueran los copépodos los dominantes. La densidad de ciliados ha tenido valores bajos (cerca de los 0,5 ind/ml), menos en los veranos de 2006 y 2008, cuando se observaron 8 y 3 ind/ml, respectivamente. En verano ninguno de los grupos parece dominar ampliamente sobre los demás en densidad y la biomasa en general se reparte entre los copépodos y los cladóceros, siendo la biomasa de los rotíferos muy baja (promedio de todo el periodo, menor de 2 $\mu\text{gPS/l}$).

Los rotíferos presentan una importante riqueza específica, pues han sido encontradas 29 especies durante todo el periodo. La comunidad de rotíferos encontrada se compone en su mayoría de géneros cosmopolitas muy frecuentes, como *Polyarthra*, *Synchaeta*, *Hexarthra* y *Ascomorpha*. *Polyarthra vulgaris-dolichoptera* fue dominante en densidad en casi todos los periodos de muestreo, menos en los últimos dos inviernos. Llama la atención el gran crecimiento experimentado por *Polyarthra remata* en el invierno de 2008 (100 ind/l). Le sigue en importancia el género *Synchaeta* en los inviernos; y *Hexarthra oxyuris* y *Ascomorpha ovalis*, en verano.

Se han encontrado 5 especies de cladóceros. *Diaphanosoma mongolianum* es la especie más abundante en el periodo estival, al que sigue *Bosmina longirostris*, encontrada en casi todos los muestreos de este embalse. Siguen en abundancia las dos congénicas *Ceriodaphnia pulchella* y *C. dubia* y también *Daphnia galeata*.

La comunidad de copépodos se compone de 3 especies. Suele alternar en dominancia entre calanoides y ciclopoideos, y las densidades de estos dos grupos suelen ser similares. Los adultos ciclopoideos pertenecen a las especies *Acanthocyclops americanus* y *Cyclops* cf. *abyssorum*; y la única especie calanoide de la que se han encontrado individuos maduros ha sido *Copidodiaptomus numidicus*.

El máximo de densidad del zooplancton tuvo lugar en el invierno de 2008 (148 ind/l), tras el cual, en el verano de 2008, se observaron los valores más elevados de fitoplancton y concentración de clorofila *a*, junto con el pico más bajo de biomasa de zooplancton (22 µgPS/l). Llama la atención que en estos dos periodos de muestreo (año 2008) fuera cuando se observaron las menores concentraciones de fósforo total.

En conclusión, el embalse del Contreras presenta una calidad de sus agua relativamente buena, densidades y biomasa de zooplancton (y ciliados) bajas, con algunos episodios de mayor crecimiento. No se han observado grandes cambios en la comunidad durante el periodo de estudio, con excepción de la preferencia estacional de las especies estenotermas.

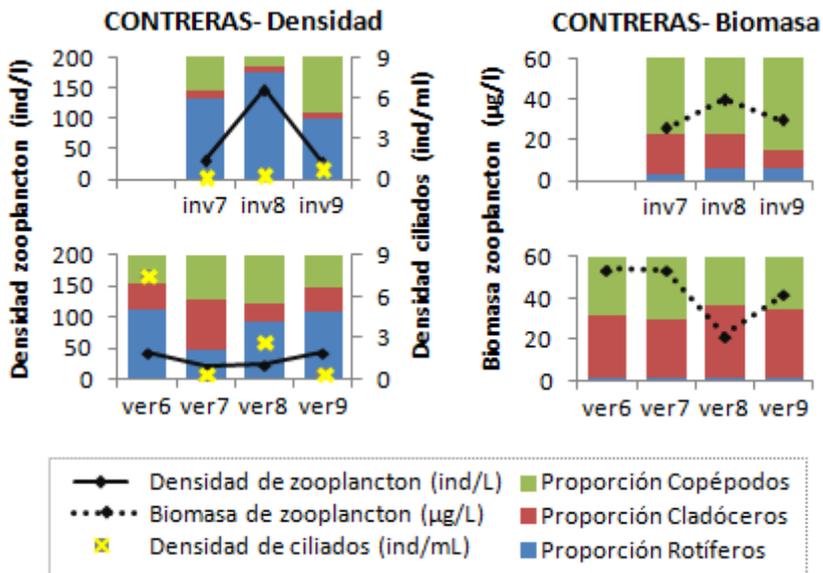


Figura 4.3. Histogramas de la densidad y biomasa de zooplancton. La línea continua muestra la dinámica de la densidad total y la línea de puntos la biomasa total. Se muestran los inviernos (inv; arriba) y veranos (ver; abajo) por separado. En columnas se dan las proporciones relativas de cada grupo de zooplancton (rotíferos, cladóceros y copépodos) para la densidad y la biomasa. También se muestra la densidad de ciliados (aspas), referida al eje secundario de ordenadas.

Cortes:

El embalse del Cortes ha mostrado una baja densidad de zooplancton durante el periodo 2006-2009, superando los 60 ind/l sólo en una ocasión, en el invierno de 2008, cuando llegó a los 185 ind/l (Fig. 4.4). La biomasa se comporta muy similar a la densidad, manteniéndose baja durante todo el periodo de estudio (20-40 $\mu\text{gPS/l}$), con excepción del invierno de 2008 en el que se superaron los 300 $\mu\text{gPS/l}$. En todas las muestras se da una dominancia de los rotíferos en densidad y de los copépodos en biomasa. La densidad de ciliados ha estado en valores bajos (cerca de los 0,5 ind/ml), con la excepción de los veranos de 2007 y 2008, cuando se observaron 2,7 y 4,2 ind/ml, respectivamente.

La comunidad de rotíferos presenta 22 especies considerando todo el periodo de estudio, y está compuesta en su mayoría por géneros cosmopolitas muy frecuentes como *Polyarthra*, *Synchaeta*, *Keratella* y *Ascomorpha*. *Polyarthra vulgaris-dolichoptera* se mantiene dominante en densidad en casi todos los periodos de muestreo, al que siguen en importancia *Synchaeta pectinata*, presente durante todo el año, y *S. oblonga* en invierno.

En cuanto a los cladóceros, encontramos una riqueza de 6 especies. *Ceriodaphnia pulchella* es la especie más abundante, distribuyéndose a lo largo de todo el año. *Diaphanosoma mongolianum* es la especie más abundante en el periodo estival, y *Daphnia galeata*, en los inviernos.

Se han encontrado tres especies de copépodos, un calanoide y dos ciclopoideos. La comunidad de copépodos suele estar dominada por copépodos calanoides, aunque sólo se han observado adultos de *Copidodiaptomus numidicus*. Los copépodos ciclopoideos detectados pertenecen a las especies *Acanthocyclops americanus* y *Cyclops* cf. *abyssorum*.

Tras el pico elevado de zooplancton en el invierno de 2008 (densidad de 185 ind/l y biomasa de 317 $\mu\text{gPS/l}$), se observó en verano el valor más elevado de concentración de clorofila *a* del periodo, junto con uno de los mayores crecimientos de biomasa de fitoplancton. Acompañando estos crecimientos de producción primaria, también hubo valores muy elevados de fósforo total y de nitrógeno Kjeldahl.

En conclusión, el embalse del Cortes, que recibe el agua proveniente de los dos embalses anteriores (Alarcón y Contreras), tiene un estado de calidad del agua relativamente bueno y presenta densidades bajas de zooplancton con predominancia de especies herbívoras. No se han observado grandes cambios en la comunidad durante el periodo de estudio, con excepción del pico de invierno de 2008 ya comentado.

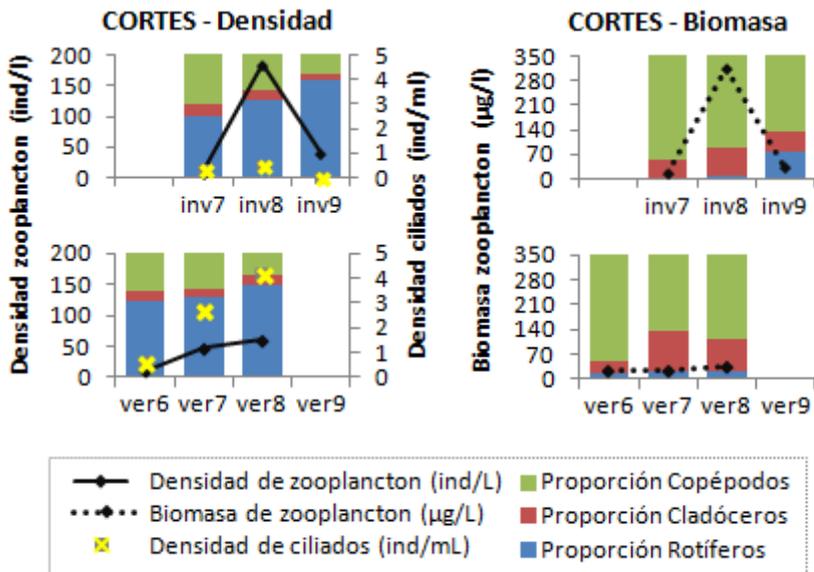


Figura 4.4. Histogramas de la densidad y biomasa de zooplancton. La línea continua muestra la dinámica de la densidad total y la línea de puntos la biomasa total. Se muestran los inviernos (inv; arriba) y veranos (ver; abajo) por separado. En columnas se dan las proporciones relativas de cada grupo de zooplancton (rotíferos, cladóceros y copépodos) para la densidad y la biomasa. También se muestra la densidad de ciliados (aspas), referida al eje secundario de ordenadas.

Naranjero:

El embalse del Naranjero se ha mantenido durante el periodo 2006-2009 con una densidad de zooplancton (rotíferos, cladóceros y copépodos) relativamente baja, no superando en ningún muestreo los 35 ind/l (Fig. 4.5). La biomasa también ha sido relativamente baja (alrededor de 30 $\mu\text{gPS/l}$), siguiendo un patrón parecido a la densidad. El grupo de los copépodos ha dominado en general las muestras de verano en densidad y biomasa, y el de los rotíferos las muestras de invierno en densidad, aunque la biomasa pertenecía en su mayoría a los cladóceros. La densidad de ciliados también ha resultado bastante baja casi siempre, con la excepción de un pico de ciliados que se dio en el verano de 2009, con 12 ind/ml.

En el presente embalse han sido encontradas 26 especies de rotíferos. Su comunidad se compone en su mayoría de géneros cosmopolitas muy frecuentes, como *Polyarthra*, *Synchaeta*, *Keratella* y *Asplanchna*. *Polyarthra vulgaris-dolichoptera* se mantiene dominante en densidad en casi todos los periodos de muestreo, seguido en importancia por *Synchaeta oblonga* en invierno. En este embalse se han encontrado representantes de todas las especies y variedades del género *Keratella* presentes en este estudio, en general en bajas concentraciones.

En cuanto a los cladóceros, se ha detectado bastante riqueza específica, con un total de 7 especies, de las que 5 son típicamente euplanctónicas. *Diaphanosoma mongolianum* es el taxón más abundante en el periodo estival, al que siguen especies como *Ceriodaphnia pulchella*, *Daphnia galeata* y *Bosmina longirostris*, que se distribuyen a lo largo de todo el año, pero con densidades relativamente bajas.

Sólo han sido encontradas dos especies de copépodos durante todo el estudio. La comunidad de copépodos suele estar dominada por los calanoides, más abundantes en general en verano que en invierno. Sólo se han visto adultos calanoides de *Copidodiaptomus numidicus* y ciclopoideos de *Acanthocyclops americanus*.

En el verano de 2009 coinciden varios máximos de las variables estudiadas, como son el zooplancton, los ciliados, la biomasa de fitoplancton y el

fósforo total, denotando un aumento de la producción y un empeoramiento de la calidad de agua.

En conclusión, el embalse del Naranjero, situado poco después del embalse de Cortes, continúa presentado en general una calidad de las aguas relativamente buena, y exhibe densidades (y biomasa) bajas de zooplancton con predominancia de especies herbívoras, aunque parece observarse un empeoramiento de la calidad del agua en el verano de 2009.

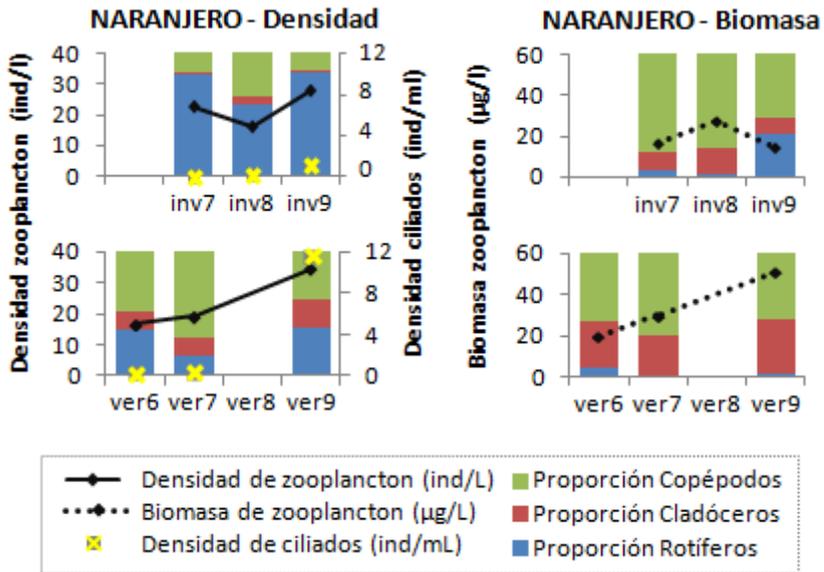


Figura 4.5. Histogramas de la densidad y biomasa de zooplancton. La línea continua muestra la dinámica de la densidad total y la línea de puntos la biomasa total. Se muestran los inviernos (inv; arriba) y veranos (ver; abajo) por separado. En columnas se dan las proporciones relativas de cada grupo de zooplancton (rotíferos, cladóceros y copépodos) para la densidad y la biomasa. También se muestra la densidad de ciliados (aspas), referida al eje secundario de ordenadas.

Escalona:

El embalse de Escalona se ha mantenido durante el periodo 2006-2009 con una densidad de zooplancton en torno a los 200 ind/l, a excepción del verano de 2008 cuando experimentó un importante crecimiento y llegó hasta los 1991 ind/l (Fig. 4.6). La biomasa sigue un patrón muy parecido a la densidad, ligeramente ascendente en los inviernos (de los 100 a los 200 $\mu\text{gPS/l}$) y en verano se halla entre 200 y 300 $\mu\text{gPS/l}$, con un pico acusado en 2008, cuando llegó a los 436 $\mu\text{gPS/l}$. El grupo de los rotíferos ha dominado en general en densidad las muestras de este embalse, con excepción del verano de 2006, momento en que fueron muy poco abundantes. La biomasa está dominada en general por copépodos en verano y cladóceros en invierno. La densidad de ciliados es elevada, sobre todo en los veranos de 2008 y 2009, cuando superó los 17 ind/ml.

En este embalse se han encontrado 25 especies de rotíferos durante todo el estudio, en su mayoría géneros cosmopolitas muy frecuentes como *Polyarthra*, *Keratella* y *Synchaeta*. *Polyarthra vulgaris-dolichoptera* es dominante en la mayoría de los periodos de muestreo, llegando a una densidad máxima de 1375 ind/l en el verano de 2008. Le sigue en importancia *Keratella cochlearis* var. *typica*, la cual experimentó un importante crecimiento en el verano de 2008; ambas especies están presentes en las dos estaciones muestreadas. Otras especies con densidades puntualmente elevadas fueron *Synchaeta pectinata* (invierno de 2009), *Synchaeta oblonga* (invierno de 2009) y *Keratella quadrata* (invierno de 2008).

Se ha observado una gran riqueza dentro del grupo de los cladóceros, habiéndose encontrado hasta 10 especies, 6 de ellas euplanctónicas. *Diaphanosoma mongolianum* es la especie dominante en los periodos estivales, con un máximo en el verano de 2008 de 49 ind/l; cabe destacar que esta especie termófila aparece en este embalse hasta en invierno. *Bosmina longirostris* se presenta también en casi todos los muestreos, incluso siendo el cladóceros dominante en densidad (76 ind/l) en el verano de 2007. También aparecen otras especies en menor densidad, pertenecientes a los géneros *Ceriodaphnia*, *Daphnia*, *Ilyocryptus*, *Macrothrix* y *Alona*.

La comunidad de copépodos, con 4 especies en total, suele estar dominada por ciclopoideos, más abundantes en general en verano que en invierno. Sólo se han encontrado adultos calanoides de *Copidodiaptomus numidicus*, mientras que el grupo de los ciclopoideos está representado por las tres especies: *Acanthocyclops americanus*, *Cyclops cf. abyssorum* y *Tropocyclops prasinus*.

Hay que destacar el verano de 2008, cuando se observó el máximo elevado de zooplancton, con una densidad de 1991 ind/l y una biomasa de 436 µgPS/l (lo mismo ocurre con los ciliados) y además, la concentración de clorofila *a* también aumentó ligeramente. Entonces fue cuando se observaron los valores más bajos de nutrientes, tanto de fósforo total como de nitrógeno total. En conclusión, el embalse de Escalona, cuyas aguas se incorporarán a continuación al cauce del río Júcar, no presenta una buena calidad del agua, y ha mantenido una abundancia relativamente elevada de zooplancton, mayor en los últimos años.

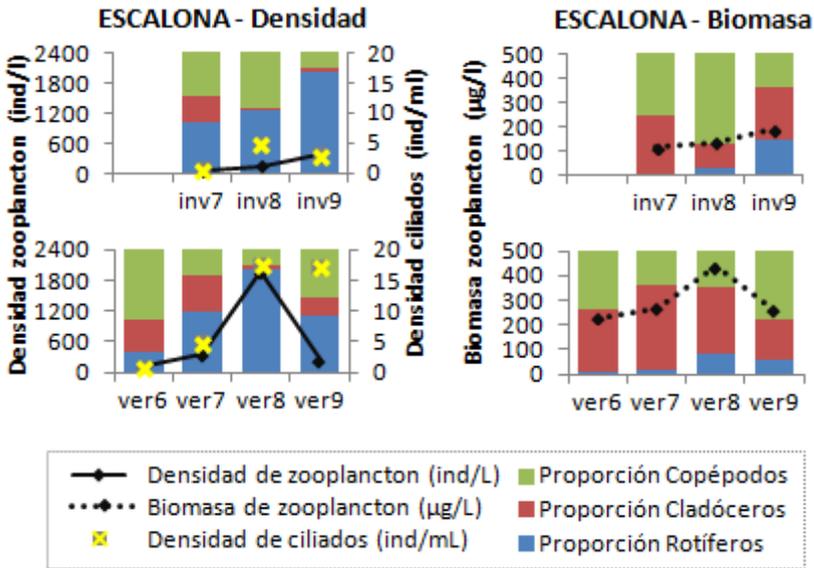


Figura 4.6. Histogramas de la densidad y biomasa de zooplancton. La línea continua muestra la dinámica de la densidad total y la línea de puntos la biomasa total. Se muestran los inviernos (inv; arriba) y veranos (ver; abajo) por separado. En columnas se dan las proporciones relativas de cada grupo de zooplancton (rotíferos, cladóceros y copépodos) para la densidad y la biomasa. También se muestra la densidad de ciliados (aspas), referida al eje secundario de ordenadas.

Tous:

El embalse del Tous ha mostrado durante el periodo 2006-2009 una baja densidad de zooplancton, superando los 40 ind/l sólo en una ocasión (verano de 2009), cuando se quintuplicó el promedio de los muestreos anteriores (124 ind/l). La biomasa se sitúa en torno a los 30 µgPS/l durante todo el periodo, a excepción del pico ya nombrado de verano de 2009, momento en que prácticamente llegó a los 90 µgPS/l. Como grupo dominante en densidad se va alternando entre los rotíferos y los copépodos, teniendo en general los cladóceros también una buena representación. En biomasa el grupo dominante son los copépodos en todas las muestras, con la única excepción de verano de 2008, cuando se dio un importante crecimiento de cladóceros que los hizo dominantes. La densidad de ciliados sigue una dinámica parecida, manteniéndose por debajo de los 2 ind/ml hasta verano de 2009 cuando se quintuplicó de nuevo este valor, con más de 10 ind/ml (Fig. 4.7).

En este embalse se ha encontrado una gran riqueza de especies de rotíferos considerando todo el periodo de estudio, con 31 especies. Su comunidad se compone en su mayoría de géneros cosmopolitas muy frecuentes como *Polyarthra*, *Hexarthra* y *Keratella*. *Polyarthra vulgaris-dolichoptera* es dominante en densidad en la mayoría de los periodos de muestreo; el resto de especies que en algún momento fueron las dominantes del grupo de los rotíferos fueron: *Hexarthra oxyuris* (verano de 2009), *Polyarthra remata* (verano de 2007), *Keratella quadrata* (invierno de 2008) y *Pompholyx sulcata* (verano de 2008). Puntualmente se observó en el verano de 2007, un crecimiento de *Brachionus plicatilis*, cuando fue el tercer rotífero más abundante.

En cuanto a los cladóceros, también se ha detectado una importante riqueza de especies, en total 8, en su mayoría euplanctónicas. *Diaphanosoma mongolianum* es la más abundante en el periodo estival, y cabe destacar que esta especie, a pesar de ser considerada termófila, aparece en el embalse en todos los inviernos, aunque en menores densidades. Durante esta época *Ceriodaphnia dubia* y *Ceriodaphnia reticulata* son las más abundantes. *Bosmina longirostris* y *Daphnia galeata* constituyen el resto de las especies frecuentes en este embalse.

Hemos detectado tres especies de copépodos, dos ciclopoideas y un calanoide, siendo este último el que suele dominar en los diferentes periodos, más abundantes en general en verano que en invierno. Sólo se han encontrado calanoides adultos de *Copidodiaptomus numidicus*. Los ciclopoideas hallados pertenecen a las especies *Acanthocyclops americanus* y *Tropocyclops prasinus*.

En conclusión, el embalse del Tous, que reúne las aguas que provienen de los embalses anteriores (por la cola las aguas del Naranjero y por la zona media las aguas de Escalona), presenta en general una relativa buena calidad del agua durante el periodo de estudio. Se observan densidades y biomasa bajas de zooplancton con predominancia de especies herbívoras. No se han visto grandes cambios en la comunidad durante el periodo de estudio, con excepción del gran crecimiento de zooplancton y ciliados que se observó en el verano de 2009. Por último, hay que destacar la gran riqueza de rotíferos encontrada en las muestras de este embalse.

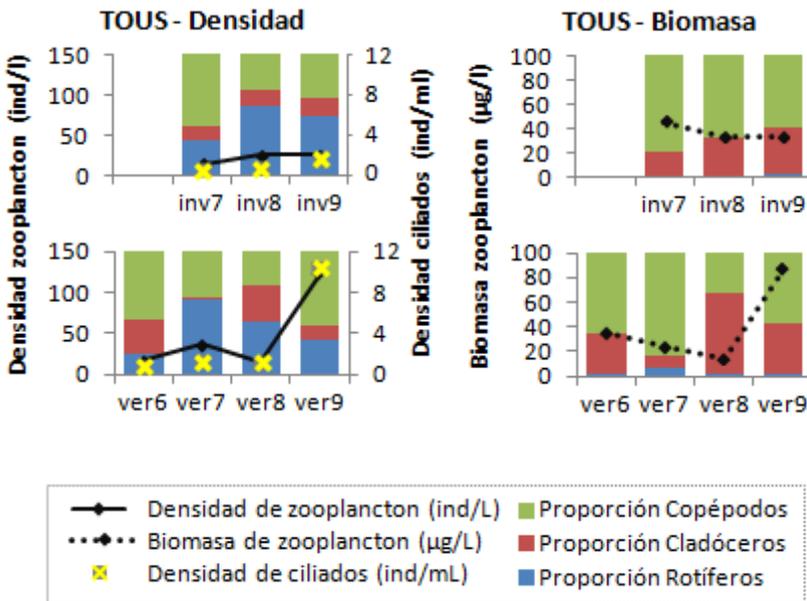


Figura 4.7. Histogramas de la densidad y biomasa de zooplancton. La línea continua muestra la dinámica de la densidad total y la línea de puntos la biomasa total. Se muestran los inviernos (inv; arriba) y veranos (ver; abajo) por separado. En columnas se dan las proporciones relativas de cada grupo de zooplancton (rotíferos, cladóceros y copépodos) para la densidad y la biomasa. También se muestra la densidad de ciliados (aspas), referida al eje secundario de ordenadas.

Bellús:

Ha tenido durante el periodo 2006-2009 una densidad de zooplancton muy elevada, con un promedio de todo el periodo de casi 6000 ind/l y un máximo de 22184 ind/l en el verano de 2009. La biomasa también ha resultado muy alta, siendo menor en invierno (entre 100 y 500 µgPS/l), pero en verano se observa una tendencia ascendente desde 1300 µgPS/l en 2006 a 3400 µgPS/l en 2009. El grupo de los rotíferos domina en densidad durante todo el periodo, y el de los copépodos la biomasa. La densidad de ciliados ha experimentado en varias ocasiones grandes crecimientos, superando incluso los 200 y 500 ind/ml.

Su comunidad de rotíferos se compone en su mayoría de géneros cosmopolitas muy frecuentes como *Keratella*, *Polyarthra*, *Pompholyx* y *Brachionus*, cuya riqueza asciende a 21 especies. *Polyarthra vulgaris-dolichoptera*, presente en todas las muestras, es el rotífero dominante en la mayoría de los muestreos. Otras especies, frecuentes y abundantes en este embalse, desarrollaron importantes crecimientos en casos puntuales cuando llegaron a ser dominantes, como *Keratella cochlearis* var. *typica*, *Pompholyx sulcata* y *Brachionus angularis*; entre ellos, destaca el gran crecimiento que experimentó *Keratella cochlearis* var. *typica* el verano de 2009, alcanzando 13624 ind/l. También *Keratella tropica* y *Brachionus calyciflorus* presentan algunos grandes desarrollos poblacionales en verano (961 y 806 ind/l, respectivamente). Las demás especies presentes, pero con menores densidades pertenecen a los géneros (*Keratella*, *Hexarthra*, *Brachionus*, *Asplanchna*, *Trichocerca*, *Platyias*, *Lecane*, *Lepadella*, *Synchaeta* y rotíferos bdelloides).

En cuanto a los cladóceros, se han encontrado 8 especies, aunque son fundamentalmente dos las que abundan: *Bosmina longirostris*, presente durante todo el año, es dominante en densidad en la mayoría de los casos, y ha llegado a presentar un máximo en el invierno de 2009 (113 ind/l); y *Moina micrura*, presente sólo en verano, con importantes crecimientos en los dos primeros veranos, con un máximo de 59 ind/l en el verano de 2006. También aparecieron otros géneros, como *Ceriodaphnia*, *Daphnia*, *Chydorus*, *Leydigia* y *Alona*.

La única especie de copépodo encontrada en el embalse en todo el periodo de estudio fue *Acanthocyclops americanus*, y no apareció ningún individuo (adulto o inmaduro) de copépodo calanoide. La población de *A. americanus* es más abundante en general en verano que en invierno, llegando a un máximo de 3026 ind/l en el verano de 2009.

El embalse ha alcanzado concentraciones muy elevadas de nutrientes y gran producción planctónica, como en el invierno de 2007, cuando a pesar de tener la mayor concentración de nutrientes (fósforo total y nitrógeno), fue uno de los momentos de menor producción primaria y desarrollo de zooplancton. En cambio, en el verano de 2009, cuando ocurre el otro gran pico de concentración de fósforo total, la concentración de clorofila *a*, la biomasa fitoplanctónica, el zooplancton y los ciliados experimentaron un crecimiento enorme.

En conclusión, el embalse de Bellús, en el cauce del río Albaida (con aguas contaminadas de muy mala calidad), presenta, igual que su río, una mala calidad del agua durante todo el periodo de estudio. Se observan abundancias muy elevadas de zooplancton con grandes dominancias de una o dos especies sobre todas las demás, llegándose a un máximo de densidad de 22184 ind/l y uno de biomasa de 3364 $\mu\text{gPS/l}$. Los grupos dominantes son los rotíferos (en densidad) y copépodos (en biomasa) durante todo el periodo, mientras que los cladóceros suponen una muy baja proporción. No se han observado grandes cambios en la comunidad salvo los crecimientos masivos puntuales.

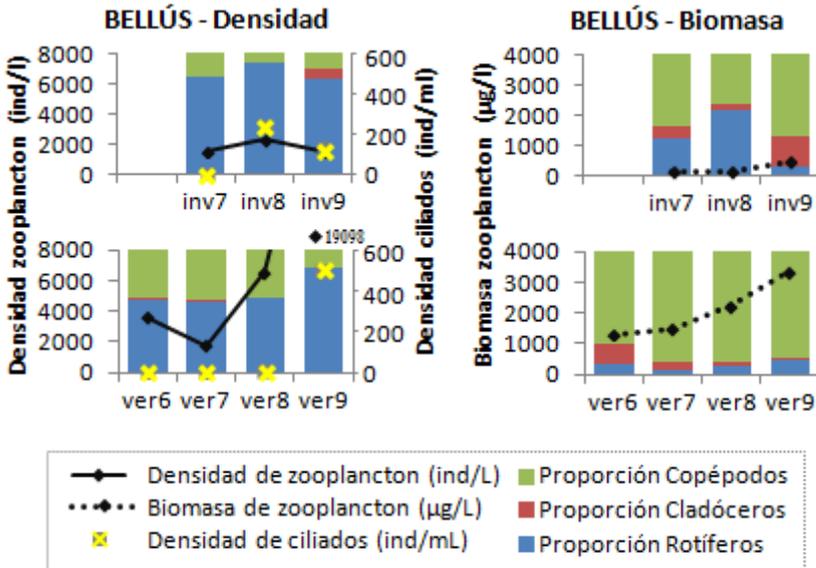


Figura 4.8. Histogramas de la densidad y biomasa de zooplancton. La línea continua muestra la dinámica de la densidad total y la línea de puntos la biomasa total. Se muestran los inviernos (inv; arriba) y veranos (ver; abajo) por separado. En columnas se dan las proporciones relativas de cada grupo de zooplancton (rotíferos, cladóceros y copépodos) para la densidad y la biomasa. También se muestra la densidad de ciliados (aspas), referida al eje secundario de ordenadas.

Forata:

Este embalse se ha mantenido durante el periodo 2006-2009 con una elevada densidad de zooplancton, teniendo un promedio del periodo de casi 600 ind/l; en las muestras de verano se observa una tendencia al descenso desde los 895 ind/l en el verano de 2006 hasta 287 ind/l en el verano de 2009 (Fig. 4.9). La biomasa fue también elevada; en verano se situó alrededor de los 500 µgPS/l y en invierno fluctuó entre 300 y 1200 µgPS/l. El grupo de los rotíferos ha dominado en densidad en la mayoría de los periodos de muestreo, con excepción de los veranos de 2008 y 2009. Los copépodos han dominado la biomasa de los veranos y los cladóceros la de los inviernos. La densidad de ciliados ha sido muy fluctuante y puntualmente muy elevada (111662, 9965 y 15349 ind/l en el invierno de 2007 y los veranos de 2008 y 2009, respectivamente).

La comunidad de rotíferos tiene una riqueza de 22 especies, y se compone en su mayoría de géneros cosmopolitas muy frecuentes como *Keratella*, *Polyarthra*, *Filinia*, *Asplanchna*, *Synchaeta* y *Hexarthra*. Destaca *Filinia opoliensis*, que pese a ser una especie considerada cosmopolita, no es frecuente que domine en densidad el zooplancton de estos embalses; sin embargo, en este domina en densidad la mayoría de los veranos y, dada su estenotermia de aguas frías, no aparece en invierno. *Keratella cochlearis* y *Polyarthra vulgaris-dolichoptera* se presentan durante todo el año, siendo las dominantes en los inviernos de 2009 y 2007, respectivamente. *Keratella cochlearis* var. *tecta* y *Asplanchna priodonta*, aunque están ausentes en algunos muestreos, también fueron puntualmente dominantes en el verano de 2006 e invierno de 2008, respectivamente. Así se observa que el rotífero dominante en cada muestreo alterna entre distintas especies.

En cuanto a los cladóceros, hemos encontrado 9 especies durante el periodo de estudio. *Bosmina longirostris* y *Daphnia galeata* son los únicos cladóceros encontrados en todos los muestreos, que dominan a su vez la mayoría de ellos. Otras especies, como *Ceriodaphnia dubia* y *Moina micrura*, también presentan puntualmente importantes abundancias y aparecen fundamentalmente en verano. Además, también se ven esporádicamente algunos otros géneros con densidades bajas, como *Diaphanosoma*, *Daphnia* (*D. pulicaria*), *Pleuroxus*, *Chydorus* y *Alona*.

Los copépodos están dominados por ciclopoideos, más abundantes en general en verano que en invierno. Sólo se han encontrado adultos del calanoide *Copiodiaptomus numidicus* y del ciclopoide *Acanthocyclops americanus*.

Cabe destacar que durante el periodo de estudio se ha observado un descenso de las concentraciones estivales de zooplancton (2006 a 2009), a la vez que se producía el efecto contrario en ciliados, lo que se corresponde a una elevada producción en cualquiera de los periodos. Los aumentos de la concentración de fósforo total coinciden con los dos máximos de biomasa de fitoplancton en los inviernos de 2007 y 2009, al mismo momento en que se producen dos importantes incrementos de densidad de zooplancton.

En conclusión, las aguas del río Magro, en un mal estado de calidad (debido sobre todo a vertidos industriales, urbanos, agrícolas y ganaderos), se recogen en el embalse de Forata, que también presenta mala calidad del agua; las abundancias de zooplancton y ciliados son elevadas, llegando a máximos de densidad de 895 ind/l y de biomasa de 1193 µgPS/l, siendo monoespecíficas en muchas ocasiones.

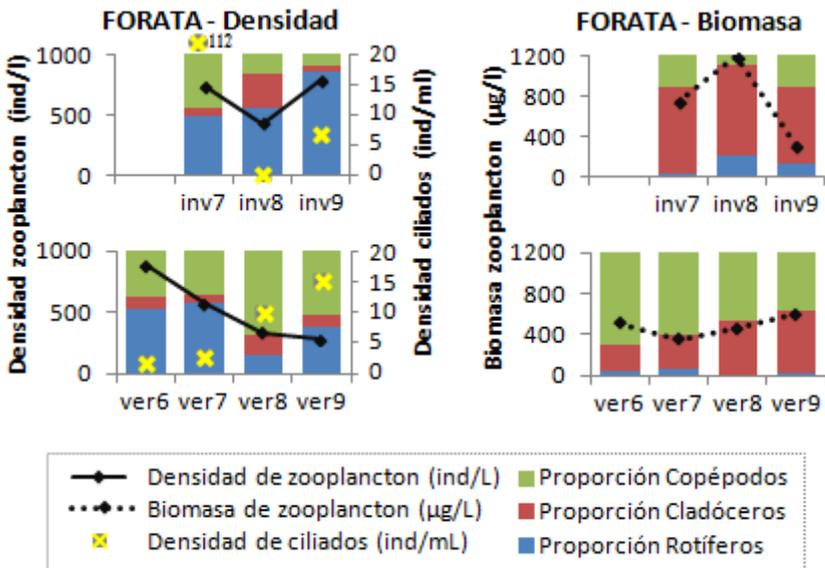


Figura 4.9. Histogramas de la densidad y biomasa de zooplancton. La línea continua muestra la dinámica de la densidad total y la línea de puntos la biomasa total. Se muestran los inviernos (inv; arriba) y veranos (ver; abajo) por separado. En columnas se dan las proporciones relativas de cada grupo de zooplancton (rotíferos, cladóceros y copépodos) para la densidad y la biomasa. También se muestra la densidad de ciliados (aspas), referida al eje secundario de ordenadas.

2. SISTEMA TURIA (ARQUILLO DE SAN BLAS, BENAGÉBER Y LORIGUILLA)

Arquillo de San Blas:

Este ecosistema ha aumentado su densidad de zooplancton durante el periodo de estudio, desde menos de 100 ind/l en 2006-2007 hasta los 244 ind/l encontrados en el verano de 2009. La biomasa de zooplancton se ha mantenido en torno a los 25 $\mu\text{gPS/l}$ en los inviernos, y en los veranos ha sido más fluctuante, desde el máximo de 195 $\mu\text{gPS/l}$ en 2006, al mínimo de 56 $\mu\text{gPS/l}$ en 2007 (Fig. 4.10). En los periodos estivales, a la vez que se da el aumento de densidad con el tiempo, también se observa un cambio en la composición del zooplancton, pasando de una dominancia de copépodos en 2006 a la dominancia de rotíferos en 2009. La biomasa en los veranos está prácticamente repartida entre los copépodos y los cladóceros, y en invierno son los copépodos los dominantes. La densidad de ciliados ha sido más o menos constante alrededor de 1 ind/ml, sin observarse ninguna tendencia en el tiempo.

La comunidad de rotíferos está formada por 21 especies y se compone en su mayoría de géneros cosmopolitas muy frecuentes como *Ascomorpha*, *Keratella*, *Polyarthra* y *Synchaeta*. No aparece una especie claramente dominante en densidad a lo largo de todo el periodo de estudio, y va cambiando entre las especies: *Polyarthra major*, *Ascomorpha ovalis*, *Hexarthra mira* en los veranos; y *Synchaeta oblonga* y *Keratella cochlearis* en los inviernos.

En cuanto a los cladóceros se han encontrado 6 especies. *Ceriodaphnia dubia* y *Diaphanosoma mongolianum* son las más abundantes, y se desarrollan en el periodo estival. También están presentes otras especies de los géneros *Daphnia*, *Bosmina* y *Chydorus*, aunque en densidades más bajas. Hay que destacar que en invierno hay muy baja densidad de cladóceros, y ninguna de las especies en la época tiene una densidad mayor de 0,5 ind/l.

Se han encontrado 3 especies de copépodos, dos ciclopoideas (*Acanthocyclops americanus* y *Cyclops* cf. *abyssorum*) y un calanoide (*Neolovenula alluaudi*). La dominancia suele alternar entre calanoides y ciclopoideas, ya que las densidades de estos dos grupos suelen ser similares.

El mayor desarrollo (en densidad) del zooplancton del periodo, en el verano de 2009, vino acompañado de un aumento de los niveles de fósforo total y nitrógeno total; sin embargo, la producción primaria alcanzó su máximo en el verano anterior (2008), cuando tanto la concentración de clorofila *a* como la biomasa de fitoplancton tuvieron sus picos.

En conclusión, el embalse de Arquillo de San Blas presenta un buen estado de calidad de las aguas en general, propio de los embalses de cabecera como es éste; sin embargo, ya se observan leves síntomas de contaminación, posiblemente debidos a vertidos al río. Las densidades zooplanctónicas resultan relativamente bajas en los primeros años y aumentan en los últimos veranos, debido sobre todo al mayor desarrollo de los rotíferos, por lo cual el crecimiento no es tan llamativo en términos de biomasa.

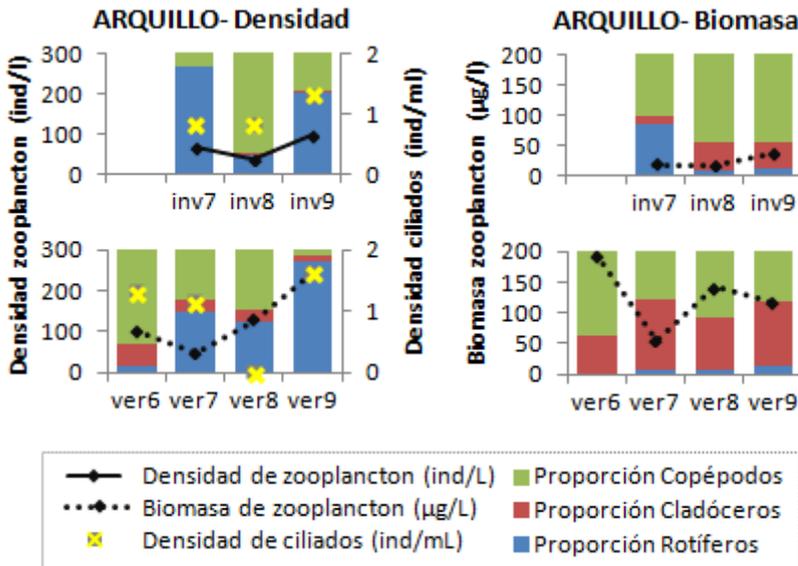


Figura 4.10. Histogramas de la densidad y biomasa de zooplancton. La línea continua muestra la dinámica de la densidad total y la línea de puntos la biomasa total. Se muestran los inviernos (inv; arriba) y veranos (ver; abajo) por separado. En columnas se dan las proporciones relativas de cada grupo de zooplancton (rotíferos, cladóceros y copépodos) para la densidad y la biomasa. También se muestra la densidad de ciliados (aspas), referida al eje secundario de ordenadas.

Benagéber:

El embalse de Benagéber presenta grandes variaciones de la densidad de zooplancton durante el periodo 2006-2009. En los inviernos y en el verano de 2006 la densidad se encuentra en torno a los 100 ind/l (Fig. 4.11); mientras que en el resto de veranos las concentraciones son muy superiores (de 1300 a 2100 ind/l). La biomasa sigue un patrón muy parecido, estando entre 100 y 200 µgPS/l en los inviernos y en el verano de 2006, y ascendiendo el resto de veranos (2007-2009) hasta casi 400 µgPS/l. El grupo zooplanctónico dominante no sigue tampoco un patrón claro, pero en general en invierno son los copépodos en densidad y biomasa, y en verano los rotíferos en densidad y los cladóceros y copépodos en biomasa. La densidad de ciliados es bastante fluctuante también, variando desde 0,5 ind/ml del verano de 2006 a 9,4 ind/ml, encontrados en el verano de 2008.

Se ha detectado bastante riqueza específica de rotíferos, en total 28 especies. La comunidad de rotíferos se compone en su mayoría de géneros cosmopolitas muy frecuentes, como *Keratella*, *Polyarthra* y *Synchaeta*. La especie *Keratella cochlearis*, en sus variedades *typica* y *tecta*, domina todas las muestras de verano, mientras que en invierno se mantiene en muy baja densidad. El género *Synchaeta* (especies *S. oblonga* y *S. pectinata*) domina en la mayoría de inviernos, y *Polyarthra major*, presente durante todo el año, domina la muestra del invierno restante (2007).

En cuanto a los cladóceros, sólo han aparecido 5 especies. *Ceriodaphnia pulchella* es el más abundante y dominante en verano, llegando hasta los 84 ind/l en 2009; y *Bosmina longirostris* y *Daphnia galeata*, en los inviernos. *Diaphanosoma mongolianum* también es abundante en el periodo estival y está ausente en invierno.

La comunidad de copépodos de este embalse la forman 4 especies y suele estar dominada por ciclopoideas, ya que los calanoides presentan siempre densidades muy bajas (de 0,1 a 15 ind/l), mientras que los ciclopoideas se mantienen en densidades mucho mayores, llegando incluso a los 685 ind/l en el verano de 2008 (cuando no fue encontrado ningún calanoide). Sólo se han encontrado adultos calanoides de *Neolovenula alluaudi*. Los ciclopoideas presentes pertenecen a las especies *Acanthocyclops americanus*, *Cyclops* cf. *abyssorum* y *Tropocyclops prasinus*.

Al igual que sucedía en Arquillo de San Blas, el máximo de producción primaria (biomasa de fitoplancton y concentración de clorofila *a*) se dio en el verano de 2008, aunque tampoco parece coincidir con el de fósforo total, que ocurre después. En el zooplancton no se observan cambios en este periodo, ya que en todos los últimos veranos fue muy abundante.

En conclusión, el embalse de Benagéber, situado muchos kilómetros aguas abajo con respecto al anterior (Arquillo de San Blas), presenta una mala calidad de sus aguas, con elevados crecimientos de fitoplancton, y de zooplancton. Se observan grandes variaciones en cuanto a las concentraciones de cada grupo de zooplancton, y lo mismo sucede con los ciliados; no se ha encontrado un patrón claro de variación, aunque, en general, se pueden considerar muy elevadas las densidades y biomásas zooplancónicas estivales (excepto en 2006).

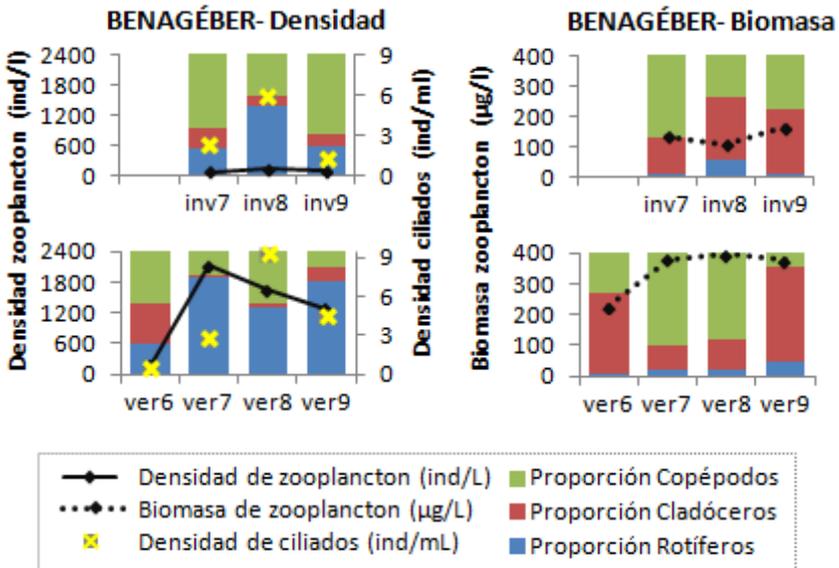


Figura 4.11. Histogramas de la densidad y biomasa de zooplancton. La línea continua muestra la dinámica de la densidad total y la línea de puntos la biomasa total. Se muestran los inviernos (inv; arriba) y veranos (ver; abajo) por separado. En columnas se dan las proporciones relativas de cada grupo de zooplancton (rotíferos, cladóceros y copépodos) para la densidad y la biomasa. También se muestra la densidad de ciliados (aspas), referida al eje secundario de ordenadas.

Loriguilla:

Se ha mantenido durante el periodo 2006-2009 con una densidad media de zooplancton que no supera los 200 ind/l, con la excepción del verano de 2007, cuando se dio un importante crecimiento puntual de la densidad (1346 ind/l). La biomasa sigue el mismo patrón que la densidad, habiéndose situado entre 20 y 90 $\mu\text{gPS/l}$ durante todo el periodo de estudio, con excepción de un pico de 474 $\mu\text{gPS/l}$ en el verano de 2007. En las muestras de invierno se observa una densidad similar de rotíferos y copépodos, pero la biomasa en su mayoría pertenece al grupo de los cladóceros en los dos primeros inviernos. El grupo de los rotíferos ha dominado en general las muestras de verano en densidad, con excepción del verano de 2007, en el que, como decíamos, se produjo un importante crecimiento del zooplancton, debido en su mayoría a copépodos ciclopoideos inmaduros (80%), que dominan ampliamente tanto la densidad como la biomasa de ese periodo. La densidad de ciliados en invierno se ha mantenido muy baja, mientras que en verano se observa un mayor desarrollo de este grupo; incluso en el verano de 2009 hubo un crecimiento masivo en el que se contraron más de 80 ind/ml (Fig. 4.12).

La comunidad de rotíferos está formada por 28 especies y se compone en su mayoría de géneros cosmopolitas muy frecuentes, como *Polyarthra*, *Keratella*, *Ascomorpha* y *Synchaeta*. *Polyarthra vulgaris-dolichoptera* y *Polyarthra remata* se mantienen dominantes en densidad en casi todos los periodos de muestreo; les siguen en importancia *Ascomorpha ovalis*, *Synchaeta oblonga* y *Keratella cochlearis* var. *tecta*; es llamativo el crecimiento de esta última en el verano de 2007, ya que en el resto del periodo de estudio se trata de una especie que se mantiene en densidades muy bajas.

En cuanto a los cladóceros, hay 8 especies. *Bosmina longirostris* es la única especie encontrada en todos los muestreos, con dominancia en la mayoría de los veranos, con excepción del verano de 2009, que está dominado por *Ceriodaphnia dubia*. En la época estival también están presentes *Diaphanosoma mongolianum* y *Ceriodaphnia pulchella*, mientras que en invierno dominan *Daphnia galeata* y *Ceriodaphnia reticulata*. También aparecen otros géneros (*Chydorus* y *Alona*) que han surgido puntualmente y con menores densidades. La comunidad de copépodos está formada por 4 especies, 3 ciclopoideos y un calanoide. Dominan ampliamente los primeros, más abundantes en general en

verano que en invierno. Los adultos ciclopoideos encontrados pertenecen a las especies *Acanthocyclops americanus*, *Cyclops* cf. *abyssorum* y *Tropocyclops prasinus*. También se han encontrado calanoides pertenecientes a la especie *Neolovenula alluaudi*, pero en muy bajas densidades y no en todos los periodos.

El máximo de zooplancton en el verano de 2007 coincide con los valores más elevados de biomasa fitoplanctónica. Sin embargo, los periodos de mayor concentración de nutrientes no se ven reflejados en una mayor producción planctónica.

En conclusión, el embalse de Loriguilla presenta mejor estado de calidad de las aguas que el anterior (Benagéber), a pesar de encontrarse a pocos kilómetros de él y aguas abajo. Las densidades de zooplancton en general no son muy elevadas, sobre todo en invierno, pero se han dado algunos crecimientos puntuales de zooplancton y ciliados muy elevados en los veranos de 2007 y 2009, respectivamente.

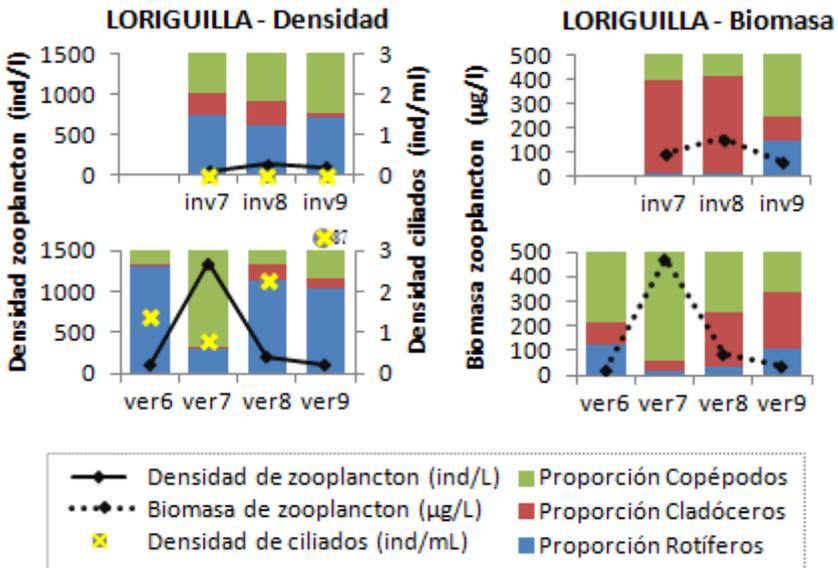


Figura 4.12. Histogramas de la densidad y biomasa de zooplancton. La línea continua muestra la dinámica de la densidad total y la línea de puntos la biomasa total. Se muestran los inviernos (inv; arriba) y veranos (ver; abajo) por separado. En columnas se dan las proporciones relativas de cada grupo de zooplancton (rotíferos, cladóceros y copépodos) para la densidad y la biomasa. También se muestra la densidad de ciliados (aspas), referida al eje secundario de ordenadas.

3. SISTEMA MIJARES (ARENÓS, SITJAR, MARÍA CRISTINA Y REGAJO)

Arenós:

Este embalse ha experimentado un importante crecimiento en la densidad de zooplancton durante el periodo 2006-2009, duplicando en los años 2008-09 la densidad de los otros (2006-2007). La misma dinámica ha sido observada para los ciliados, llegando incluso a alcanzar en el último periodo casi 40 ind/ml (Fig. 4.13). Se detecta una marcada diferencia estacional en el zooplancton, siendo las abundancias de los inviernos inferiores a los de verano, tanto en densidad como en biomasa. El máximo de zooplancton ocurre en el verano de 2008, cuando se observan una densidad de 671 ind/l y una biomasa de 258 µgPS/l. El grupo de los rotíferos ha dominado en densidad en prácticamente todos los periodos, tanto en verano como en invierno. En biomasa, son los copépodos quienes dominan durante todo el periodo.

La comunidad de rotíferos se compone de 23 especies, en su mayoría de géneros cosmopolitas muy frecuentes como *Polyarthra*, *Pompholyx* y *Synchaeta*. El género *Polyarthra* resulta dominante en densidad en casi todos los periodos de muestreo, siendo en más ocasiones dominante *P. major* y en otras *P. remata*. Hay que destacar que en este embalse se han encontrado todas las especies del género *Polyarthra* citadas en este estudio, incluso *P. euryptera*, la cual aparece sólo en una ocasión (verano 2006). *Pompholyx sulcata*, no muy abundante en este embalse, experimentó en el verano de 2009 un gran crecimiento alcanzando los 269 ind/l, la mayor densidad encontrada en el zooplancton de este embalse.

En cuanto a los cladóceros, sólo se han visto 4 especies. *Bosmina longirostris* es la encontrada en todos los muestreos, con dominancia en los inviernos y algunos veranos, llegando a alcanzar 30 ind/l en el verano de 2006. En verano es también abundante y dominante en algunas ocasiones *Diaphanosoma mongolianum*, prácticamente ausente en los inviernos. Las otras dos especies encontradas son *Ceriodaphnia dubia* y *Daphnia galeata*, que han aparecido puntualmente y con menores densidades.

Se han encontrado 4 especies de copépodos, 3 ciclopoideas (*Acanthocyclops americanus*, *Tropocyclops prasinus* y *Cyclops* cf. *abyssorum*) y 1 calanoide (*Copidodiaptomus numidicus*). La comunidad de copépodos está

dominada ampliamente por ciclopoideas, más abundantes en general en verano. Los calanoides aparecen en muy bajas densidades y no en todos los periodos.

Parece observarse una relación entre el llenado del embalse y la densidad de zooplancton encontrada en él, ya que en los primeros años, con menor volumen de agua, la densidad fue mucho menor que en los muestreos finales, cuando el volumen de agua ya estaba estabilizado, si bien, respecto al resto de las variables estudiadas, sólo coinciden el mayor crecimiento de producción primaria (biomasa de fitoplancton, concentración de clorofila *a* y disminución de la profundidad del Disco de Secchi) con el mayor desarrollo de zooplancton y ciliados en el verano de 2008.

En conclusión, el embalse del Arenós, en el cauce medio del río Mijares, parece haber empeorado la calidad de sus aguas durante el periodo de estudio, y ha experimentado a su vez un crecimiento en la densidad del zooplancton, debido fundamentalmente al género *Polyarthra* y a crecimientos puntuales de otros rotíferos, aunque todo esto coincide con el momento de su llenado.

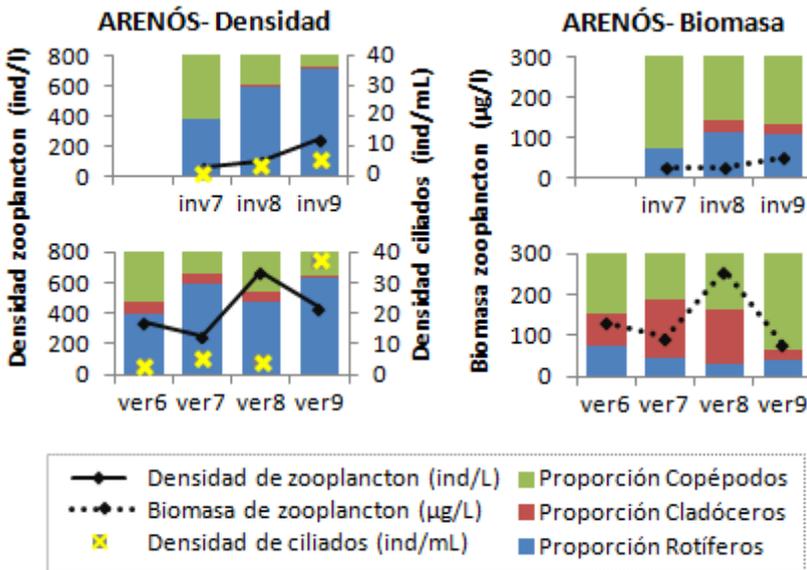


Figura 4.13. Histogramas de la densidad y biomasa de zooplancton. La línea continua muestra la dinámica de la densidad total y la línea de puntos la biomasa total. Se muestran los inviernos (inv; arriba) y veranos (ver; abajo) por separado. En columnas se dan las proporciones relativas de cada grupo de zooplancton (rotíferos, cladóceros y copépodos) para la densidad y la biomasa. También se muestra la densidad de ciliados (aspas), referida al eje secundario de ordenadas.

Sitjar:

El embalse del Sitjar se ha mantenido durante el periodo 2006-2009 con baja densidad de zooplancton, no superando en ningún muestreo los 50 ind/l (Fig. 4.14). El grupo de los rotíferos ha dominado en general las muestras en densidad, con excepción del verano de 2009, cuando los copépodos fueron casi el 90% de la muestra. La biomasa en verano ha estado por debajo de los 30 $\mu\text{gPS/l}$ (debida mayoritariamente a los cladóceros), a excepción del último verano (2009), cuando experimentó un importante crecimiento causado fundamentalmente por los copépodos, alcanzando los 91 g/l. En los inviernos la biomasa y tiene un promedio de 30 $\mu\text{gPS/l}$ y no muestra un patrón definido. La densidad de ciliados no ha sido muy elevada, llegando a un máximo de 2,5 ind/ml en el verano de 2007.

La comunidad de rotíferos se compone de 26 especies, en su mayoría de géneros cosmopolitas muy frecuentes como *Polyarthra*, *Synchaeta*, *Ascomorpha* y *Asplanchna*. El género *Polyarthra* es dominante en densidad en casi todos los periodos de muestreo, siendo en ocasiones dominante *P. major* y en otras ocasiones *P. vulgaris-dolichoptera*. Les siguen en importancia *Synchaeta oblonga* y *Asplanchna priodonta* en invierno y *Ascomorpha ovalis* en el verano de 2008.

En cuanto a los cladóceros, se han detectado 6 especies. *Diaphanosoma mongolianum* es la más abundante en el periodo estival, cuando se muestra siempre como dominante. Le sigue *Bosmina longirostris*, encontrada en todos los muestreos y siendo la especie más abundante en dos de los inviernos. Cabe destacar la riqueza de especies del género *Daphnia*, del cual se han encontrado *D. galeata*, *D. pulicaria* y *D. magna*. Estas dos últimas especies son de gran tamaño y, pese a que su densidad no ha sido muy grande, en términos de biomasa sí se muestran importantes.

Se han encontrado 4 especies de copépodos, un calanoide (*Copiodiaptomus numidicus*) y tres ciclopoides (*Acanthocyclops americanus*, *Cyclops* cf. *abyssorum* y *Tropocyclops prasinus*). La comunidad de copépodos está dominada fundamentalmente por ciclopoides, más abundantes en general en verano que en invierno. Cabe destacar que los calanoides sólo se han encontrado en los dos últimos inviernos (cuando su abundancia era muy baja) y

en el último verano, momento en que experimentaron un mayor crecimiento llegando a superar la densidad de los ciclopoideos. Es necesario considerar que en este embalse hay establecida una población de Mejillón cebra (*Dreissena polymorpha*). Este molusco bivalvo se alimenta de plancton y materia orgánica en suspensión, por lo que puede estar influyendo en las concentraciones planctónicas en este sistema.

En conclusión, el embalse de Sitjar, situado bastantes kilómetros aguas abajo con respecto al anterior estudiado (Arenós), presenta un buen estado de calidad del agua, con baja abundancia de fitoplancton, zooplancton y ciliados. Tienes una importante riqueza de especies en casi todos los muestreos, sin grandes cambios en la comunidad durante el periodo de estudio, con excepción del verano de 2009, cuando la densidad de rotíferos y cladóceros fue muy baja (2 ind/l cada uno).

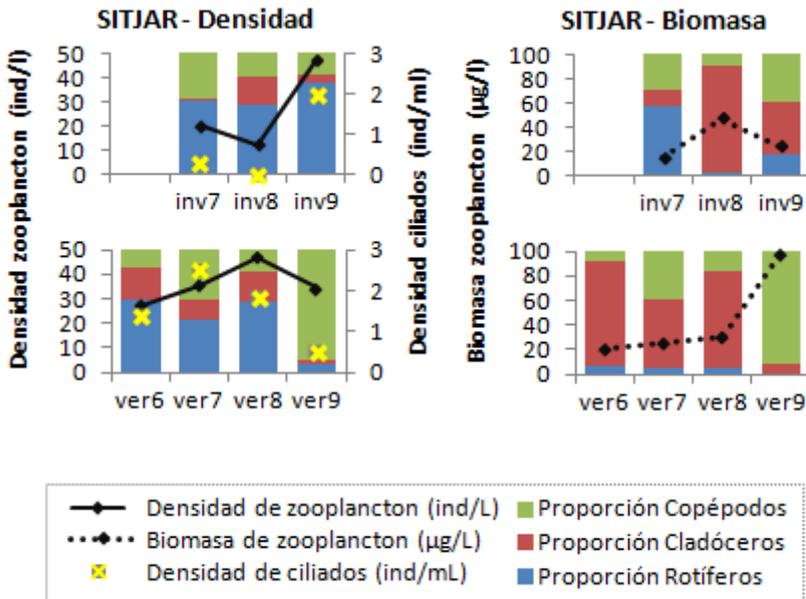


Figura 4.14. Histogramas de la densidad y biomasa de zooplancton. La línea continua muestra la dinámica de la densidad total y la línea de puntos la biomasa total. Se muestran los inviernos (inv; arriba) y veranos (ver; abajo) por separado. En columnas se dan las proporciones relativas de cada grupo de zooplancton (rotíferos, cladóceros y copépodos) para la densidad y la biomasa. También se muestra la densidad de ciliados (aspas), referida al eje secundario de ordenadas.

María Cristina:

El embalse de María Cristina tuvo una densidad relativamente elevada de zooplancton durante el periodo 2006-2009, que en invierno fue poco variable, encontrándose alrededor de 250 ind/l (Fig. 4.15); y en verano se muestra más fluctuante, entre 150 ind/l en el verano de 2008 y 670 en el verano siguiente. El grupo de los copépodos ha dominado en general las muestras de invierno en densidad, y el de los rotíferos, las muestras de verano, excepto el verano de 2008, en el que la densidad de rotíferos disminuyó. La biomasa de este embalse está compuesta fundamentalmente por copépodos y cladóceros, entre los cuales va alternando la dominancia sin un patrón definido. La densidad de ciliados ha sido muy baja en invierno, y en verano ha presentado en su mayoría valores cercanos a 2 ind/l, con excepción de un pico de ciliados de 5 ind/ml en el verano de 2006.

La comunidad de rotíferos se compone de 23 especies, géneros cosmopolitas muy frecuentes como *Keratella*, *Hexarthra*, *Synchaeta*, *Polyarthra*, *Pompholyx* y *Asplanchna*. *Keratella cochlearis* var. *typica* se mantiene dominante en densidad en varios de los periodos de muestreo, al que sigue en importancia el género *Polyarthra*, cuya especie más abundante es *P. major*. Otras especies importantes son *Pompholyx sulcata*, muy abundante en el verano de 2006, y *Asplanchna priodonta*, muy destacable en los dos primeros inviernos, sobre todo si consideramos su gran tamaño e influencia en la biomasa. Por último, señalaremos a *Hexarthra mira*, de la que se ha observado crecimiento sólo en verano, cuando en otras ocasiones ha sido también muy abundante.

En cuanto a los cladóceros, se han encontrado sólo 4 especies. *Diaphanosoma mongolianum* es la más abundante en el periodo estival y *Daphnia galeata* en el invernal; estos dos taxones son los dominantes en la mayoría de los periodos de muestreo. Las otras dos especies encontradas son *Bosmina longirostris*, presente tanto en verano como en invierno, y *Ceriodaphnia dubia*, presente principalmente en verano.

La comunidad de copépodos está formada por 4 especies, un calanoide (*Copidodiaptomus numidicus*) y tres ciclopoides (*Acanthocyclops americanus*, *Tropocyclops prasinus* y *Cyclops* cf. *abyssorum*). Suelen dominar los ciclopoides, presentes y abundantes durante todo el año, aunque los calanoides también

están bien representados, pero faltan en los dos primeros muestreos (verano de 2006 e invierno de 2007).

Se observa cierta estacionalidad en la abundancia planctónica en general; los valores estivales de biomasa de fitoplancton son mucho mayores, lo mismo sucede con la densidad zooplancton, en general mayor en verano, debido fundamentalmente al aumento de los rotíferos (excepto en el verano de 2008).

En conclusión, el embalse de María Cristina, situado en un afluente del río Mijares que se unirá a su cauce poco antes de la desembocadura, presenta una calidad del agua no muy buena, con densidades relativamente elevadas de zooplancton y ciliados. No hay una clara dominancia de un grupo de zooplancton sobre los otros y no se han observado grandes cambios en la comunidad durante el periodo de estudio, con excepción de la preferencia estacional de las especies estenotermas.

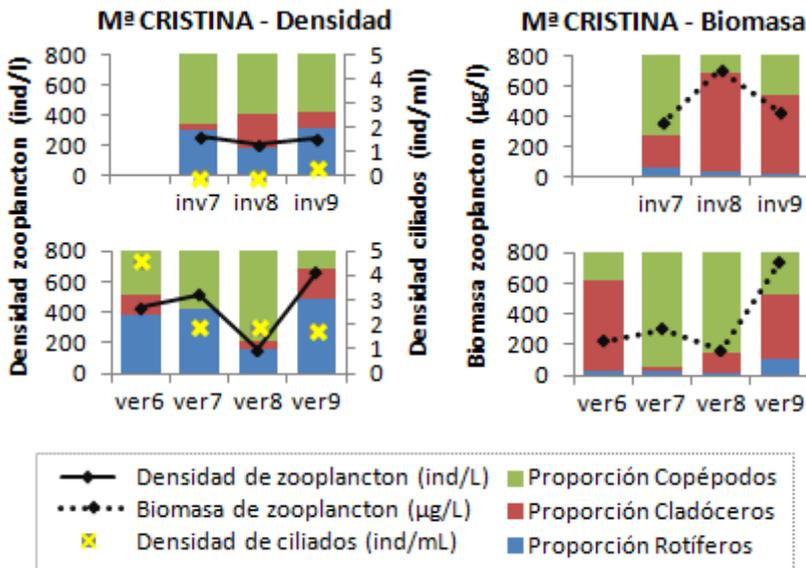


Figura 4.15. Histogramas de la densidad y biomasa de zooplancton. La línea continua muestra la dinámica de la densidad total y la línea de puntos la biomasa total. Se muestran los inviernos (inv; arriba) y veranos (ver; abajo) por separado. En columnas se dan las proporciones relativas de cada grupo de zooplancton (rotíferos, cladóceros y copépodos) para la densidad y la biomasa. También se muestra la densidad de ciliados (aspas), referida al eje secundario de ordenadas.

Regajo:

Durante el periodo 2006-2009, se ha mantenido con una densidad elevada de zooplancton (rotíferos, cladóceros y copépodos), teniendo un promedio del periodo de 400 ind/l (Fig. 4.16). La densidad de invierno fue mayor que la de los veranos (promedios de 529 y 315 ind/l, respectivamente), hecho poco frecuente en estos embalses; además, en el invierno de 2009, cuando bajó la densidad de zooplancton, fueron los ciliados los que experimentaron un importante desarrollo. La biomasa de zooplancton sigue un patrón muy distinto a la densidad, fluctuando entre los 200 y los 1100 $\mu\text{gPS/l}$. El grupo de los rotíferos ha dominado ampliamente las muestras de invierno en densidad y el de los copépodos en general las muestras de verano. La biomasa está dominada siempre por los copépodos en verano y mayoritariamente por los cladóceros en invierno. En general, la densidad de ciliados ha sido bastante baja, con la excepción del pico ya nombrado de invierno de 2009, alcanzando casi 5 ind/ml.

Se ha encontrado una gran riqueza específica de rotíferos en este embalse, con un total de 31 especies. Esta comunidad se compone en su mayoría de géneros cosmopolitas muy frecuentes como *Keratella*, *Hexarthra*, *Asplanchna*, *Synchaeta* y *Polyarthra*. En la mayoría de las ocasiones ha sido *Keratella cochlearis* var. *typica* el rotífero dominante en densidad. Otras especies han presentado importantes densidades, como *Keratella quadrata* y *Polyarthra vulgaris-dolichoptera*, a lo largo de todo el año; también *Asplanchna priodonta*, *Synchaeta oblonga* y *Synchaeta pectinata* durante los inviernos. Cabe destacar también la aparición de *Conochillus* cf. *dassuarius* en todos los veranos, incluso en alguno de ellos en una importante densidad (20 ind/l); esta especie no se ha encontrado en ningún otro embalse durante de este estudio.

En cuanto a los cladóceros, se han encontrado 6 especies. *Ceriodaphnia dubia* es el cladócero más abundante en el periodo estival, con densidades bastante elevadas (densidad máxima en el verano de 2007 con 150 ind/l); sin embargo, no se ha visto en ninguna de las muestras invernales. También en verano aparece *Diaphanosoma mongolianum*, pero en densidades elevadas, aunque menores a la anterior. En invierno cambia completamente la composición y es *Daphnia galeata* la especie dominante (densidad máxima en el invierno de 2008, 50 ind/l). *Bosmina longirostris*, con densidades menores ha aparecido a lo largo de todo el año.

La comunidad de copépodos está compuesta por sólo dos especies, un calanoide y un ciclopoide, ambas con una buena representatividad y que se alternan en la dominancia. La densidad de copépodos ha sido bastante menor en invierno que en verano.

En conclusión, el embalse de El Regajo (recordemos que aunque no pertenece a la misma cuenca del río Mijares, ha sido incluido en este sistema por su proximidad) presenta un estado de calidad relativamente malo, con densidades y biomases elevadas de zooplancton, dominadas en invierno por rotíferos y por microcrustáceos en verano. Son destacables la elevada densidad y biomasa de cladóceros encontradas. No se han observado grandes cambios en la comunidad durante el periodo de estudio, a excepción de las diferencias estacionales.

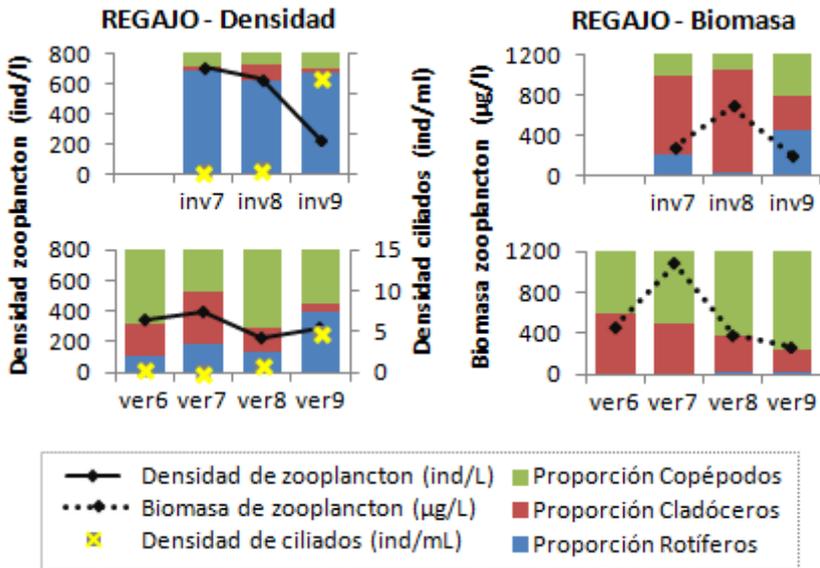


Figura 4.16. Histogramas de la densidad y biomasa de zooplancton. La línea continua muestra la dinámica de la densidad total y la línea de puntos la biomasa total. Se muestran los inviernos (inv; arriba) y veranos (ver; abajo) por separado. En columnas se dan las proporciones relativas de cada grupo de zooplancton (rotíferos, cladóceros y copépodos) para la densidad y la biomasa. También se muestra la densidad de ciliados (aspas), referida al eje secundario de ordenadas.

4. SISTEMA SUR (BENIARRÉS, GUADALEST, AMADORIO Y TIBI)

Beniarrés:

El embalse ha mantenido durante el periodo 2006-2009 una densidad de zooplancton muy elevada, con un promedio de 3000 ind/l, llegando a un máximo en el verano de 2007 de 1794 ind/l (Fig. 4.17). La biomasa también ha sido muy elevada, sobre todo en los veranos, cuando estuvo entre 2100 µgPS/l (verano de 2006) y 1100 µgPS/l (verano de 2009). El grupo de los rotíferos ha dominado en densidad la mayoría de los muestreos, con excepción de los veranos de 2006 y 2008, mientras que los copépodos son quienes dominan en biomasa en casi todos los periodos. La densidad de ciliados ha experimentado grandes crecimientos en varias ocasiones, superando incluso los 200 ind/ml.

Se ha encontrado baja riqueza específica de rotíferos, sólo 17 especies. La comunidad de rotíferos se compone en su mayoría de géneros cosmopolitas muy frecuentes como *Polyarthra*, *Pompholyx*, *Keratella* y *Brachionus*. *Keratella tropica* se encontró en casi todos los muestreos y fue dominante en varios de ellos, habiendo llegado a un pico máximo de 3012 ind/l en el verano de 2007. *Polyarthra vulgaris-dolichoptera* también fue muy abundante durante todo el año. Hay especies que a pesar de presentar la mayoría de las veces densidades relativamente bajas, en ciertos momentos desarrollaron grandes crecimientos, como *Pompholyx sulcata*, *Keratella cochlearis* var. *tecta* y *Keratella cochlearis* var. *typica*. Entre ellas, destaca el gran crecimiento de *P. sulcata* en el verano de 2007, cuando llegó a tener una densidad de 5549 ind/l, la mayor registrada en este embalse. Por último, hay que comentar la gran riqueza encontrada de especies del género *Brachionus* (5 especies), siendo algunas de ellas en ocasiones abundantes, como *B. angularis* y *B. calyciflorus*.

Se han encontrado 7 especies de cladóceros. *Bosmina longirostris* es la única que aparece en todos los muestreos, y que además domina en la mayoría de ellos, habiendo experimentado grandes crecimientos poblacionales en los veranos de 2007 y de 2008 (con 300 y 230 ind/l, respectivamente). *Ceriodaphnia dubia* también aparece durante todo el año y presenta densidades en ocasiones también muy elevadas, como en el verano de 2007, cuando llegó a los 160 ind/l. También se presentan otros géneros como *Moina*, *Daphnia* y *Leydigia*.

Sólo se ha encontrado una especie de copépodo (*Acanthocyclops americanus*), del grupo de los ciclopoides, más abundante en general en verano

que en invierno, con grandes desarrollos como el de verano de 2006, cuando llegó a una densidad de 2139 ind/l y a una biomasa de 2056 $\mu\text{gPS/l}$.

Cabe destacar el descenso significativo de la conductividad del embalse que se dio en el invierno de 2008, cuando aumentó el volumen embalsado; este cambio coincide con el pico de concentración de clorofila *a* más elevado que se encontró, acompañado de un crecimiento de la biomasa fitoplanctónica; sin embargo, ese fue el momento en que la densidad de zooplancton resultó menor, lo cual puede estar relacionado con el explosivo crecimiento de los ciliados, que llegaron a superar los 200 ind/l. Es posible que si el llenado del embalse tras las obras fuese rápido, aquellos grupos de crecimiento más veloz (algas, ciliados,...) crecieran más rápidamente y el zooplancton todavía no lo hiciera.

En conclusión, el embalse de Beniarrés tiene muy mala calidad del agua durante todo el periodo de estudio, con valores muy altos de nutrientes y producción primaria. La densidad y la biomasa zooplanctónicas también son muy elevadas, con grandes dominancias de una o dos especies sobre todas las demás y baja riqueza específica.

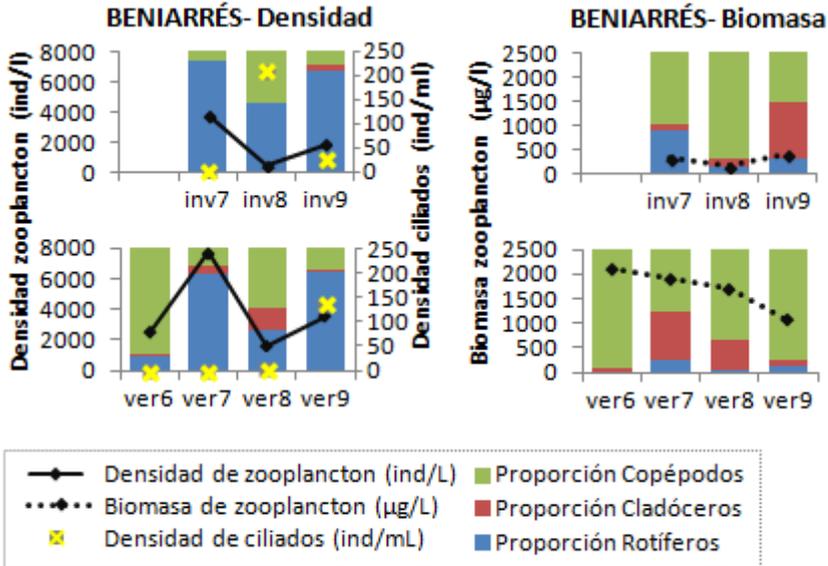


Figura 4.17. Histogramas de la densidad y biomasa de zooplancton. La línea continua muestra la dinámica de la densidad total y la línea de puntos la biomasa total. Se muestran los inviernos (inv; arriba) y veranos (ver; abajo) por separado. En columnas se dan las proporciones relativas de cada grupo de zooplancton (rotíferos, cladóceros y copépodos) para la densidad y la biomasa. También se muestra la densidad de ciliados (aspas), referida al eje secundario de ordenadas.

Guadalest:

El embalse del Guadalest ha aumentado su densidad de zooplancton durante el periodo de estudio, desde 10-80 ind/l en 2006-2007 hasta casi 350 ind/l, encontrados en el verano de 2009 (Fig. 4.18). Las densidades estivales fueron en general superiores a las invernales. La biomasa durante los veranos se ha mantenido entre los 20-40 $\mu\text{gPS/l}$, mientras que en los inviernos muestra valores muy dispares, de los 7 $\mu\text{gPS/l}$ del invierno de 2007 a los 92 $\mu\text{gPS/l}$ del invierno de 2009. En casi todas las muestras los rotíferos han sido dominantes en densidad, sobre todo en 2008 y 2009, cuando suponían más del 70% de la comunidad zooplanctónica. La biomasa en cambio alterna entre los copépodos y los cladóceros. La densidad de ciliados se ha mantenido relativamente baja, con excepción del pico de ciliados del verano de 2009, que coincide con el momento de mayor densidad de zooplancton.

Su comunidad de rotíferos se compone de 23 especies, en su mayoría de géneros cosmopolitas muy frecuentes como *Polyarthra*, *Synchaeta*, *Ascomorpha* y *Trichocerca*. *Polyarthra vulgaris-dolichoptera* se mantiene dominante en densidad en casi todos los periodos de muestreo, menos en el invierno de 2009, cuando la dominante es *Synchaeta oblonga*. Cabe destacar la abundancia de *Trichocerca similis*, presente sólo durante los veranos; esta es una especie que, pese a aparecer en ocasiones en las muestras de este estudio, nunca había llegado a densidades tan elevadas, sobre todo hasta los 37 ind/l en el verano de 2009.

La densidad de cladóceros ha sido muy baja en todos los muestreos, y sólo se han encontrado 4 especies. Destaca la aparición de *Bosmina longirostris*, encontrada en todas las muestras, siendo incluso el cladóceros dominante en algunas de ellas. Le sigue en importancia *Daphnia galeata* que es dominante durante los inviernos. La otra especie presente en casi todas las muestras ha sido *Diaphanosoma mongolianum*, aunque más abundante en verano.

Se han detectado tres especies de copépodos, aunque el calanoide (*Copidodiaptomus numidicus*) sólo se ha hallado en una muestra y con densidad baja (0,1 ind/l). Los ciclopoideos encontrados son *Acanthocyclops americanus* y *Tropocyclops prasinus*. No se observan importantes diferencias entre las distintas muestras, constituyendo los nauplios casi el 90% de los individuos.

El aumento progresivo de la densidad de zooplancton ha ido acompañado de un llenado del embalse también progresivo desde el inicio del estudio hasta el último muestreo de 20 metros de profundidad hasta casi 40; la concentración de nitrógeno total ha ido aumentando también a lo largo del periodo de estudio. Por último, cabe destacar el pico elevado de fósforo total ocurrido en el invierno de 2007 con casi 0,4 mg/l, que no parece plasmarse en un rasgo diferencial de la comunidad de zooplancton encontrada.

En conclusión, el embalse del Guadalest, que presenta un relativo buen estado de calidad del agua, ha experimentado un importante crecimiento de la abundancia de zooplancton desde 2006 a 2009, siendo fundamentalmente debido al crecimiento de rotíferos y ciliados; este aumento también se observó en la biomasa fitoplanctónica desde 2007 a 2009. Los grandes filtradores como cladóceros y calanoides están prácticamente ausentes en este embalse.

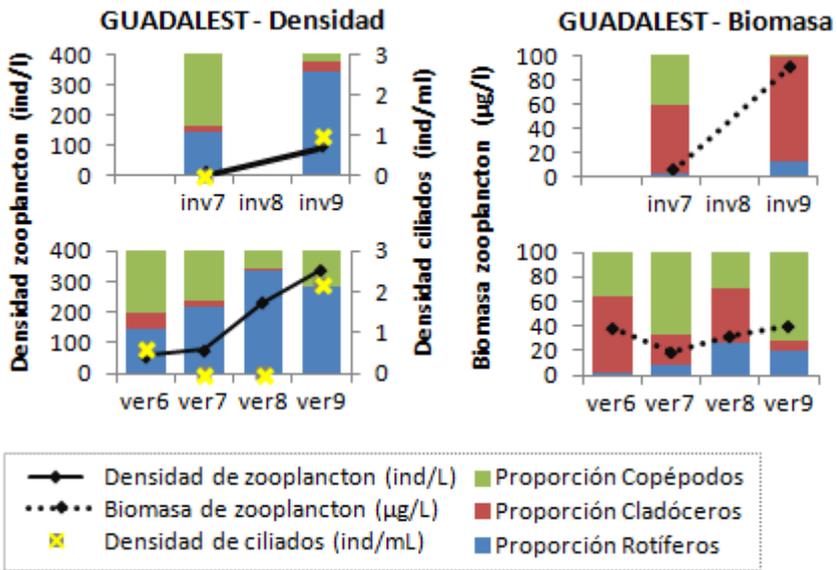


Figura 4.18. Histogramas de la densidad y biomasa de zooplancton. La línea continua muestra la dinámica de la densidad total y la línea de puntos la biomasa total. Se muestran los inviernos (inv; arriba) y veranos (ver; abajo) por separado. En columnas se dan las proporciones relativas de cada grupo de zooplancton (rotíferos, cladóceros y copépodos) para la densidad y la biomasa. También se muestra la densidad de ciliados (aspas), referida al eje secundario de ordenadas.

Amadorio:

El embalse ha tenido durante el periodo 2006-2009 con una densidad de zooplancton en torno a 100-200 ind/l, con la excepción de un pico en el verano de 2008, cuando se encontraron casi 600 ind/l (Fig. 4.19). La biomasa de este embalse fluctúa sin un patrón definido, entre el mínimo del invierno de 2007, con 66 µgPS/l hasta el máximo del invierno de 2008, de 346 µgPS/l. La densidad ha estado dominada en alguna ocasión por cada uno de los grupos, los rotíferos (verano de 2008), los copépodos (invierno de 2009) y hasta los cladóceros (invierno de 2008). En cuanto a la biomasa, está dominada por los cladóceros en invierno y por los copépodos en verano. La densidad de ciliados se ha mantenido muy baja durante todo el periodo de estudio, incrementándose desde los primeros años de estudio (valores inferiores a 0,1 ind/ml) hasta 2009 (superior a 1 ind/l).

Se han encontrado 23 especies de rotíferos, que son en su mayoría géneros cosmopolitas muy frecuentes, como *Keratella*, *Hexarthra*, *Synchaeta*, *Asplanchna*, *Polyarthra* y *Pompholyx*. *Keratella cochlearis* (var. *typica*) y *Hexarthra oxyuris* resultan dominantes en densidad durante todos los veranos, mientras que en invierno dominaron *Polyarthra vulgaris-dolichoptera*, *Pompholyx sulcata* y *Asplanchna girodi*. Hay que destacar el elevado pico de rotíferos del verano de 2008, cuando *Keratella cochlearis* var. *typica* alcanzó los 396 ind/l, máximo de densidad de este embalse durante el periodo de estudio.

Se ha encontrado una gran riqueza de especies de cladóceros, en total 9 especies durante todo el estudio. *Ceriodaphnia pulchella* y *Diaphanosoma mongolianum* son las más abundantes en el periodo estival, y en el periodo invernal es *Ceriodaphnia pulchella* quien domina, ya que no muestra la estacionalidad de *Diaphanosoma mongolianum*. También aparecen otras especies en menor densidad pertenecientes a los géneros *Daphnia*, *Bosmina*, *Leydigia* y *Alona*. Hay que destacar el importante crecimiento de *Ceriodaphnia pulchella* en el invierno de 2008, cuando al llegar a una densidad de 131 ind/l fue la principal causante del pico de biomasa (346 µgPS/l) observado en este embalse.

Se han encontrado tres especies de copépodos, dos ciclopoideas (*Acanthocyclops americanus* y *Tropocyclops prasinus*) y un calanoide

(*Copidodiaptomus numidicus*). La comunidad de copépodos en general suele estar dominada por calanoides en verano y ciclopoideos en invierno.

Al igual que sucedía en el embalse de Beniarrés en los años de sequía, cuando el nivel del agua era más bajo, la conductividad fue significativamente mayor. Pero no se observan grandes cambios en cuando a las proporciones o la composición planctónica que coincidan con este fenómeno.

En conclusión, el embalse del Amadorio no presenta muy buena calidad del agua, con momentos en los que bien los nutrientes, la biomasa fitoplanctónica o el zooplancton son elevados. En el zooplancton se observan grandes diferencias estacionales, debido a la abundancia de especies estenotermas. La densidad de ciliados ha sido baja durante el periodo de estudio.

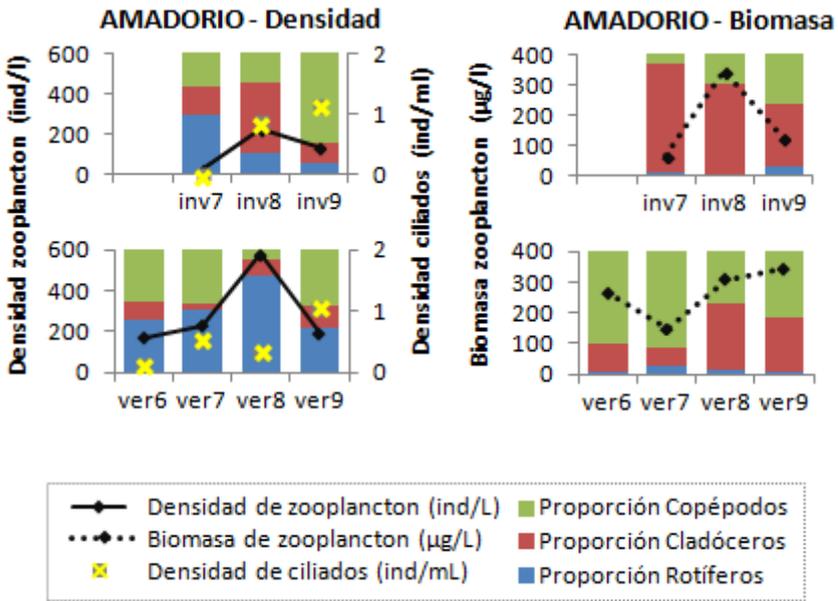


Figura 4.19. Histogramas de la densidad y biomasa de zooplancton. La línea continua muestra la dinámica de la densidad total y la línea de puntos la biomasa total. Se muestran los inviernos (inv; arriba) y veranos (ver; abajo) por separado. En columnas se dan las proporciones relativas de cada grupo de zooplancton (rotíferos, cladóceros y copépodos) para la densidad y la biomasa. También se muestra la densidad de ciliados (aspas), referida al eje secundario de ordenadas.

Tibi:

Este embalse se ha albergado una elevada densidad de zooplancton. En verano se observa un incremento de la densidad de 600 ind/l en 2006 a 1100 ind/l en 2009; en los inviernos de 2007 y 2009 la densidad fue ligeramente superior a 400 ind/l, pero en el invierno de 2008 se dio un gran crecimiento de la densidad, llegando a superar los 10000 ind/l (Fig. 4.20). La biomasa es mayor en los veranos (promedio de 720 µgPS/l) que en los inviernos (promedio de 340 µgPS/l), el máximo observado durante el periodo de estudio alcanza 919 µgPS/l en el verano de 2007. Los rotíferos han dominado ampliamente las muestras de invierno en densidad; pero, dado su pequeño tamaño, los copépodos y cladóceros son más importantes en biomasa en los inviernos de 2007 y 2009, respectivamente. En cuanto a los veranos, los copépodos dominan la biomasa ampliamente, aunque en densidad también sean importantes los rotíferos. La densidad de ciliados también ha experimentado grandes diferencias, desde estar prácticamente ausentes, hasta los casi 100 ind/ml en el invierno de 2009.

La riqueza específica de rotíferos es bastante baja, sólo 18 especies presentes. Su comunidad se compone en su mayoría de géneros cosmopolitas muy frecuentes, como *Keratella*, *Brachionus*, *Polyarthra* y *Pompholyx*. *Keratella tropica*, hallada en todos los periodos de muestreo, ha sido el rotífero dominante en todas las muestras de invierno; cabe destacar su enorme crecimiento en el invierno de 2008, cuando sólo esta especie alcanzó los casi 10000 ind/l. Se ha detectado una gran riqueza de especies del género *Brachionus* (5 especies), siendo *B. calyciflorus* el más abundante en las muestras de invierno y *B. plicatilis* en las de verano. Puntualmente, o con menores densidades, se han observado otros géneros en este embalse como *Pompholyx*, *Asplanchna*, *Polyarthra*, *Hexarthra*, *Collotheca*, *Lecane* y bdeloides.

Los cladóceros resultan muy poco abundantes (con excepción del invierno de 2009), siendo generalmente inferiores al 0,5% de la densidad zooplancton total. Destaca el hecho de haberse encontrado prácticamente ausentes en las muestras de verano. En el único periodo en el que fueron más abundantes (4% del total del zooplancton) fue el género *Daphnia* el más abundante. Dentro de este género se encontraron 3 especies: *D. galeata*, *D. magna* y *D. pulex*; sobre todo las dos últimas son especies de gran tamaño, que, por tanto, aumentaron mucho la biomasa de cladóceros encontrada en el periodo en el que se observó la menor densidad de zooplancton en general.

La comunidad de copépodos está dominada por ciclopoideos, ya que los calanoides, se presentaron en un único muestreo (invierno 2007) y con densidad muy baja. Sólo se han encontrado adultos ciclopoideos de *Acanthocyclops americanus* y calanoides de *Copidodiaptomus numidicus*.

Cabe destacar que el máximo de densidad de zooplancton en el invierno de 2008, coincide con otro de concentración de clorofila *a*, que llegó hasta casi los 60 µg/l. El momento más elevado de concentración de fósforo total se dio en el invierno de 2009, coincidiendo con un cambio de composición de zooplancton en el que los cladóceros aumentaron mucho en su proporción de biomasa y los ciliados experimentaron un gran crecimiento.

En conclusión, el embalse de Tibi presenta muy mala calidad del agua durante todo el periodo de estudio, con valores muy elevados de nutrientes y grandes crecimientos de fitoplancton, zooplancton y ciliados. Las densidades zooplantónicas encontradas son muy altas. Los grandes filtradores (cladóceros y copépodos calanoides) están prácticamente ausentes y los rotíferos suponen en promedio el 90% de la densidad zooplancton en los inviernos.

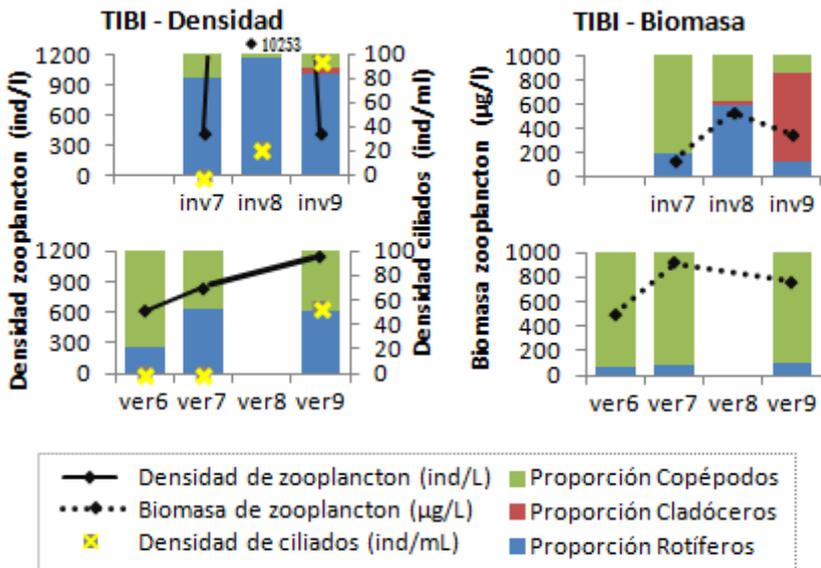


Figura 4.20. Histogramas de la densidad y biomasa de zooplancton. La línea continua muestra la dinámica de la densidad total y la línea de puntos la biomasa total. Se muestran los inviernos (inv; arriba) y veranos (ver; abajo) por separado. En columnas se dan las proporciones relativas de cada grupo de zooplancton (rotíferos, cladóceros y copépodos) para la densidad y la biomasa. También se muestra la densidad de ciliados (aspas), referida al eje secundario de ordenadas.

5. RESUMEN DE SISTEMAS

5.1. Sistema Júcar

La calidad de las aguas del Sistema Júcar se mantiene relativamente buena en la mayoría de su recorrido, desde el embalse de la Toba al embalse de Tous. Durante esta parte del recorrido se observan generalmente baja producción primaria y baja densidad de zooplancton. En estos embalses la densidad de zooplancton promedio ha sido de 122 ind/l, y la biomasa de zooplancton promedio ha sido de 109 µgPS/l, incluso considerando algunos picos puntuales donde se observaron abundancias muy superiores (por ejemplo en el verano de 2009 en Alarcón). Del mismo modo, la densidad de ciliados promedio fue de 22 ind/ml, con máximos en el verano de 2009 en Naranjero (12 ind/ml) y Tous (10 ind/ml).

Sin embargo, los tres embalses restantes, pertenecientes a cauces de ríos que se incorporan al Júcar en su tramo final, presentan peor calidad del agua, más moderada en el embalse de Escalona, peor en el de Forata, y mucho más deteriorada en el embalse de Bellús. Estos embalses tienen mayor concentración de nutrientes debido sobre todo a la mayor cantidad de vertidos urbanos e industriales que reciben sus aguas. Por lo tanto, la producción primaria también es mayor, superando en muchas ocasiones los 2,5 mm³/l de biomasa fitoplanctónica (eutrofia según el índice de biomasa fitoplanctónica de Willén, 2000). Consecuentemente, también se observan mayores abundancias de zooplancton en estos embalses, con promedios de densidad superiores a los 400 ind/l, y picos máximos de hasta 22000 ind/l (Bellús en el verano de 2009) y promedios de biomasa zooplanctónica de 714 µgPS/l y picos máximos de 3400 µgPS/l (Bellús en el verano de 2009). La densidad de ciliados también es muy elevada en ellos con un promedio de más de 50 ind/ml entre los tres para todo el periodo.

En cuanto a la composición del zooplancton es bastante similar en todos ellos. *Polyarthra vulgaris-dolichoptera* domina la comunidad de rotíferos en la mayoría de las muestras, acompañada de otros géneros cosmopolitas como *Keratella*, *Hexarthra*, *Synchaeta*, *Asplanchna*, *Ascomorpha*, *Polyarthra*, *Pompholyx*, *Brachionus*... Sin embargo, los dos embalses (Bellús y Forata) que presentan peor calidad de sus aguas se ven dominados por especies que no son

tan abundantes en el resto, como *Filinia opoliensis*, *Pompholyx sulcata* y *Brachionus angularis*.

En cuanto a los cladóceros, *Diaphanosoma mongolianum* es la especie más abundante en el periodo estival en casi todas las muestras. El resto de especies abundantes son *Daphnia galeata*, *Ceriodaphnia dubia* y *Ceriodaphnia pulchella*. Al igual que sucedía en los rotíferos, también en los cladóceros se observa un cambio de comunidad en los dos embalses con peor calidad del agua, apareciendo dominantes *Bosmina longirostris* y *Moina micrura*, especies que no eran muy abundantes en el resto del sistema.

El grupo de los copépodos está formado por cuatro especies, el calanoide *Copidodiaptomus numidicus*, y los ciclopoides *Acanthocyclops americanus*, *Tropocyclops prasinus* y *Cyclops* cf. *abyssorum*. En ninguno de los embalses falta *A. americanus*, además es el más abundante en la mayoría. Los copépodos calanoides están presentes en casi todos los embalses, con excepción de la Toba (embalse de cabecera del sistema) y Bellús (embalse con muy mala calidad del agua).

Al igual que se observa en el resto de embalses, en este sistema los niveles de concentración de fósforo total medidos ocasionan una sobrevaloración del estado trófico del agua con respecto al resto de variables, si nos basamos en la clasificación del grado de eutrofia de lagos y embalses propuesta por la *OECD* (1982).

5.2. Sistema Turia

En este Sistema la calidad de las aguas no sigue un gradiente definido, pese a ser todos los embalses pertenecientes al mismo cauce. De los tres muestreados, Arquillo de San Blas, el más cercano a la cabecera de la cuenca, es el que presenta mejor calidad del agua; muestra abundancias relativamente bajas de zooplancton (promedios de todo el periodo de 104 ind/l y 83 µgPS/l), al igual que de ciliados (densidad promedio de todo el periodo de 1 ind/ml).

Los dos embalses (Benagéber y Loriguilla) restantes se sitúan muy cercanos entre sí, pero a mucha distancia de la cabecera. Llama la atención que sea el que se encuentra aguas arriba (Benagéber) el que presenta un peor estado de calidad del agua, lo cual se manifiesta tanto en los nutrientes como en

la densidad fitoplanctónica y zooplanctónica. Ambos embalses tienen una estacionalidad muy marcada, ya que mantienen muy baja la producción (tanto de fitoplancton como de zooplancton) en invierno, y es el verano cuando aquella alcanza un mayor desarrollo. El promedio de biomasa de fitoplancton en verano de los dos embalses (todo el periodo) es de $2,6 \text{ mm}^3/\text{l}$, valor que se sitúa en el límite entre el estado mesotrófico y eutrófico, según el índice de biomasa fitoplanctónica de Willén (2000), mayor en Benagéber que en Loriguilla. También en verano se observan abundancias superiores de zooplancton: en Benagéber los veranos de 2007, 2008 y 2009 tuvieron densidades y biomásas de zooplancton muy elevadas; y en el embalse de Loriguilla se observó un pico de densidad y biomasa zooplancton en el verano de 2007 y otro de ciliados en el verano de 2009.

En cuanto a la composición del zooplancton varía levemente entre ellos, pese a pertenecer al mismo cauce. El grupo de los rotíferos tiene como principales géneros presentes durante todo el año a *Keratella*, *Polyarthra* y *Synchaeta*, los cuales suelen ser los más abundantes y dominantes en muchas ocasiones. También aparece *Ascomorpha ovalis* que, al ser termófila, aparece como dominante en verano, cuando también ha sido la especie dominante entre los rotíferos; sin embargo, en el embalse de Benagéber (de peor calidad del agua) se encuentra ausente, y es *Keratella cochlearis* (variedades *typica* y *tecta*) la que experimenta grandes crecimientos estivales.

Los dos cladóceros más abundantes del sistema son similares a los del Sistema Júcar. *Diaphanosoma mongolianum*, *Ceriodaphnia dubia* y *Ceriodaphnia pulchella* son las especies más abundantes en Arquillo de San Blas y Benagéber, embalses donde el desarrollo de los cladóceros se da fundamentalmente en verano. Sin embargo, en el embalse de Loriguilla, que presenta desarrollo de cladóceros durante todo el año, *Bosmina longirostris* pasa a ser una especie abundante a lo largo de todo el año, incluso siendo en ocasiones dominante entre los cladóceros. Por último, *Daphnia galeata* también aparece abundante en los embalses del tramo medio del río, sobre todo en invierno.

En el grupo de los copépodos se aprecian ciertas diferencias de composición del embalse de cabecera con respecto a los del tramo medio. En Arquillo de San Blas, hay un mayor desarrollo de los copépodos calanoides (*Neolovenulla alluaudi*) que en los otros dos, siendo las densidades de ambos

grupos (calanoides y ciclopoideas) similares en general; mientras que en Benagéber y Loriguilla el desarrollo de los calanoides es muy bajo. Los copépodos ciclopoideas también presentan diferencias, puesto que en Arquillo de San Blas está ausente *Tropocyclops prasinus*, especie que se encuentra presente en los otros dos, sobre todo en Benagéber, donde llega a densidades de 40 adultos por litro.

Al igual que se observa en el resto de embalses, en este sistema los niveles de concentración de fósforo total medidos sobrevaloran el estado trófico del agua con respecto al resto de variables, si nos basamos en la clasificación del grado de eutrofia de lagos y embalses propuesta por la *OECD* (1982).

5.3. Sistema Mijares

La calidad de las aguas del Sistema Mijares es muy variable dependiendo del embalse considerado. Los dos embalses que pertenecen al cauce del río Mijares (Arenós y Sitjar) aportan resultados muy distintos, quizá debido a sus características particulares. Así, el embalse situado aguas arriba (Arenós) ha empeorado la calidad de sus aguas durante el periodo de estudio (aunque esto coincide con el llenado tras unas obras), mientras que el de Sitjar se mantiene sin signos de contaminación. Los dos embalses exteriores al cauce, María Cristina (afluente del Mijares) y Regajo (río Palancia) han mostrado durante el periodo de estudio variaciones de la calidad del agua, fluctuando generalmente en torno a la mesotrofia.

Excluyendo el embalse de Sitjar de estos análisis, la producción primaria de los embalses de este sistema ha sido en general baja en invierno (en torno a 1 mm³/l), y alta en verano (en torno a 3 mm³/l), valores que según el índice de biomasa fitoplanctónica de Willén (2000) correspondería a oligotrofia y eutrofia, respectivamente. En estos embalses la densidad de zooplancton también ha sido superior en verano, cuando ha fluctuado entre los 150 y 700 ind/l, sólo en el embalse de Regajo se han observado dos inviernos con mayores densidades que las estivales. La densidad de ciliados promedio es de 4 ind/ml, con máximos en el verano de 2009 en Regajo (12 ind/ml) y Arenós (37 ind/ml). Por otro lado, el embalse de Sitjar, como hemos comentado, se ha mantenido con una baja producción, tanto fitoplanctónica como de zooplancton y ciliados.

En cuanto a la composición del zooplancton, presenta ligeras diferencias entre los embalses. El género *Polyarthra* (las especies *P. major*, *P. remata* y *P. vulgaris-dolichoptera*) domina la comunidad de rotíferos en las muestras de Arenós y Sitjar, acompañado de otros géneros cosmopolitas como *Synchaeta*, *Asplanchna*, *Ascomorpha* y *Pompholyx*. Sin embargo, en los otros dos embalses prevalecen *Keratella cochlearis*, acompañada de otros géneros cosmopolitas como *Synchaeta*, *Polyarthra*, *Pompholyx*, *Asplanchna*, *Hexarthra* y *Keratella*.

En cuanto a los cladóceros, *Diaphanosoma mongolianum* y *Bosmina longirostris* son especies abundantes y, en muchas ocasiones, dominantes en este sistema. Cabe destacar también la importancia de la especie *Daphnia galeata* en María Cristina y Regajo; y la de la especie *Ceriodaphnia dubia*, dominante y muy abundante en el embalse del Regajo, donde la comunidad zooplanctónica es más distinta al resto, debido seguramente a no pertenecer a la misma cuenca. *Ceriodaphnia* y *Daphnia* también se encuentran en Arenós y Sitjar, pero en proporciones relativas mucho menores.

El grupo de los copépodos también muestra ciertas diferencias dentro del sistema en función del embalse analizado. En Arenós los ciclopoideos son mucho más abundantes que los calanoides, que presentan un proporción relativa muy baja (más de cien veces menos que aquellos), mientras que en María Cristina y Sitjar la proporción no es tan elevada (el doble de ciclopoideos que de calanoides); en el embalse de Regajo, como ya hemos comentado el más distinto entre ellos, son un poco más abundantes los calanoides, que llegan incluso a dominar entre los copépodos en varias ocasiones. Con respecto a las especies, en los tres embalses pertenecientes a la cuenca del río Mijares, se encuentran cuatro especies, el calanoide *Copidodiaptomus numidicus* y los ciclopoideos *Acanthocyclops americanus*, *Tropocyclops prasinus* y *Cyclops* cf. *abyssorum*. El embalse del Regajo, de nuevo, presenta una composición muy distinta al resto, habiéndose encontrado sólo dos especies, el ciclopoide *Acanthocyclops americanus*, que también aparecía en los otros embalses, y en cambio la especie de calanoide es distinta al resto, siendo *Neolovenula alluaudi*.

Al igual que se observa en el resto de embalses, en este sistema los niveles de concentración de fósforo total medidos generan una sobrevaloración del estado trófico del agua con respecto al resto de variables, si nos basamos en la clasificación propuesta por la *OECD* (1982).

5.4. Sistema Sur

En este sistema, los embalses no pertenecen al mismo cauce y hemos encontrado grandes diferencias entre ellos. Se han agrupado en el mismo sistema, dado que comparten algunas características, como ser ambientes poco profundos, situados en ríos de pequeña envergadura en una zona árida y, por tanto, con mucha necesidad de agua para el regadío y abastecimiento. Ordenándolos en función de la calidad de sus aguas, encontraríamos el embalse de Guadalest, con un relativo buen estado de calidad, menor concentración de nutrientes y de producción primaria. El siguiente, el embalse de Amadorio, ya muestra signos de empeoramiento de la calidad del agua, con episodios de grandes crecimientos de microalgas y concentración elevada de nutrientes. Los dos embalses restantes, Beniarrés y Tibi, presentan un mal estado de calidad del agua, con una gran contaminación de nutrientes y desarrollos algales muy elevados.

Por lo que respecta a las densidades de zooplancton encontradas se corresponden con lo anteriormente explicado, de modo que los embalses de Guadalest y Amadorio presentan en general concentraciones alrededor de los 100-300 ind/l; y los embalses de Beniarrés y Tibi se caracterizan por grandes crecimientos del zooplancton con un promedio de 3000 y 2000 ind/l, respectivamente, de todo el periodo. Los ciliados, que se mantienen en densidades inferiores a los 2 ind/ml en los embalses de Guadalest y Amadorio, han experimentado enormes crecimientos tanto en Beniarrés (invierno de 2008 y verano de 2009) como en Tibi (inviernos de 2009 y verano de 2009).

En cuanto a la composición del zooplancton también hay grandes diferencias entre los embalses. Las especies dominantes de cada uno son distintas en todos ellos; los dos embalses con menor estado trófico tienen distintas dominancias: en Guadalest *Polyarthra vulgaris-dolichoptera* es ampliamente dominante sobre todos los demás rotíferos; y Amadorio está dominado por *Keratella cochlearis* y *Hexarthra oxyuris*. En los embalses más eutróficos, Beniarrés y Tibi, *Keratella tropica* es el rotífero que domina en la mayoría de las ocasiones, acompañado en Beniarrés por *Polyarthra* y en Tibi por *Brachionus*.

En cuanto a los cladóceros, en los embalses con mayor representación de cladóceros, Beniarrés y Amadorio, las especies dominantes en la mayoría de los muestreos son *Bosmina longirostris* y *Ceriodaphnia pulchella*, respectivamente. Y en los embalses donde son menos abundantes los cladóceros, las especies más abundantes resultan *Bosmina longirostris* y *Daphnia galeata* en Guadalest, y *Daphnia galeata* y *Daphnia pulicaria* en Tibi. Además de estas especies dominantes también se han encontrado en este sistema otras menos abundantes, pertenecientes a los géneros *Ceriodaphnia*, *Daphnia*, *Diaphanosoma*, *Moina*, *Chydorus*, *Leydigia* y *Alona*.

El copépodo más abundante y dominante en estos embalses fue el ciclopoide *Acanthocyclops americanus*, que además fue la única especie encontrada en los embalses de Beniarrés y Tibi. En Guadalest y Amadorio también apareció otro copépodo ciclopoide, *Tropocyclops prasinus*. Sólo se han encontrado copépodos calanoides con una población estable en el embalse de Amadorio, donde eran tan abundantes como los ciclopoideos, los adultos encontrados pertenecían a la especie *Copidodiaptomus numidicus*. En Tibi y Guadalest también se han visto calanoides, pero en una sola muestra en cada uno de ellos y en muy baja densidad.

Al igual que se observa en el resto de embalses, en este sistema los niveles de concentración de fósforo total medidos ocasionan una sobrevaloración del estado trófico del agua con respecto al resto de parámetros, si nos basamos en la clasificación del grado de eutrofia de lagos y embalses propuesta por la *OECD* (1982).

Capítulo 5

Estructura de la comunidad de zooplancton: diversidad

En este capítulo se tratan los descriptores de la comunidad del zooplancton relativos a la riqueza específica y la diversidad ecológica, excluyendo a aquellas poblaciones de carácter más bentónico encontradas en el plancton. Tanto la riqueza como la diversidad se analizan con dos objetivos: i) encontrar los factores de control o estructuradores de la diversidad en la comunidad, y ii) evaluar la relevancia que puede tener la ubicación de los embalses sobre la riqueza específica y la composición faunística. Se pretende que los resultados aquí obtenidos no sólo aporten conocimiento sobre la estructura del zooplancton en estos ecosistemas en concreto, sino que también permitan su discusión en el marco de algunas relaciones debatidas actualmente por la Ecología, como son: producción y riqueza, alfa y beta diversidad, distribución explicada por la escala local o la regional.

1. CARACTERIZACIÓN DE LA COMUNIDAD DE ZOOPLANCTON (ROTIFERA, CLADOCERA Y COPEPODA)

1.1. Riqueza específica

Como se vio en el capítulo 3, se encontraron en total 90 taxones de zooplancton: 64 del grupo Rotifera, 21 del grupo Cladocera y 5 del grupo Copepoda. La riqueza de zooplancton, y en particular la de rotíferos y microcrustáceos, ha fluctuado mucho a lo largo del periodo de estudio en los distintos embalses (Fig. 5.1.A). El mayor número de especies coexistentes (27 poblaciones) se encontró en el embalse de Loriguilla en el invierno de 2008; y el menor valor de riqueza específica (8 poblaciones) se dio en el embalse de Tibi, en el verano de 2007. El embalse que presentó mayor variación de la riqueza entre sus muestras fue Tous, con un mínimo de 11 (invierno de 2007) y un máximo de 23 (verano de 2009). Los embalses que mostraron una menor variación durante el periodo de estudio fueron aquellos que tuvieron una riqueza más baja (Bellús, Beniarrés y Tibi).

Considerando sólo la riqueza de las especies de rotíferos (Fig. 5.1.B), se observa que la mayor riqueza ocurrió también en el embalse de Loriguilla (invierno de 2008) cuando se encontraron 17 especies de rotíferos; y las menores riquezas se dieron en el invierno de 2007 en los embalses de Escalona, Tous y Guadalest, con sólo 5 especies encontradas. La riqueza de microcrustáceos es mucho menor que la de rotíferos. La mayor riqueza encontrada, al igual que sucedió para los rotíferos y zooplancton en general, se dio en el embalse de Loriguilla (invierno de 2008) cuando se observaron 10 especies de microcrustáceos; y las menores riquezas se encontraron en el embalse de Tibi (veranos de 2006 y 2007), con sólo 1 especie (un copépodo y ningún cladóceros).

No se observa un patrón temporal definido en el que la riqueza de zooplancton haya aumentado o disminuido a lo largo del periodo de estudio. Los veranos de 2008 y 2009 son los periodos de muestreo en los que se han encontrado riquezas más elevadas en la mayoría de los muestreos (en el 60% de los embalses). Haciendo un análisis de los resultados por sistemas, llama la atención que en el sistema Júcar siempre haya sido en verano cuando se ha encontrado la mayor riqueza del periodo de estudio (Fig. 5.2).

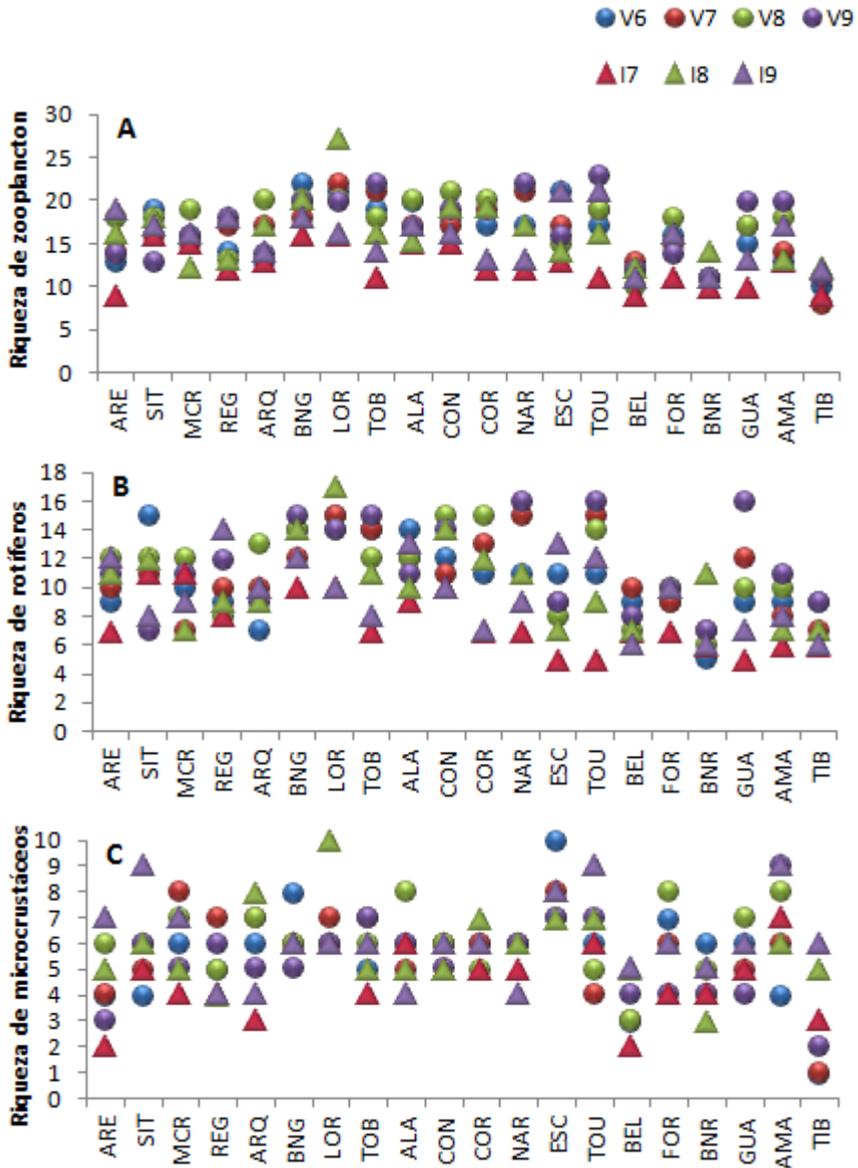


Figura 5.1. Riqueza (número de especies) de zooplancton (A), rotíferos (B) y microcrustáceos (C) en cada año (6 = 2006, 7 = 2007, 8 = 2008 y 9 = 2009), periodo de muestreo (V: verano, I: invierno) y embalse (las abreviaturas, como en el Anexo 3).

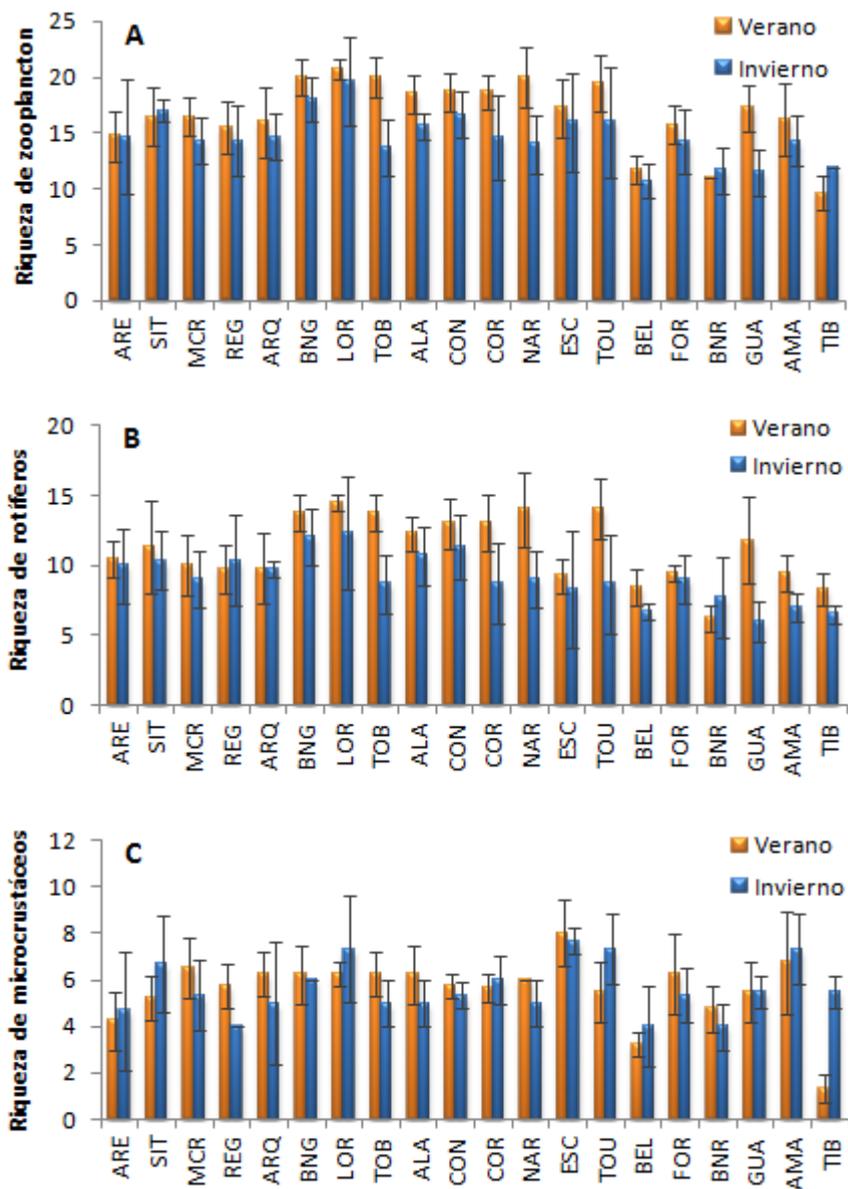


Figura 5.2. Promedio de la riqueza (número de especies) del zooplancton (A), rotíferos (B) y microcrustáceos (C) durante los veranos y los inviernos por separado en los diferentes embalses (las abreviaturas, como en el Anexo 3). Las barras de error corresponden al error estándar.

En general, el promedio de la riqueza específica de zooplancton por embalse en los veranos es superior a la de los inviernos (Fig. 5.2), sólo en tres embalses (Sitjar, Beniarrés y Tibi) el promedio de la riqueza fue mayor en invierno que en verano. Analizando el cambio de riqueza de los inviernos en promedio con respecto a su verano anterior y de los veranos con respecto a su invierno anterior (Fig. 5.3), observamos una diferencia estadísticamente significativa ($p < 0,001$) entre los cambios estacionales: crecimiento de invierno a verano (aumento del 16% del número de especies), y decrecimiento de verano a invierno (disminución del 12% del número de especies).

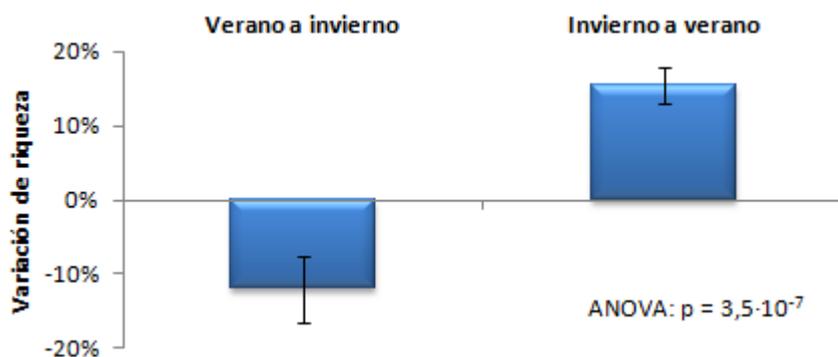


Figura 5.3. Variación en la riqueza específica del zooplancton promediada en los distintos embalses, al pasar de un verano al siguiente invierno y viceversa. La barra de error indica el error estándar.

Este patrón no es igual para los rotíferos que para los microcrustáceos, ya que en el caso de los primeros (Fig. 5.2.B) sólo en dos embalses (Regajo y Beniarrés) el promedio de la riqueza fue mayor en invierno, mientras que los microcrustáceos (Fig. 5.2.C) resultaron en promedio más diversos en invierno en un 45% de los embalses.

Los promedios de la riqueza zooplanctónica en verano fluctuaron entre las 21 y las 10 especies; y en invierno, entre 20 y 11 especies. El embalse que presentó mayor riqueza estacional de especies en promedio fue Loriguilla (en verano) con un valor de $20,8 \pm 1,0$ especies, y la menor riqueza promedio se encontró en Tibi, con $9,7 \pm 1,5$.

En cuanto a la riqueza acumulada de especies en los distintos embalses (Fig. 5.4.A), es decir, el número total de especies que se ha encontrado en cada embalse considerando todo el periodo de estudio, destacan el embalse de Tous y Escalona (del sistema Júcar) y el embalse de Loriguilla (del sistema Turia), como los que presentan un mayor número de especies, con 42, 39 y 40 especies, respectivamente. Y dos de los embalses del sistema sur, Beniarrés y Tibi, son los de menor riqueza acumulada, con 25 y 27 especies, respetivamente. Estudiando esta riqueza acumulada por sistemas (Fig. 5.4.B), observamos que la biodiversidad en el sistema Júcar es superior a la del resto, con 78 especies encontradas durante todo el periodo de estudio, mientras que el sistema Turia es el que menor número de especies ha acumulado, sólo 46; los sistemas del Mijares y Sur presentaron, respectivamente, 53 y 54 especies.

Como el número de embalses es diferente, para poder realizar una comparación más equitativa podemos dividir el número de especies por embalse, eso nos da un valor de 15,3 especies (por embalse) en el sistema Turia, de 13,5 en el Sur de 13,25 en el Mijares y de 8,7 en el Júcar. Por último, en lo que respecta a la riqueza acumulada entre embalses en cada estación (Fig. 5.4.C) se observa un incremento continuado no fluctuante de 39 a 59 especies zooplanctónicas desde el invierno de 2007 al año 2009 (verano e invierno), salvedad hecha del comienzo de este estudio, en el verano de 2006.

El test *post hoc* de Bonferroni de comparaciones múltiples para analizar las diferencias del promedio de la riqueza de zooplancton entre los diferentes embalses destaca como significativamente diferentes los embalses de Bellús, Beniarrés y Tibi respecto a la mayoría de los embalses restantes (Tabla 5.1). Tibi muestra una riqueza media significativamente menor que la mitad (53%) de los embalses restantes. Los embalses de Bellús y Beniarrés también presentan una riqueza media significativamente menor que algunos de los embalses restantes (32%). Loriguilla, Benagéber, Tous, Contreras, Alarcón y La Toba fueron, por ese orden, los que mayores diferencias tuvieron con los tres citados más arriba.

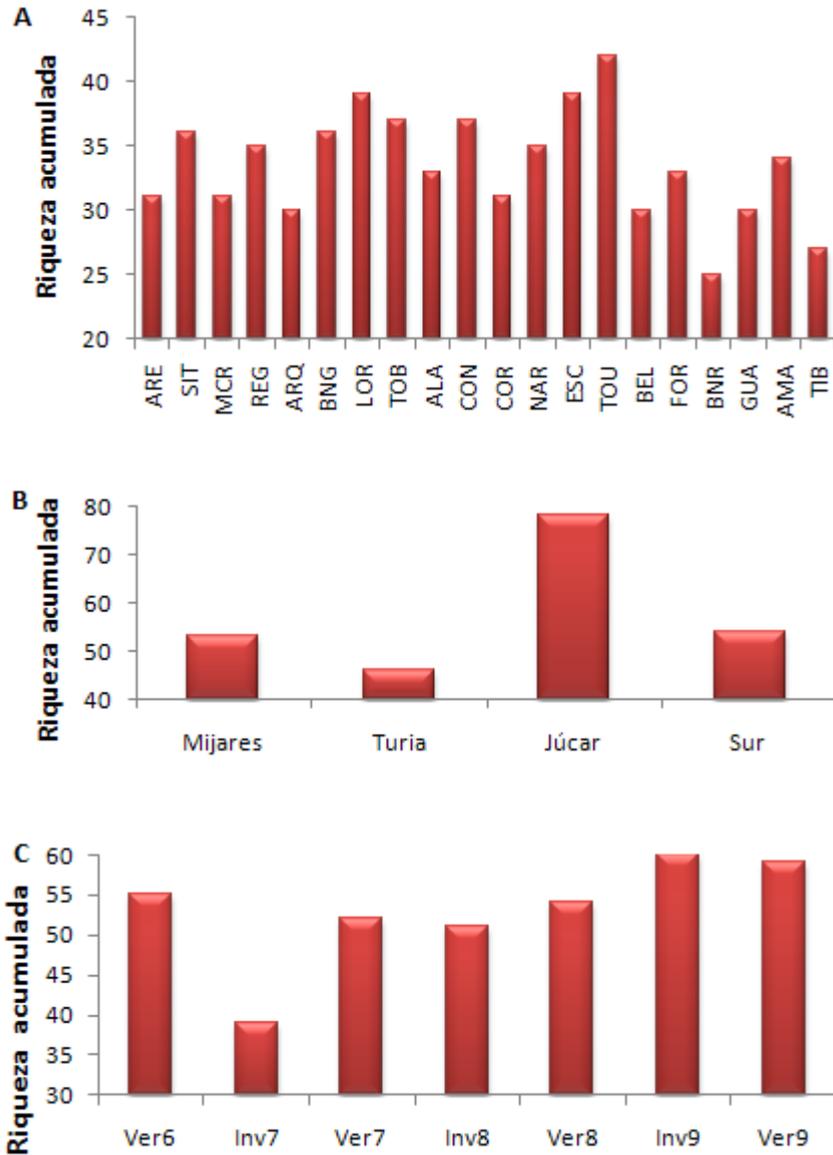


Figura 5.4. Riqueza de especies de zooplancton. (A) Riqueza acumulada de especies en los distintos embalses a lo largo del periodo de estudio. (B) Riqueza acumulada de especies en los distintos sistemas. (C) Riqueza acumulada entre todos los embalses en cada periodo de muestreo (las abreviaturas, como en el Anexo 3).

Tabla 5.1. Análisis de comparaciones múltiples (test *post hoc* de Bonferroni) de las riquezas promedio de especies zooplanctónicas para los diferentes embalses. Se muestra la diferencia de riqueza que hay entre los embalses mostrados en filas frente a los de las columnas. Sólo se muestran los resultados estadísticamente significativos ($p < 0,05$). Abreviaturas, como en el Anexo 3.

| | | ALA | BNG | CON | COR | ESC | LOR | NAR | SIT | TOB | TOU |
|-----|-----|-------|-------|-------|------|------|-------|------|------|-------|-------|
| BEL | Dif | -6,0 | -7,9 | -6,6 | | | -9,0 | | | -6,0 | -6,7 |
| | Sig | 0,02 | <0,01 | 0,01 | | | <0,01 | | | 0,02 | <0,01 |
| BNR | Dif | -6,0 | -7,9 | -6,6 | | | -9,0 | | | -6,0 | -6,7 |
| | Sig | 0,02 | <0,01 | 0,01 | | | <0,01 | | | 0,02 | <0,01 |
| TIB | Dif | -7,0 | -8,8 | -7,5 | -6,3 | -6,4 | -10 | -6,7 | -6,4 | -7,0 | -7,7 |
| | Sig | <0,01 | <0,01 | <0,01 | 0,03 | 0,02 | <0,01 | 0,01 | 0,02 | <0,01 | <0,01 |

1.2. Diversidad y equitatividad

La diversidad ecológica, medida con el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H), obtenida a partir de la densidad de todo el zooplancton, y de los rotíferos y de los microcrustáceos por separado, ha fluctuado mucho a lo largo del periodo de estudio en los distintos embalses (Fig. 5.5.A). El embalse que presentó mayor variación fue La Toba, y los que mantuvieron una diversidad más constante fueron Tous, Cortes, Forata y M^a Cristina. La mayor diversidad de todo el zooplancton fue de 2,6 bits y se dio en Tous (verano de 2008) y Naranjero (verano de 2009), seguido de los 2,5 bits del zooplancton en Contreras (veranos de 2007 y 2008). Los valores más bajos de este índice fueron de 0,2 y 0,4 bits y se dieron en Tibi (invierno de 2008) y La Toba (también en el invierno de 2008), respectivamente.

El mayor valor de H de las especies de rotíferos (Fig. 5.5.B) fue de 2,3 en los embalses de Tous (verano 2008) y Naranjero (verano 2007), y los valores más bajos fueron 0,2 bits en Tibi (invierno de 2008), seguido de 0,5 bits en Bellús (invierno 2007). La diversidad de rotíferos es en general mayor que la de microcrustáceos. La mayor diversidad de microcrustáceos (2,0 bits) se obtuvo en Arquillo de San Blas (invierno de 2008), seguida de los 1,7 bits en Escalona (invierno de 2009). La menor diversidad se dio en el embalse de Tibi (verano de 2006 y 2007) cuando no se encontraron microcrustáceos en la muestra, y los muestreos de invierno de 2007 y verano de 2009, son los siguientes valores más bajos de diversidad, con 0,13 y 0,17 bits, respectivamente.

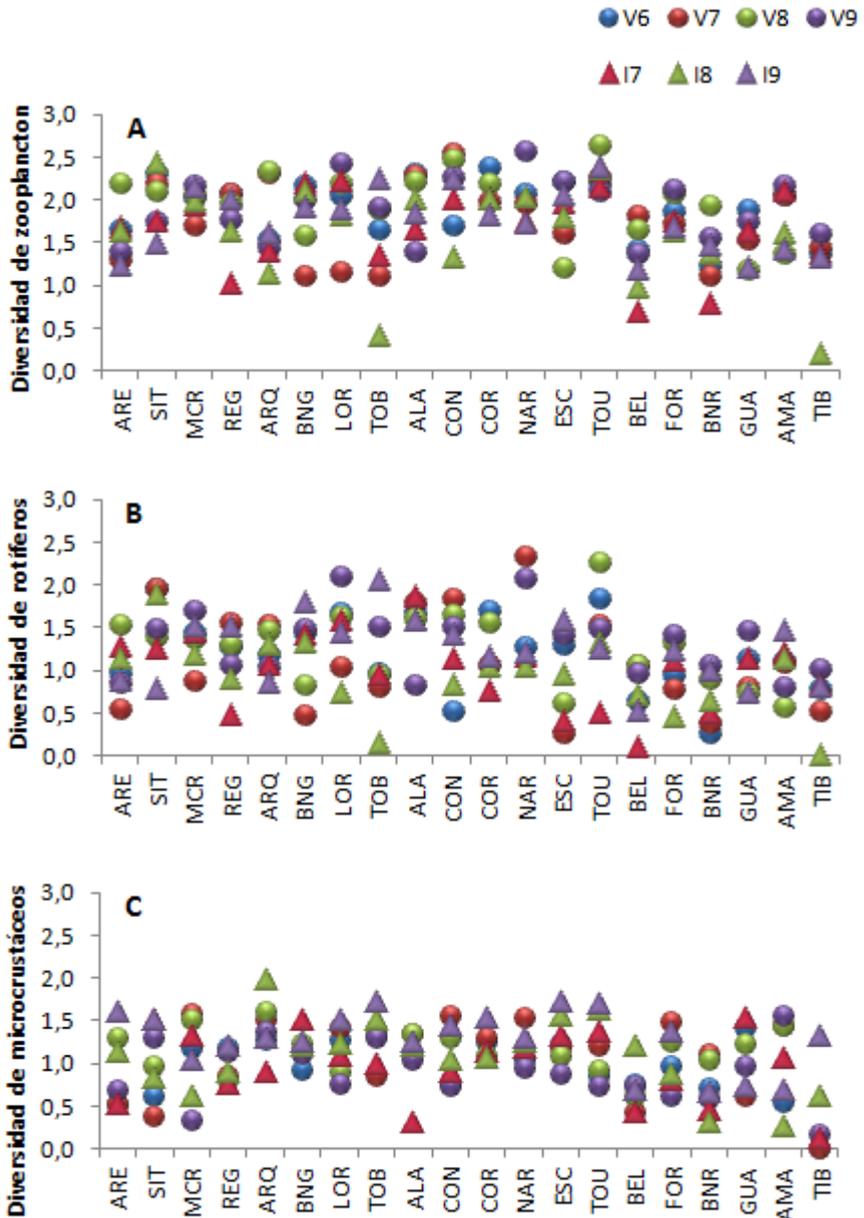


Figura 5.5. Diversidad (índice de Shannon-Wiener) del zooplancton (A), rotíferos (B) y microcrustáceos (C) en cada periodo de muestreo (V: verano, I: invierno), año y embalse (las abreviaturas, como en el Anexo 3).

Otras medidas de la diversidad, como el índice de Simpson, menos sensible a las especies escasas, y el de Margalef, relativo a la abundancia total de zooplancton (explicados en el capítulo de Material y Métodos) se han calculado también para permitir futuras comparaciones con los resultados de otros autores y para destacar la bonanza o sensibilidad de estos diferentes índices a los factores ambientales; los resultados se pueden observar en la figura 5.6. Además, los tres índices (Shannon-Wiener, Simpson y Margalef) han sido calculados también en función de los valores de biomasa de las poblaciones de zooplancton.

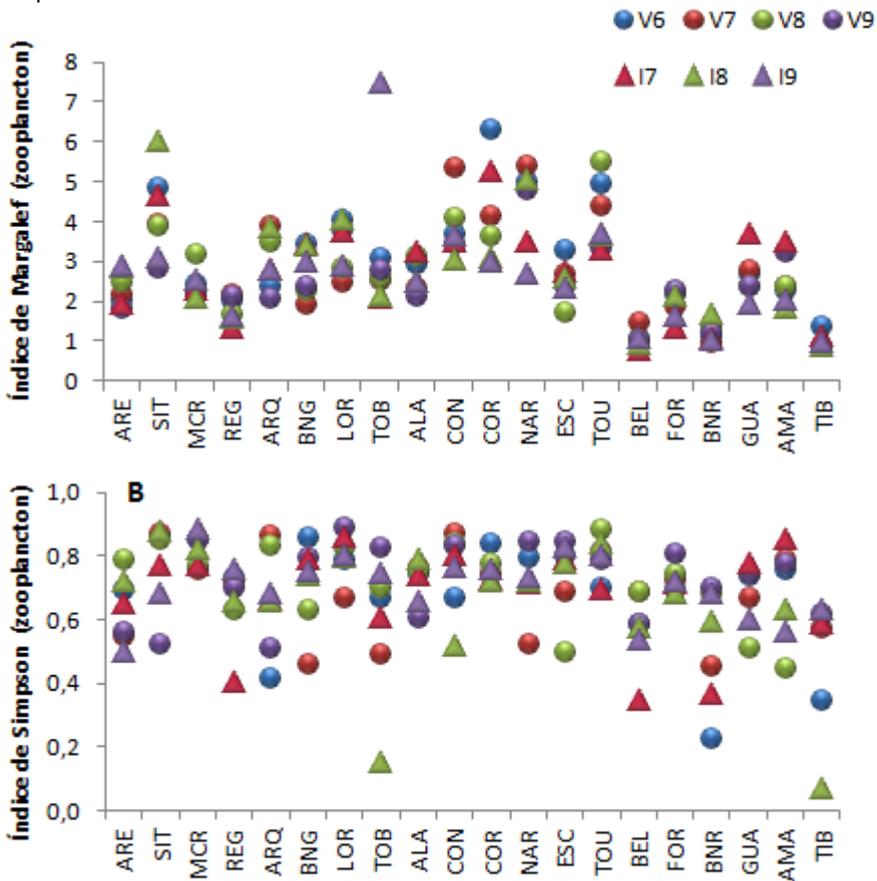


Figura 5.6 Índice de diversidad de Margalef (A) e Índice de diversidad de Simpson (B) calculados en base a la densidad de zooplancton en cada periodo de muestreo (V: verano, I: invierno), año y embalse (las abreviaturas, como en el Anexo 3).

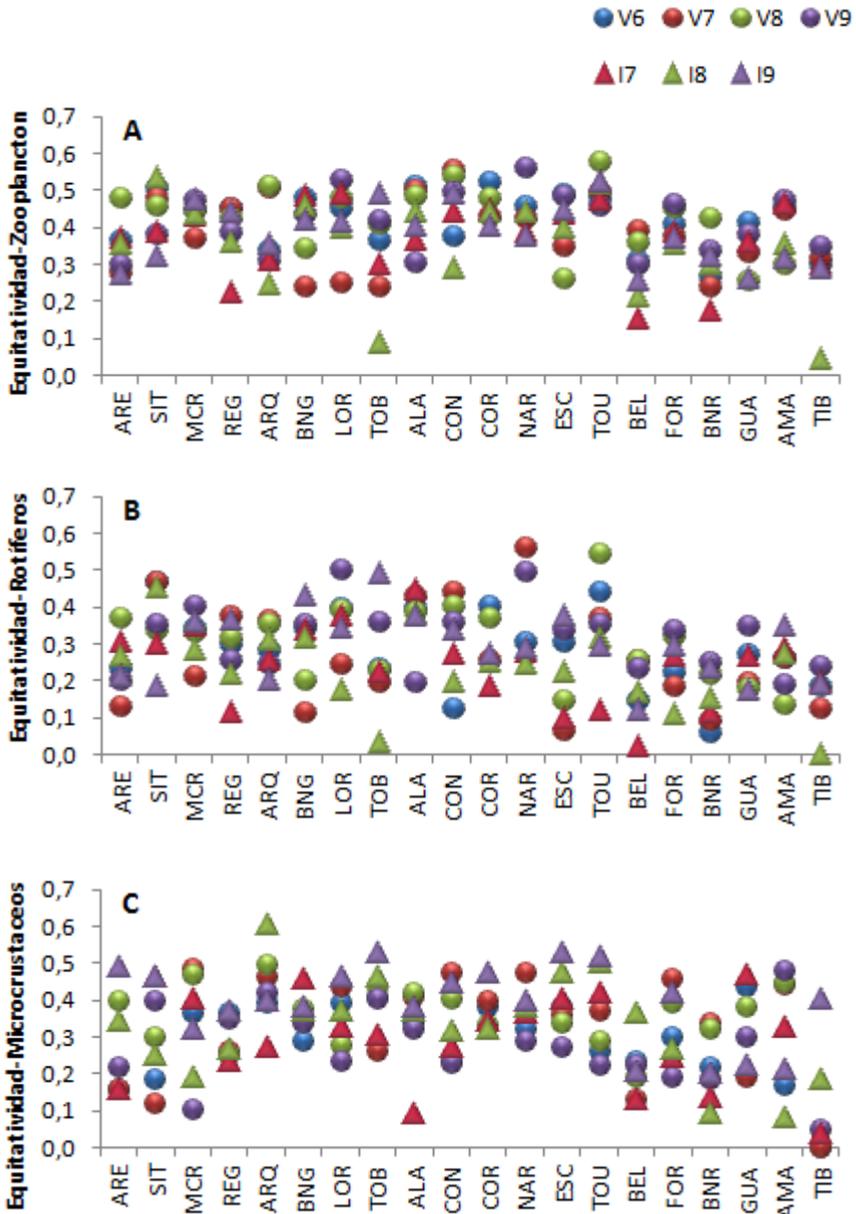


Figura 5.7. Equitatividad del zooplancton (A), de rotíferos (B) y de microcrustáceos (C) en cada periodo de muestreo (V: verano, I: invierno), año y embalse (las abreviaturas, como en el Anexo 3).

La equitatividad (J) mide cuán equitativa es la distribución de individuos en las distintas especies (oscila entre 0 y 1; si es 1, tenemos la máxima diversidad potencial, es decir, que todas las especies tienen el mismo número de individuos, valores bajos indican un reparto poco equitativo), se obtuvo a partir del índice de diversidad de Shannon-Wiener y presentó valores entre 0,04 (Tibi, invierno de 2008) y 0,6 (Tous, verano de 2008) (Fig. 5.7.A).

La equitatividad obtenida sólo a partir de las especies de rotíferos presentó valores entre 0,01 (Tibi, invierno de 2008) y 0,6 (Naranjero, verano de 2007) (Fig. 5.7.B). Por último, la equitatividad estimada sólo con las especies de microcrustáceos tuvo valores entre 0,04 (Tibi, invierno de 2007) y 0,6 (Arquillo de San Blas, invierno de 2008) (Fig. 5.7.C).

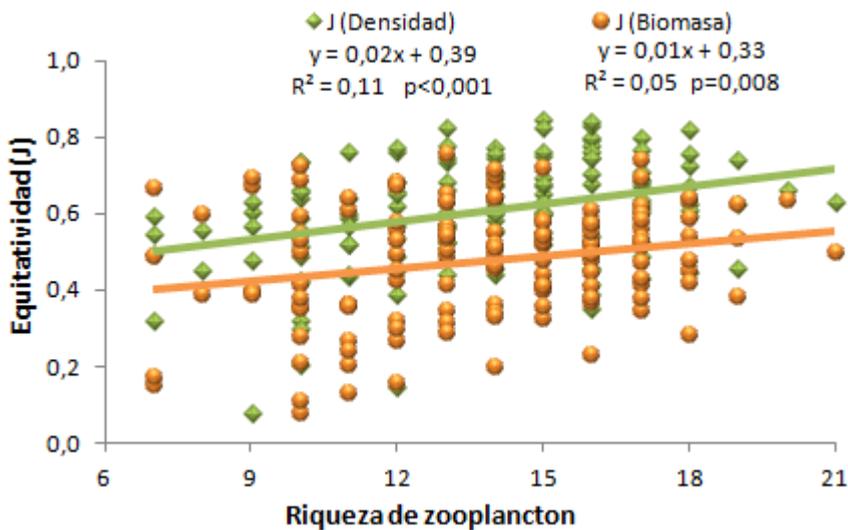


Figura 5.8. Relación entre la riqueza de especies y la equitatividad para cada muestra del estudio. La equitatividad está calculada a partir tanto de la densidad (verde) como de la biomasa (naranja). Se incluyen la ecuación de la recta del ajuste lineal para cada una de ellas, así como los valores de R^2 y de significación (p).

En la figura 5.8 se puede observar la relación entre la riqueza de especies y la equitatividad para cada muestra (todos los embalses y periodos de estudio). Teniendo en mente que es una relación del todo y la parte, resulta interesante que ambas variables covaríen positiva y significativamente

($p < 0,001$), indicando que los embalses más ricos en especies, tienen además un mejor reparto de la densidad entre las mismas.

Algo menor es la varianza explicada por la riqueza y la equitatividad calculada sobre los datos de biomasa, aunque esta relación también sea estadísticamente significativa ($p = 0,008$; Fig. 5.8).

En la figura 5.9 podemos observar la relación entre la riqueza de especies y la abundancia para cada muestra (todos los embalses y periodos de estudio), tanto para valores de densidad como de biomasa, ambos transformados logarítmicamente. La riqueza de especies está relacionada negativa y significativamente con la densidad y la biomasa de especies de zooplancton, lo que quiere decir que los embalses con mayor abundancia de zooplancton tienen menor riqueza de especies, pero estas relaciones, aunque significativas estadísticamente, explican muy poca varianza.

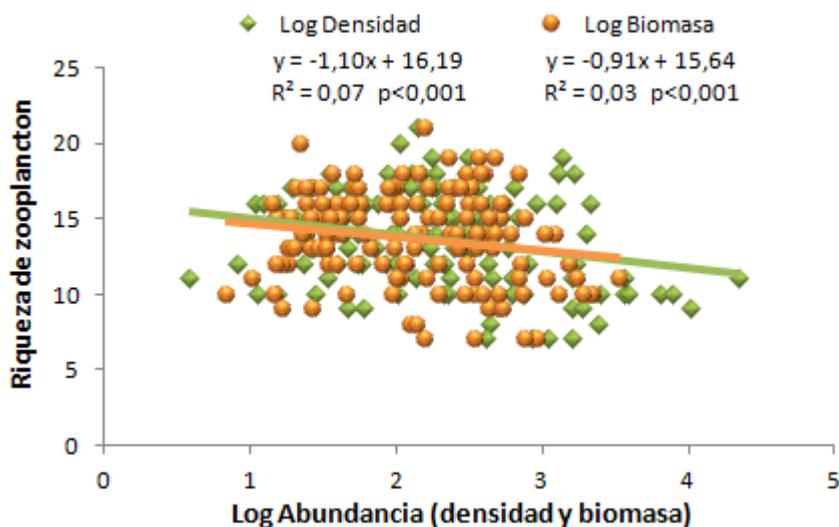


Figura 5.9. Relación entre la riqueza de especies y la abundancia de zooplancton, densidad y biomasa, transformadas logarítmicamente, para cada muestra del estudio. Se incluyen la ecuación de la recta del ajuste lineal para cada una de ellas, los valores de R^2 y la significación (p).

2. DIVERSIDAD vs. FACTORES AMBIENTALES LOCALES

Para estudiar qué factores ambientales locales covarían con la diversidad, se realizaron análisis de correlaciones múltiples entre ellos y, además, se calcularon sus ajustes lineales con el objetivo de obtener un modelo predictivo de la riqueza (y diversidad) en relación con las variables ambientales observadas. Las variables ambientales se describen en el capítulo 2; los descriptores de diversidad de la estructura aquí utilizados han sido: la riqueza de zooplancton, la dominancia de especies, la equitatividad y la diversidad según los índices de Shannon-Wiener, Simpson y Margalef, estos últimos calculados a partir de la densidad y de la biomasa de zooplancton.

Los valores de riqueza se correlacionaron significativamente con una gran parte de las variables ambientales medidas. En las siguientes tablas se muestran los resultados obtenidos en los análisis de correlación de Spearman (no paramétrico); también se ha querido prestar especial atención a la corrección de Bonferroni aplicada a los tests de correlaciones (Miller, 1981).

Tabla 5.2. Análisis de correlaciones múltiples (rho de Spearman y valor de p) de la latitud frente a los descriptores de diversidad calculados a partir de la densidad (Dens) y la biomasa (Biom) de zooplancton. Sólo se muestran los resultados significativos estadísticamente ($p < 0,01$). α' (Bonferroni) = 0,006.

| | Latitud | | | | | | | | | |
|-----|---------|---------------|------|---------|------|---------|------|----------|--------|--|
| | Riqueza | Equitatividad | | Simpson | | Shannon | | Margalef | | |
| | | Dens | Biom | Dens | Biom | Dens | Biom | Dens | Biom | |
| Rho | -0,35 | -0,23 | | -0,30 | | -0,30 | | -0,33 | -0,31 | |
| p | <0,0001 | 0,0077 | | 0,0003 | | 0,0003 | | 0,0001 | 0,0002 | |

Entre la riqueza de zooplancton y la situación geográfica de los embalses (latitud y altitud en la tabla 5.2) se observó una correlación significativa con la latitud: se da una mayor riqueza específica y diversidad en embalses de latitudes más bajas, a la vez que menor dominancia y mayor equitatividad (en biomasa). En la figura 5.10 se muestran los ajustes lineales de la riqueza y dominancia de especies del zooplancton frente a la latitud. La varianza explicada (R^2) en ambos casos está en torno al 8%.

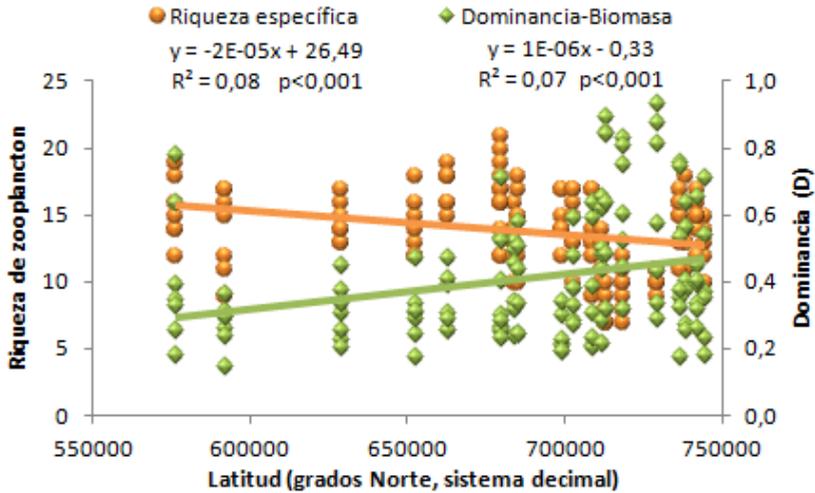


Figura 5.10. Regresión lineal de la latitud frente a la riqueza específica y dominancia del zooplancton presente. Se muestran las ecuaciones de la recta, el valor de R^2 y la significación.

El siguiente grupo de variables ambientales son descriptoras del tamaño del ecosistema (área inundable, capacidad máxima de embalse, volumen embalsado y profundidad de la columna del agua en la zona de la presa). Los resultados muestran un efecto muy débil de estas variables en la estructura de la comunidad de zooplancton.

Tabla 5.3. Análisis de correlaciones múltiples (rho de Spearman y valor de p) del área del embalse frente a los descriptores de diversidad. Sólo se muestran los resultados significativos estadísticamente ($p < 0,01$). α' (Bonferroni) = 0,006.

| | Área del embalse | | | | | | | | | |
|-----|------------------|---------------|--------|---------|--------|---------|------|----------|------|--|
| | Riqueza | Equitatividad | | Simpson | | Shannon | | Margalef | | |
| | | Dens | Biom | Dens | Biom | Dens | Biom | Dens | Biom | |
| Rho | 0,32 | 0,19 | 0,24 | 0,27 | 0,28 | | | | | |
| p | 0,0001 | 0,003 | 0,0051 | 0,0016 | 0,0009 | | | | | |

En la tabla 5.3 se muestran las correlaciones entre el área inundable del embalse frente a la riqueza, dominancia, equitatividad y diversidad de zooplancton. En primer lugar hay una correlación estadísticamente significativa ($p = 0,00014$) y positiva entre la riqueza y el área del embalse, es decir, a mayor

área inundable, mayor riqueza de especies. Con el resto de descriptores de la estructura del zooplancton el área muestra resultados significativos ($p < 0,01$) a partir de las medidas de densidad, de modo que en los embalses de mayor superficie se observó menor dominancia y mayor diversidad de zooplancton.

Las demás medidas del tamaño del embalse (capacidad máxima, volumen embalsado y profundidad en el punto de muestreo) sólo resultaron correlacionadas estadísticamente con la riqueza y el índice de diversidad de Margalef (Tabla 5.4). Cabe destacar la buena correlación encontrada entre la profundidad y el índice de Margalef, tanto en densidad como en biomasa, con valores de probabilidad muy bajos y elevados coeficientes de correlación de Spearman. En la figura 5.11 se muestran las regresiones lineales de la riqueza específica frente al área, el volumen y la capacidad máxima del embalse, todos ellos transformados logarítmicamente para reducir el efecto de la desviación de la distribución normal. La varianza explicada (R^2) también está entre el 7 y el 11%.

Tabla 5.4. Análisis de correlaciones múltiples (rho de Spearman y valor de p) de tres variables del tamaño del sistema (capacidad máxima, volumen y profundidad) frente a los descriptores de diversidad. α' (Bonferroni) = 0,006.

| | Capacidad máxima | | | Volúmen | | | Profundidad | | |
|-----|------------------|----------|--------|---------|----------|---------|-------------|----------|---------|
| | Riqueza | Margalef | | Riqueza | Margalef | | Riqueza | Margalef | |
| | | Dens | Biom | | Dens | Biom | | Dens | Biom |
| Rho | 0,35 | 0,28 | 0,25 | 0,27 | 0,38 | 0,39 | 0,23 | 0,47 | 0,57 |
| p | 0,0001 | 0,0024 | 0,0066 | 0,0035 | <0,0001 | <0,0001 | 0,0123 | <0,0001 | <0,0001 |

Las relaciones de la diversidad con las condiciones de los embalse (temperatura, conductividad, pH, concentración de oxígeno disuelto y edad) se resumen en la tabla 5.5 y la figura 5.12. Ni la conductividad ni la temperatura resultan correlacionadas con ninguno de los descriptores de diversidad utilizados (riqueza, dominancia, equitatividad y diversidad). La edad del embalse (años desde su creación) sólo está correlacionada significativamente con el índice de Margalef (en densidad y biomasa), mostrando que a mayor edad del embalse hay una menor diversidad. El oxígeno disuelto está correlacionado con la riqueza ($p = 2 \cdot 10^{-6}$), habiendo mayor riqueza específica cuando menor oxígeno disuelto se encuentra.

Por último, dentro de las condiciones del embalse, aparece el pH correlacionado significativamente con varios de los indicadores estudiados de diversidad (Tabla 5.5): a mayor pH se observa una mayor dominancia, menor riqueza y diversidad (para los tres índices estudiados) y menor equitatividad (cálculo sobre H).

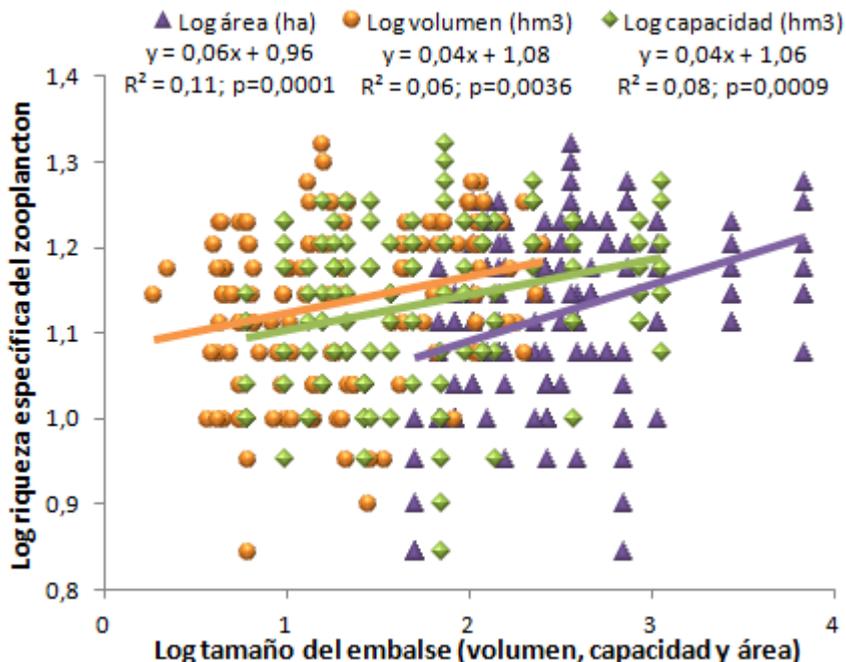


Figura 5.11. Regresión lineal entre la riqueza de zooplancton y el área (púrpura), volumen (naranja) y capacidad máxima del embalse (verde). Variables transformadas logarítmicamente. Se muestran las ecuaciones de la recta, el valor del R^2 y el valor de p.

Tabla 5.5. Análisis de correlaciones múltiples (rho de Spearman y valor de p) del pH frente a los descriptores de diversidad. Sólo se muestran los resultados significativos estadísticamente ($p < 0,01$). α' (Bonferroni) = 0,006.

| | PH | | | | | | | | | |
|-----|---------|---------------|------|---------|------|---------|------|----------|--------|--|
| | Riqueza | Equitatividad | | Simpson | | Shannon | | Margalef | | |
| | | Dens | Biom | Dens | Biom | Dens | Biom | Dens | Biom | |
| Rho | -0,42 | -0,31 | | -0,38 | | -0,40 | | -0,31 | -0,31 | |
| p | <0,0001 | 0,0003 | | <0,0001 | | <0,0001 | | 0,0002 | 0,0003 | |

En la figura 5.12 se ofrecen los ajustes lineales de la riqueza específica frente a la concentración de oxígeno y el pH del agua. La varianza explicada es mayor a las anteriormente encontradas, del 17 y el 14%, respectivamente.

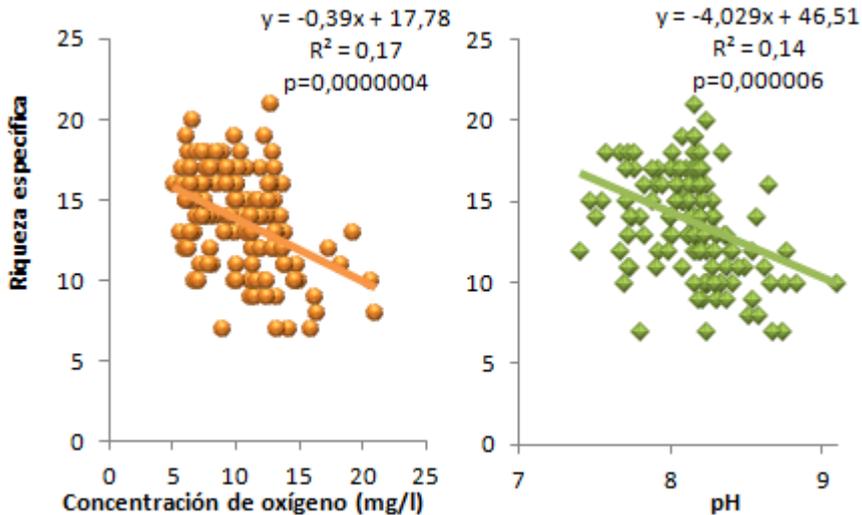


Figura 5.12. Regresión lineal entre la riqueza de especies de zooplancton y la concentración de oxígeno disuelto (naranja) y el pH del agua (verde). Se muestran las ecuaciones de la recta, el valor de R^2 y significación (p).

El siguiente grupo de variables analizadas fueron las concentraciones de los principales nutrientes relacionados con la producción primaria planctónica, esto es, las diferentes formas del nitrógeno y el fósforo (nitratos, nitrógeno Kjeldahl, nitrógeno total, fosfatos y fósforo total). Algunas de estas variables se correlacionaron con la riqueza, la dominancia, la equitatividad y la diversidad del zooplancton (Tabla 5.6, Fig. 5.13).

En cuanto a las formas del fósforo, tanto el fósforo total como el ortofosfato (soluble) se encuentran correlacionados negativa y significativamente con la riqueza del zooplancton y con el índice de diversidad de Margalef (densidad y biomasa). El ortofosfato también está correlacionado con la dominancia y los otros índices de diversidad, aunque solamente si estos fueron calculados usando la biomasa zooplanctónica. Los resultados de las formas del fósforo muestran que a mayor concentración de este nutriente, se da una menor riqueza y diversidad del zooplancton.

En la figura 5.13 se representa la relación inversa entre el fósforo (total y soluble) y la riqueza específica, La varianza explicada (R^2) de ambas fue del 15%.

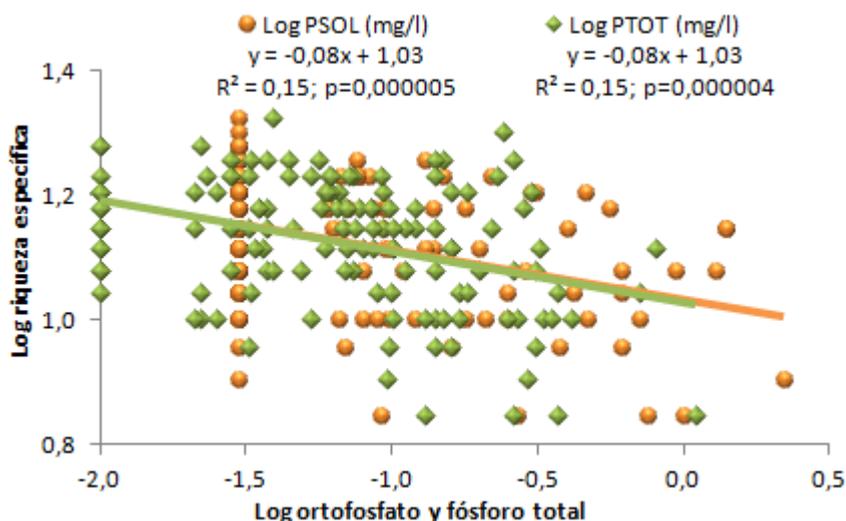


Figura 5.13. Regresión lineal entre el logaritmo de la riqueza específica de zooplancton y los logaritmos de las concentraciones de fósforo total (mg/l, verde) y fosfatos (mg/l, naranja). Se muestran las ecuaciones de las rectas, el valor del R^2 y la significación (p). Nótese que los ejes X-Y no se cruzan en el 0.

Tabla 5.6. Análisis de correlaciones múltiples (rho de Spearman y valor de p) de algunos nutrientes (PTOT=Fósforo total, PSOL= ortofosfato y NKJE=Nitrógeno Kjeldahl) frente a los descriptores de diversidad. Sólo se muestran los resultados significativos estadísticamente ($p < 0,01$). Para cada nutriente, α' (Bonferroni) = 0,006.

| | | Riqueza | Simpson | | Shannon | | Margalef | |
|------|-----|---------|---------|-------|---------|-------|----------|---------|
| | | | Dens | Biom | Dens | Biom | Dens | Biom |
| PTOT | Rho | -0,36 | | | | -0,28 | -0,30 | |
| | p | <0,0001 | | | | 0,001 | 0,0005 | |
| PSOL | Rho | -0,32 | | -0,23 | | -0,23 | -0,24 | |
| | p | 0,0002 | | 0,006 | | 0,008 | 0,006 | |
| NKJE | Rho | -0,38 | | | -0,25 | -0,21 | -0,42 | -0,44 |
| | p | <0,0001 | | | 0,0032 | 0,012 | <0,0001 | <0,0001 |

Y en cuanto a las formas del nitrógeno analizadas, sólo el nitrógeno Kjeldahl muestra correlaciones significativas a nivel de 0,05. El nitrógeno Kjeldahl también está correlacionado inversamente con la riqueza, con los índices de diversidad de Margalef (en densidad y biomasa) y Shannon-Wiener (densidad). De modo que a mayor concentración de nitrógeno, menor riqueza y diversidad de zooplancton se da en los embalses.

Por último, las variables indicadoras de la producción primaria son las que mejor se relacionaron con los descriptores de diversidad (Tabla 5.7, Fig. 5.14). Las variables estudiadas fueron: la concentración de clorofila *a* (analizada por extracción en el laboratorio), la biomasa de fitoplancton, las medidas de la sonda multiparamétrica de las algas verdes y concentración de clorofila *a* (máximos y medias de toda la columna de agua), la profundidad de visión del disco de Secchi y la turbidez medida a partir de la sonda. La mayoría de ellas se correlacionaron negativa y significativamente ($p < 0,01$), tanto con la riqueza como con los diferentes índices de equitatividad y diversidad del zooplancton, y positivamente con la dominancia. La profundidad del disco de Secchi, ya que es una medida de la transparencia, se correlaciona en modo inverso a las demás medidas de producción.

Tanto la concentración de clorofila *a* (obtenida a partir de análisis en laboratorio) como la biomasa de fitoplancton (a partir de los recuentos de fitoplancton) muestran un alto grado de correlación negativa con el índice de diversidad de Margalef (coeficiente de correlación de Spearman = 0,6). Las medidas de concentración de clorofila *a* también están negativamente correlacionadas con la riqueza de especies; el índice de Shannon-Wiener (en densidad) y la biomasa de fitoplancton, con todos los índices calculados a partir de la densidad, aunque no con los calculados utilizando la biomasa zooplanctónica (Tabla 5.7).

En cuanto a las medidas indicadoras de la producción primaria tomadas con la sonda multiparamétrica de toda la columna de agua: densidad de algas verdes máxima y media (AVMX y AVMD) y concentración de clorofila *a* máxima y media (CLMX y CLMD), todas ellas muestran correlaciones estadísticamente significativas y negativas con la riqueza específica de zooplancton. La concentración de clorofila *a* está correlacionada con la dominancia, la equitatividad y los índices de diversidad de Simpson y Shannon-Wiener

calculados sobre la densidad. Mientras que la concentración de algas verdes se correlaciona por igual en densidad y biomasa con estas variables.

Tabla 5.7. Análisis de correlaciones múltiples (rho de Spearman y valor de p) de las variables indicadoras de la producción primaria frente a los descriptores de diversidad. Sólo se muestran los resultados estadísticamente significativos ($p < 0,01$). Las abreviaturas, como en el Anexo 3. Para cada variable, α' (Bonferroni) = 0,006.

| | | Riqueza | | Equitatividad | | Simpson | | Shannon | | Margalef | |
|-------------|-----|---------|-------|---------------|------|---------|-------|---------|--------|----------|--------|
| | | Dens | Biom | Dens | Biom | Dens | Biom | Dens | Biom | Dens | Biom |
| CHLA | Rho | -0,5 | | | | | | -0,26 | | -0,56 | -0,56 |
| | p | <0,001 | | | | | | 0,003 | | <0,001 | <0,001 |
| BFIT | Rho | | | -0,30 | | -0,27 | | -0,31 | | -0,62 | -0,58 |
| | p | | | <0,001 | | <0,002 | | <0,001 | | <0,001 | <0,001 |
| CLMX | Rho | -0,46 | | | | -0,26 | | -0,32 | | -0,60 | -0,58 |
| | p | <0,001 | | | | 0,002 | | <0,001 | | <0,001 | <0,001 |
| CLMD | Rho | -0,54 | | | | -0,27 | | -0,33 | | -0,63 | -0,63 |
| | p | <0,001 | | | | 0,002 | | <0,001 | | <0,001 | <0,001 |
| AVMX | Rho | -0,46 | -0,27 | | | -0,29 | -0,25 | -0,36 | -0,28 | -0,62 | -0,61 |
| | p | <0,001 | 0,002 | | | <0,001 | 0,004 | <0,001 | 0,001 | <0,001 | <0,001 |
| AVMD | Rho | -0,50 | -0,26 | | | -0,29 | -0,24 | -0,37 | -0,29 | -0,69 | -0,70 |
| | p | <0,001 | 0,002 | | | <0,001 | 0,005 | <0,001 | 0,001 | <0,001 | <0,001 |
| DS | Rho | 0,45 | 0,28 | | | 0,30 | 0,28 | 0,37 | 0,31 | 0,62 | 0,58 |
| | p | <0,001 | 0,001 | | | <0,001 | 0,001 | <0,001 | <0,001 | <0,001 | <0,001 |
| TURB | Rho | | | | | | | -0,23 | | -0,25 | -0,29 |
| | p | | | | | | | 0,007 | | 0,003 | <0,001 |

Las mayores correlaciones de este grupo de indicadores de producción primaria, al igual que sucedía con las anteriores, se dan con el índice de diversidad de Margalef, correlaciones que resultan significativas, con elevados coeficientes de correlación. Las dos últimas variables de medidas de la producción primaria son la profundidad de visión del disco de Secchi y la turbidez. La profundidad del disco de Secchi se relaciona bien con la diversidad zooplanctónica, mejor que la turbidez. El disco de Secchi está correlacionado significativamente ($p < 0,01$) con casi todas las variables estudiadas, con la única excepción de la equitatividad calculada usando la biomasa ($p = 0,02$).

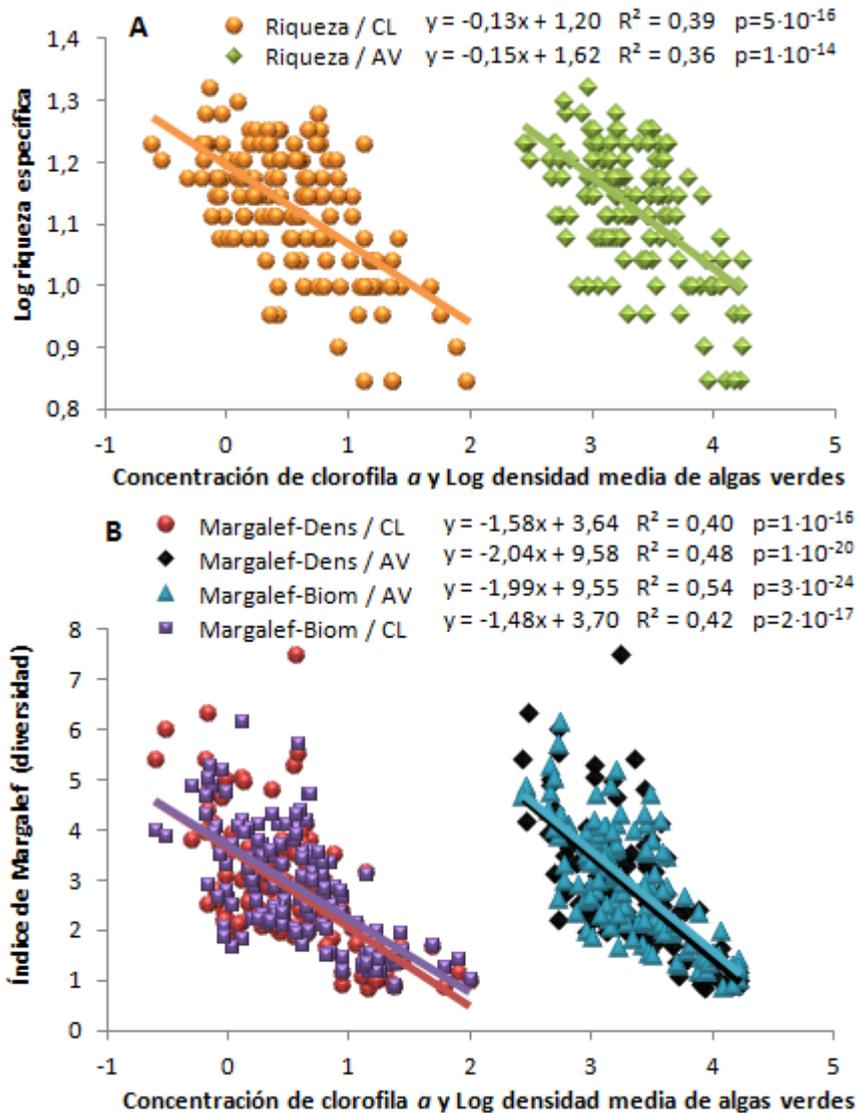


Figura 5.14. Regresiones lineales entre: A) riqueza específica y las concentraciones medias de clorofila a y densidad de algas verdes (ambas en logaritmo); B) índice de diversidad de Margalef (densidad y biomasa). Se muestran las ecuaciones de la recta, el valor del R^2 y el valor de probabilidad (p). CL=Logaritmo concentración media de clorofila a ($\mu\text{g/l}$); AV=Logaritmo de la densidad media de algas verdes (células/ml).

Las correlaciones son positivas con la riqueza, la equitatividad y la diversidad, y negativas con la dominancia, mostrando que a mayor profundidad de visión del disco de Secchi, es decir, a mayor transparencia del agua, hay una mayor riqueza y diversidad de especies y un mejor reparto entre ellas. La concentración media de clorofila *a* de la columna de agua y el logaritmo de la concentración media de algas verdes de la columna de agua explican algo menos del 40% de la riqueza de especies y entre un 40-55% de los valores del índice de diversidad de Margalef (Fig. 5.14).

En resumen, los resultados de las correlaciones de las variables indicadoras de la producción primaria muestran que a mayor producción, hay una menor riqueza de zooplancton, peor reparto entre las especies y, en general, una menor diversidad zooplanctónica.

3. COMPOSICIÓN vs FACTORES GEOGRÁFICOS

En este apartado se pone un énfasis especial sobre la similitud entre las composiciones faunísticas de los embalses en las distintas sistemas-cuencas.

3.1. Relación entre la distancia geográfica y la similitud de las comunidades de zooplancton de los embalses

El análisis de regresión entre la distancia geográfica (en kilómetros en línea recta) y la similitud (valor del índice de Jaccard) de las comunidades de zooplancton de los embalses muestra que existe una relación negativa entre estos factores (Fig. 5.15). Sin embargo, esta relación puede ser espuria, ya que la diferencia en el índice de Jaccard obtenido comparando muestras de lugares muy próximos entre sí con los valores del índice obtenidos al comparar la composición de lugares alejados 250 Km, no es superior a 0,1. El número de datos analizados asciende a 2510 relaciones (20 embalses x 20 embalses x 7 periodos de estudio - datos vacíos), probablemente esta elevada *n*, sea la razón por la que sólo un 6% varianza explicada sea estadísticamente significativa (Fig. 5.15).

3.2. Relación de la proximidad y la conectividad con la similitud de las comunidades de zooplancton de los embalses

Para analizar la composición de la comunidad de zooplancton en relación con la proximidad, entendida como categorías de cerca o lejos y la conectividad, se crearon 4 tipos de relaciones posibles entre los embalses: cerca-conectado, cerca-no conectado, lejos-conectado, lejos-no conectado (capítulo 2, Material y Métodos). En la figura 5.16 se muestra un croquis del área de estudio donde se puede observar la distancia y la conectividad entre los embalses; y en la tabla 5.8, los pares de embalses que surgieron para cada uno de los tipos de relación.

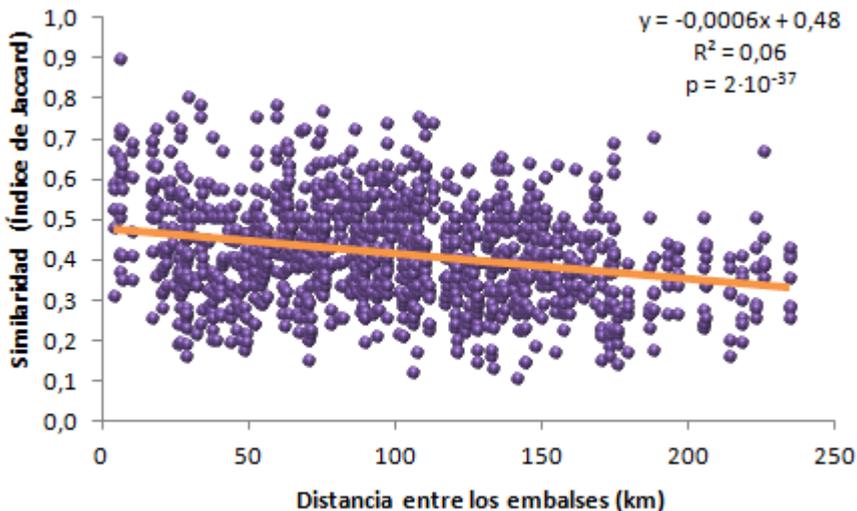


Figura 5.15. Relación entre la distancia lineal entre embalses y la similitud de la composición de zooplancton medida con el índice de Jaccard. Se muestra la ecuación de la recta, el valor del R^2 y el valor de probabilidad (p).

Cuando representamos las diferentes categorías, se observa un marcado descenso de la similitud promedio de los pares de embalses que están cercanos y conectados (que son los más similares), a los también conectados, pero lejanos; de este último con los no conectados (también cercanos), y por último de estos con los que están lejanos y además no conectados, que son los menos similares (Fig. 5.16).

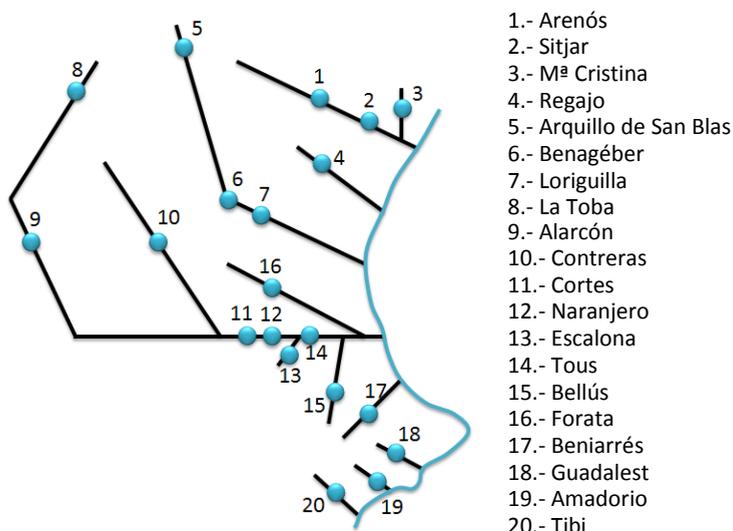


Figura 5.16. Croquis del área de estudio. Los puntos azules representan los embalses; las líneas negras, los ríos; y la azul, la línea de costa. Figura ya mostrada en el Material y Métodos.

Tabla 5.8. Comparaciones realizadas entre los pares de embalses para cada relación de proximidad o conectividad. Los embalses están numerados según la figura anterior. Tabla ya mostrada en el Material y Métodos.

| | Cercano | Lejano |
|--------------|---|---|
| Conectado | 1-2, 6-7, 11-12, 11-14, 12-14, 13-14 | 5-6, 5-7, 8-9, 9-11, 9-12, 8-11, 8-12, 8-14, 9-14, 10-11, 10-12, 10-14 |
| No conectado | 2-3, 12-16, 11-13, 11-16, 12-13, 17-18, 18-19, 19-20 | 1-6, 1-7, 6-11, 6-12, 7-11, 7-12, 14-17, 14- 8, 14-19, 14-20, 5-8, 5-9, 5-10, 8-10, 9-10 |

Sin embargo, las pruebas *post hoc* (Bonferroni) del ANOVA de una vía sólo muestran como significativas las diferencias en el promedio de similitud existentes entre los embalses que están más próximos y además conectados con los embalses no conectados, y diferencia también aquellos lejanos tanto si están conectados o no.

De modo que hay una mayor similitud entre los embalses que se encuentran cercanos que en los lejanos, y a la vez existe mayor similitud en los

embalses que están conectados por un mismo río, que entre los que no existe esa conexión:

- Los embalses conectados tienen una mayor similitud en sus comunidades de zooplancton que los no conectados; esta diferencia es estadísticamente significativa tanto en los embalses que se encuentran cercanos entre ellos ($p=0,003$) como en los embalses que se encuentran alejados ($p<0,001$).
- Los embalses cercanos tienen una mayor similitud en sus comunidades de zooplancton que los lejanos, aunque esta diferencia no sea estadísticamente significativa ni en los embalses que se encuentran conectados entre ellos ($p=0,405$), ni en los embalses que se encuentran no conectados ($p=0,160$).

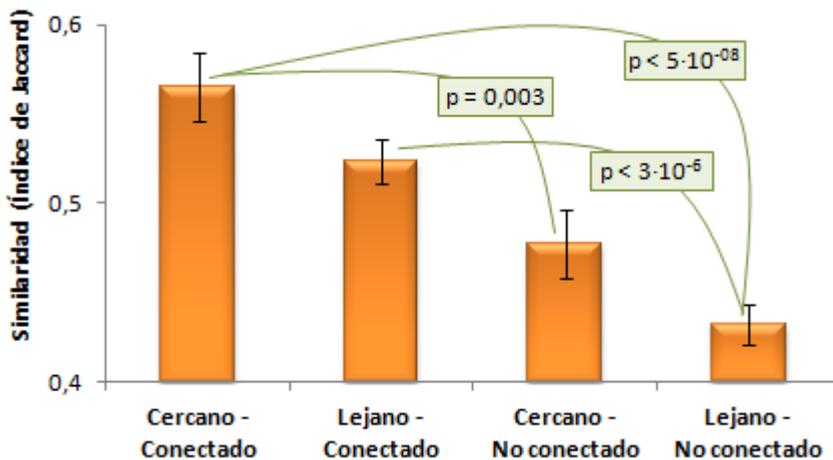


Figura 5.17. Promedio de la similitud de la composición de zooplancton entre pares de embalses (y barras del error estándar) en función de su cercanía y conectividad. Los valores de probabilidad corresponden a las comparaciones de las medias (ANOVA) mediante las pruebas *post hoc* de Bonferroni. Nótese que la barra de abscisas está ajustada a una escala de 0,4 a 0,6.

Por tanto, parece ser más influyente en la composición de la comunidad la conexión que la cercanía, lo cual no sólo se observa por los dos tipos de relaciones anteriormente explicadas, sino también por el hecho de que el grupo

“Lejano-Conectado” presenta una mayor similitud entre las comunidades de los embalses que el grupo “Cercano-No conectado” (aunque no significativa estadísticamente, $p=0,182$). Además, cuando se juntan ambos factores (cercanía y conectividad) las diferencias en la similitud se hacen mayores, de modo que los embalses conectados y cercanos tienen comunidades de zooplancton mucho más similares entre ellos que los que se encuentran alejados y no conectados ($p<0,001$).

Por último, se quiso estudiar el efecto de la posición de los embalses en el cauce del río sobre la similitud de sus comunidades. Se realizaron ANOVAs para comparar el efecto de la situación en el cauce del río (cauce alto, cauce medio y cauce bajo) pero no se observaron diferencias en el promedio de la similitud de la composición de especies de los embalses en función de la situación que tengan en el cauce del río.

4. AGRUPAMIENTO DE LOS EMBALSES SEGÚN SU COMPOSICIÓN ZOOPLANCTÓNICA

En este apartado se muestran los resultados del análisis de la beta diversidad, o diversidad entre hábitats, entre los embalses, expresada como la similitud de especies de zooplancton entre pares de embalses (índice de Jaccard) y en base a esto, posteriormente agrupados. El dendrograma (Fig. 5.18) refleja las agrupaciones de embalses en base a la composición específica de su zooplancton y permite sugerir qué factores son comunes a los embalses agrupados. Los grupos que se pueden observar son:

Capítulo 5. Estructura de la comunidad de zooplancton

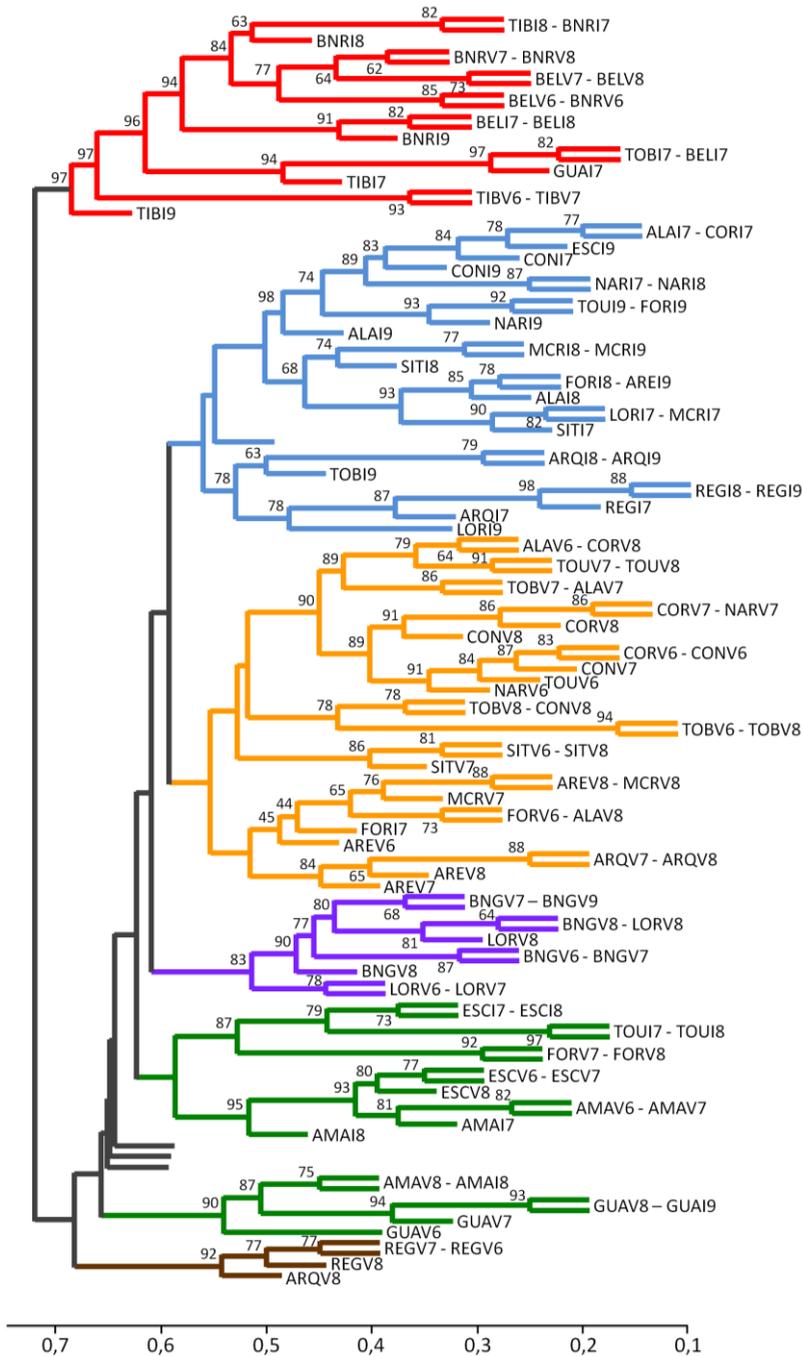
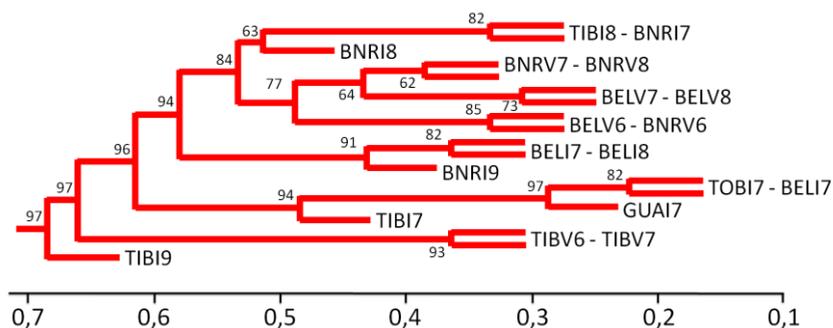


Figura 5.18. Dendrograma basado en el índice de similitud de Jaccard (calculado con presencia/ausencia), comparando todos los embalses y períodos de muestreo. La numeración sobre los nodos representa los valores de "bootstrap" obtenidos de 500 repeticiones. Se señalan con colores los 7 grupos que se detallan a continuación (abreviaturas, como en el Anexo 1). Se han separado los 7 grupos creados para poder ampliar la escala, todos coinciden con este pie de figura.

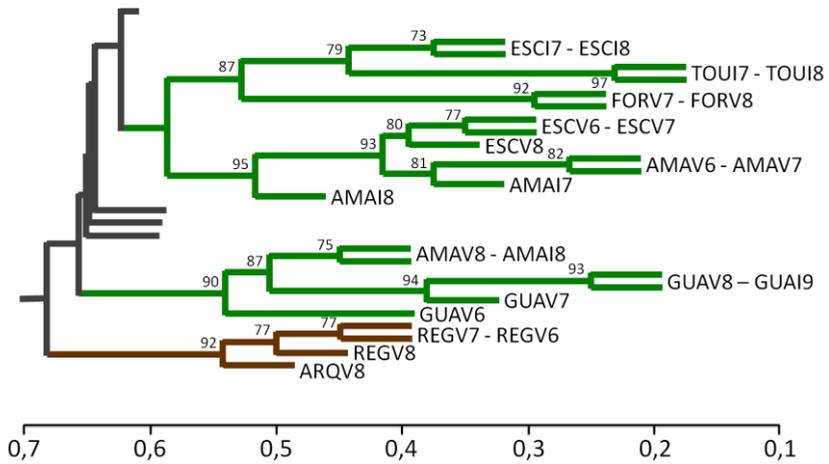


- Los embalses más eutróficos (grupo 1, rojo), tanto en verano como en invierno, son los de Bellús, Tibi y Beniarrés. Estos embalses forman un grupo compacto que se separa claramente del resto. La comunidad de zooplancton de estos embalses presenta una composición diferente de los demás embalses, destacando dentro del grupo de los rotíferos la abundancia de especies del género *Brachionus*, y dentro de los microcrustáceos, la ausencia de copépodos calanoides. En el siguiente capítulo se prestará mayor atención a las especies encontradas.
- El embalse del Regajo (grupo 2, marrón) en verano fue lo suficientemente diferente para conformar un grupo separado en el dendrograma; estas muestras tienen una comunidad relativamente distinta al resto de embalses con especies únicas o poco frecuentes en otros lugares, como el género *Conochillus*.

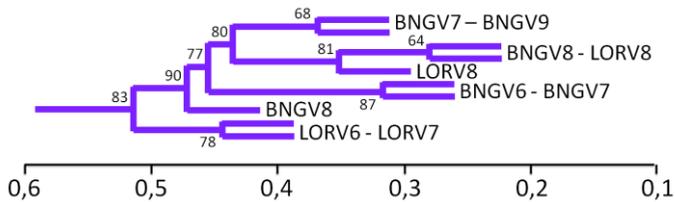
El resto de grupos formados no están tan cohesionados como los anteriores y quedan formados 4 grupos (Fig. 5.18):

- Los dos primeros grupos, separados del resto de embalses (grupo 3 y 4, verdes), están compuestos por ambientes situados en la mitad meridional de la CHJ; en su mayoría provienen de ríos de poco caudal y condiciones más áridas que el resto; estos son los embalses de Guadalest, Amadorio y Escalona, aunque también aparezcan algunas muestras de Tous y Forata, y faltan los embalses del sur que han sido incluidos en el grupo de los eutróficos (grupo 1). Estos embalses forman 3 subgrupos con valores de repetibilidad de 90, 95 y 87.

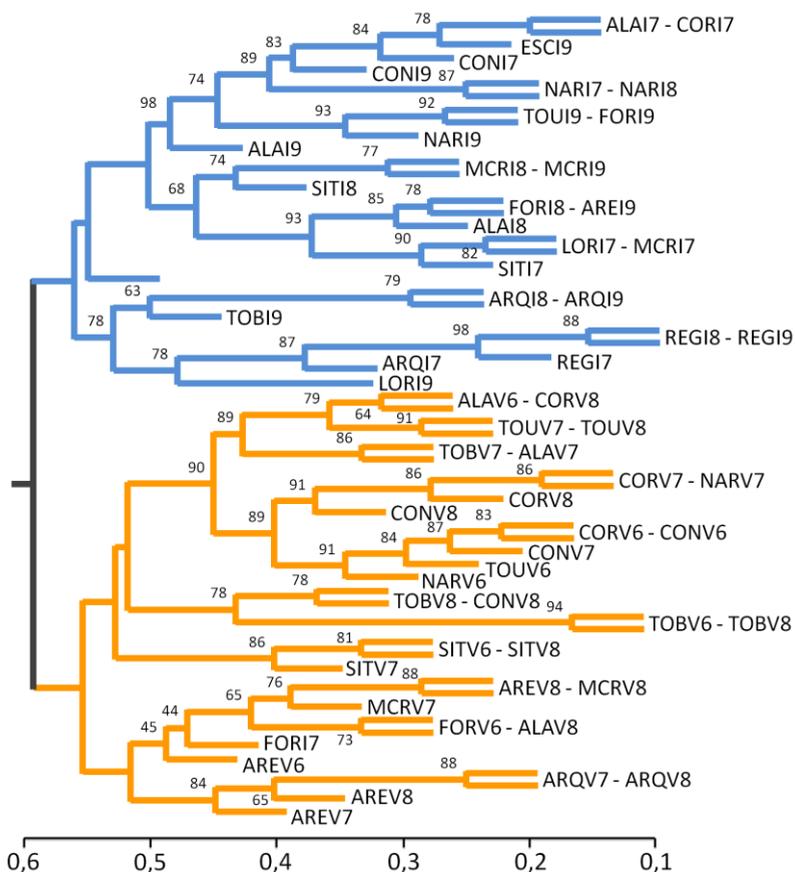
Capítulo 5. Estructura de la comunidad de zooplancton



- El grupo restante está formado por los embalses de las cuencas de los ríos Mijares, Júcar y Turia. Dentro de este gran grupo los embalses de Loriguilla y Benagéber (grupo 5, morado) son los que presentan una comunidad de especies de zooplancton más distinta al resto y muy similar entre ellos (nodo a 0,87); ambos están situados en el cauce medio del río Turia, y están muy próximos entre sí (18 km), a la vez que muy separados del embalse de cabecera del río (Arquillo de San Blas), el cual no forma parte de este grupo del dendograma.



- Por último, los embalses restantes, a pesar de pertenecer a cuencas distintas, incluso separadas por muchos kilómetros, no muestran grandes diferencias en su composición. Además, los grupos enlazados no son robustos, ya que sólo los formados por unas pocas muestras poseen valores de repetibilidad superiores a 0,5. Estos subgrupos que se forman quedan divididos fundamentalmente según la estación de muestreo en estivales (grupo 6, amarillo) e invernales (grupo 7, azul).



Resumiendo, el análisis de agrupación, en base a la presencia/ausencia de especies zooplanctónicas de todas las muestras, indica que la similitud en la composición del zooplancton de los embalses está relacionada con diversos factores que interactúan, como el estado trófico, la situación geográfica, las condiciones ambientales, la conectividad o la estacionalidad. De modo que la composición específica sí parece ser propia y seleccionada para diferentes ambientes locales y regionales. Hay que destacar como principal patrón estructurador el estado trófico del embalse, los embalses con una recurrente mala calidad de sus aguas, con una alternancia temporal dentro de la eutrofia o hipertrofia, tienen un conjunto de especies propias de esas condiciones que los hace similares entre ellos y distintos al resto de embalses.

5. DISCUSIÓN

5.1. Biodiversidad del zooplancton en embalses de la cuenca mediterránea

Resulta extremadamente difícil comparar la riqueza planctónica entre ecosistemas que han sido estudiados con diferentes objetivos, frecuencias y duración de los muestreos o grados de incorporación de la heterogeneidad horizontal y vertical (Arnott *et al.*, 1998; Thackeray, 2007); en cualquier caso la riqueza total de especies encontrada a lo largo de este estudio, con valores comprendidos entre un máximo de 27 y un mínimo de 11 especies por muestra, se asemeja a la encontrada por otros autores cuando sólo han muestreado una vez, y mantiene cierta proporcionalidad con estudios que engloban varios embalses (Tabla 5.9).

En cuanto a la riqueza acumulada en el tiempo durante todo el periodo de estudio, ésta es notablemente superior a la riqueza muestral, con valores comprendidos entre un máximo de 42 y un mínimo de 25 especies encontradas para Tous y Beniarrés respectivamente; similar resultado al comentado por Arnott *et al.* (1998) quienes observaron que la riqueza en las muestras individuales suponía como mucho el 50% del conjunto anual de especies. Esta diferencia se puede deber, en parte, a una menor frecuencia en el muestreo (Fisher *et al.* 1943), como ocurre en nuestro estudio, y a la subestima de las especies raras (Arnott *et al.* 1998), que aquí se ha intentado minimizar por el exhaustivo estudio cualitativo o de red. Sin embargo, muchos otros factores ecológicos pueden estar influyendo en la diferencia detectada entre la riqueza muestral y la acumulada en el tiempo: heterogeneidad temporal tanto anual como interanual (Browne, 1981; Sommer *et al.*, 1986; Arnott *et al.*, 1998) y espacial a diferentes escalas (Pinel-Alloul *et al.*, 1995); y en el caso de nuestros sistemas, la pobreza de la zona litoral, característica de los embalses.

En general, el promedio de la riqueza (y la diversidad) de especies de zooplancton por ecosistema en los veranos es superior al de los inviernos (Brucet *et al.*, 2009), lo que se detectó en nuestro estudio al comprobar un crecimiento de la riqueza de invierno a verano y un descenso de la riqueza de

verano a invierno y parece ser más importante en regiones mediterráneas como la que nos ocupa que en el norte de Europa (Bruce *et al.*, 2009).

En los embalses aquí estudiados se han encontrado muchas poblaciones estacionales: por ejemplo, *Synchaeta oblonga*, euriterma de mayor abundancia en aguas frías de invierno (De Manuel, 2000) que aparece casi exclusivamente en las muestras de invierno, y otras más termófilas, que se presentan en las muestras de verano, como *Ascomorpha ovalis*, *Diaphanosoma mongolianum*, *Hexarthra* spp. (De Manuel, 2000; Korovchinsky, 2006). Sin embargo, este patrón no es igual para los diferentes grupos de zooplancton (Bruce *et al.*, 2009), y así las diferencias estacionales en la riqueza de rotíferos resultan más evidentes que las de microcrustáceos. Probablemente, la diferente duración de los ciclos vitales de rotíferos y microcrustáceos y el carácter funcional tan heterogéneo de éstos últimos esté influyendo a la hora de analizar la varianza estacional de este grupo como un conjunto. Cuando las tasas de renovación del agua aumentan, se favorece (al menos a corto plazo) a los grupos de crecimiento más rápido; si esto sucede en verano, que es cuando más se utilizan los embalses en nuestra zona, y las temperaturas son más altas, se aumenta la velocidad potencial de crecimiento de estas poblaciones. Por otra parte, la diferente depredación por peces es una explicación probable de los cambios pronunciados en la estructura del zooplancton del invierno al verano en lagunas mediterráneas (García-Berthou, 1999; Mieiro *et al.*, 2001; Alcaraz & García-Berthou, 2007; Bruce *et al.*, 2009), aunque esta depredación por peces pueda estar bastante alterada en los embalses, los cuales pueden tener comunidades de peces muy diferentes de las que se dan en sistemas naturales (Elvira, 1995; Kalff, 2002).

Además, los cortos ciclos de vida del zooplancton (en particular, en los rotíferos) y su fácil dispersión hacen de ésta una comunidad que responde rápidamente a las interacciones con el ambiente (biótico y abiótico), permitiendo una sustitución de poblaciones de acuerdo a las condiciones locales y, por tanto, susceptible de presentar una β -diversidad elevada (Rojo *et al.*, 2012) ligada a la heterogeneidad ambiental.

Tabla 5.9. Comparación de la riqueza de zooplancton entre el presente estudio y en otros realizados en embalses. Estado trófico (ET): O = Oligotrófico, M = Mesotrófico, E = Eutrófico, H = Hipereutrófico. Número de embalses analizados (N). Periodo de estudio en meses (T) y entre paréntesis, número de muestreos. Riqueza específica de rotíferos (ROT), cladóceros (CLA) y copépodos (COP) y en su conjunto (ZOO). Las celdas en blanco indican que no se encontraron datos. * Sólo géneros.

| Localidad | ET | N | T | ROT | CLA | COP | ZOO | Referencia |
|-----------------------------------|-----|-----|---------|-----|-----|-----|-----|-------------------------------------|
| Embalses de la CHJ (2006-09) | O-H | 20 | 35 (7) | 64 | 21 | 5 | 90 | Presente estudio |
| Embalses de toda España (1972-75) | O-E | 105 | 12 (2) | 120 | 40 | 20 | 180 | Armengol, 1978; Riera, 1992 |
| Embalses de toda España (1987-88) | O-E | 103 | 12 (2) | 110 | 30 | 17 | 157 | Jaume, 1993; De Manuel, 2000 |
| Embalse La Concepción (Málaga) | E | 1 | 12 | 25 | 10 | 2 | 37 | Fernández-Rosado & Lucena, 2001 |
| Embalse de Foix (España) | H | 1 | 35 (17) | 19 | 9 | 1 | 29 | Marcé <i>et al.</i> , 2005 |
| Embalse de Entrepeñas (España) | O-M | 1 | 12 (12) | 13 | 7 | 2 | 22 | Molina-Navarro <i>et al.</i> , 2012 |
| Embalse del Añarbe (Navarra) | O | 1 | 6 (2) | 13* | 6 | 3 | | Fraile <i>et al.</i> , 2008 |
| Embalses de Brasil | O-M | 7 | 12 (4) | 76 | 26 | 7 | 109 | Sampaio <i>et al.</i> , 2002 |
| Embalses de Argelia | | 3 | 12 (4) | | | | 26 | Cherbi <i>et al.</i> , 2008 |
| Embalse de Funil (Brasil) | E | 1 | 10 (4) | 21 | 6 | 3 | 30 | Branco <i>et al.</i> , 2002 |
| Embalse de Ponte Nova (Brasil) | O | 1 | 2 (2) | 17 | 11 | 3 | 31 | Sendacz <i>et al.</i> , 2006 |
| Embalse de Guarapiranga (Brasil) | E | 1 | 2(2) | 15 | 8 | 6 | 29 | Sendacz <i>et al.</i> , 2006 |
| Embalse Azibo (Portugal) | M-E | 1 | 24 (17) | 14 | 9 | 2 | 25 | Geraldes & Boavida, 2004 |
| Emb. Grošnica (Serbia) | M | 1 | 18 (18) | 58 | 14 | 8 | 80 | Ostojic, 2000 |

Así, cuando estudiamos la riqueza de cada sistema (Mijares, Júcar, Turia y Sur) acumulada en el tiempo, observamos que la riqueza del sistema Júcar es muy superior a las demás, mientras que la del sistema Turia es la más baja. El sistema Júcar comprende mayor número de embalses que, además, tienen condiciones y características ambientales muy variadas: embalses de cabecera (La Toba) a la vez que de cauce medio/bajo (Tous, Escalona), embalses grandes (Alarcón) a la vez que pequeños (Naranjero), embalses de aguas limpias (Cortes) a la vez que hipertróficos (Bellús). El sistema Júcar es el de mayor número de embalses y mayor extensión, comprendiendo además de la cuenca del río Júcar las cuencas de los afluentes de éste, como los ríos Cabriel, Escalona, Albaida y Magro (Fig. 5.16). Sin embargo, el sistema Turia sólo cuenta con 3 embalses, aunque estos embalses estén entre los de mayor riqueza específica; en conjunto, tienen una riqueza acumulada baja; esto se debe probablemente a que los tres están conectados y dos de ellos están muy próximos (por lo que su similitud es bastante grande) y, además, se sitúan en zonas de características semejantes. Los otros dos sistemas (Mijares y Sur), aunque sólo tienen un embalse más y en general cada embalse tiene una riqueza acumulada más baja que los del Turia, muestran mayor riqueza conjunta, lo cual se debe a que no están todos conectados (menor similitud) y pertenecen a cuencas distintas, cosa que les confiere una mayor heterogeneidad y por tanto riqueza global. Cuando comparamos el número de especies por embalse, da un valor más alto en el caso del Sistema Turia y más bajo en el Júcar, esto se debe a que a pesar de tener muchos embalses, muchos de ellos no aportan muchas nuevas especies, pues están todos conectados y además en el sistema Júcar se encuentran algunos de muy mala calidad.

Por lo tanto, esta diferencia entre riqueza puntual o muestral y la riqueza acumulada, tanto en el tiempo como por sistemas, se encuentra explicada por la heterogénea distribución de especies de zooplancton ligada a la conectividad, la estacionalidad y la heterogeneidad de paisajes dentro de la cuenca. Esta respuesta local, que amplifica la beta-diversidad, es uno de los focos de atención de la ecología del plancton en los últimos años (Dodson *et al.*, 2000; Declerck *et al.*, 2011).

5.2. Riqueza y diversidad vs factores ambientales: Producción

Tras analizar la relación de los factores ambientales con la diversidad del zooplancton a diferentes escalas, en los embalses mediterráneos que hemos estudiado cabe destacar que la producción primaria planctónica y, por tanto, el grado de eutrofización (Willén, 2000), son sin duda los mayores estructuradores de la composición y la riqueza planctónicas.

Las relaciones entre la riqueza de especies y la productividad han sido de constante interés para los ecólogos (Mittelbach *et al.*, 2001), aunque muchos de los estudios realizados se centren en los efectos de la productividad sobre los productores primarios y existan menos estudios investigando cómo esos efectos se transmiten a los consumidores secundarios. En ese sentido, los lagos y embalses proporcionan una oportunidad única para evaluar los efectos de la producción primaria sobre la riqueza de especies consumidoras secundarias (zooplancton), gracias a sus límites bien definidos y a la estimación directa de las variables (Dodson *et al.*, 2000). La pauta que surge de esta relación y los posibles mecanismos explicativos aún están debatiéndose (Abrams, 1995; Waide *et al.*, 1999; Gross, 2000; Mittelbach *et al.*, 2001; Chase & Leibold, 2002; Chase & Ryberg, 2004; Dodson *et al.*, 2007); por eso, es importante la aportación que se pueda hacer aquí.

Un patrón básico de la distribución de riqueza en un gradiente de producción sería el ajuste a una curva unimodal (*hump-shaped curve*, Fig. 5.19) cuyos extremos se dan en aguas muy poco productivas (oligotrofia) y extremadamente productivas (hipereutrofia). Este modelo de alta riqueza a productividad intermedia es avalado por múltiples trabajos (Grace, 1999; Leibold, 1999; Ritchie & Olff, 1999; Dodson *et al.*, 2000 y 2007).

Un incremento de la productividad puede incrementar la riqueza de especies si se entiende como una mayor disponibilidad de recurso y, por tanto, menor competencia, mayor diferenciación de nicho o más niveles tróficos (Rothhaupt, 1990; Lampert & Rothhaupt, 1991; Abrams, 1995; Dodson *et al.*, 2000). Sin embargo, en nuestro estudio no se observa este patrón; en estos ecosistemas la relación entre riqueza (diversidad) y producción es negativa; es decir, el rango de eutrofización de los embalses propios de este estudio se correspondería a la zona de pendiente negativa (Fig. 5.19) en la que la riqueza

disminuye cuando aumenta la productividad. En el caso de nuestros embalses, esta pérdida de riqueza es más clara en el caso de los más eutrofizados (Tibi, Beniarrés y Bellús), y afecta sobre todo al grupo de los rotíferos, Oltra *et al.* (2001) ya pusieron de manifiesto el efecto contrario, es decir un aumento de la riqueza de este grupo al disminuir la eutrofización, estudiando la Albufera de Valencia.

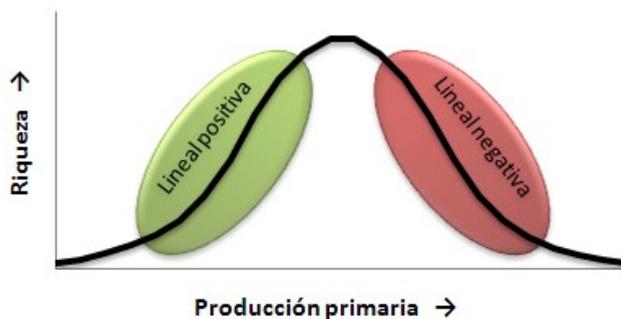


Figura 5.19. Respuesta unimodal de la riqueza frente a la producción primaria, basado en Dodson *et al.* (2000). La curva está realizada con unidades arbitrarias sólo con el objeto de ilustrar.

La mejor explicación de estos hechos sería que entre los embalses aquí estudiados no se encuentran sistemas lo suficientemente oligotróficos como para que la limitación por nutrientes esté afectando negativamente a la riqueza de especies de zooplancton. Algunas de las características de los embalses los hacen muy propensos a problemas de eutrofización y más en cuencas relativamente muy pobladas y altamente agrícolas, como las mediterráneas. De modo que una posible explicación a la relación negativa entre producción y riqueza de zooplancton en el conjunto de los embalses estudiados es que con un aumento de la producción primaria, en realidad se favorezca la exclusión competitiva al enfrentarse a una dieta de menor calidad (Richman & Dodson, 1983; Watson *et al.*, 1997) y menos diversa, ya que puede existir una covariación positiva entre la biomasa de fitoplancton y la fracción de gran tamaño de éste o taxones no comestibles (Schindler *et al.*, 1978; Watson *et al.*, 1992). Este mecanismo parece ser el más probable en los embalses aquí estudiados, puesto que las cianobacterias no comestibles componen una importante fracción del plancton en los embalses más eutróficos (como Bellús; Rojo *et al.*, 2008).

Además, de un modo indirecto, una elevada productividad puede también llevar a cambios en la química del agua que pueden afectar al zooplancton especializado en vivir dentro de un restringido rango de condiciones abióticas (Dodson *et al.*, 2000). Por ejemplo, muchas especies de zooplancton son sensibles a las bajas concentraciones de oxígeno (o incluso carencia de oxígeno por las noches) y elevado pH de los lagos altamente eutróficos (Dodson *et al.*, 2000). Además, la eutrofización puede venir asociada a un incremento de la contaminación química relacionada con el uso del territorio, de modo que una mayor producción puede ser síntoma de una toxicidad que reduzca la riqueza de especies acuáticas (Dodson *et al.*, 2000). Así embalses situados en zonas de gran presión industrial (el propio embalse o el río al que pertenece) pueden ser afectados por la toxicidad de los efluentes de origen antrópico (industrias, urbes, etc.), tal y como sucede con el embalse de Bellús (http://www.chj.gob.es/Redesdecalidad/informes_embalses.aspx) o en embalses como Beniarrés o Forata, que atraviesan zonas con actividad industrial.

Un ejemplo paradigmático podría ser el embalse de Flix (curso bajo del río Ebro), que contiene sedimentos contaminados, acumulados a partir las actividades de una fábrica de productos químicos (Fernández *et al.*, 1999; Bosch *et al.*, 2009; Cotín *et al.*, 2012), unidos a una contaminación por nutrientes de origen agrícola con un impacto significativo sobre la biota existente (Mañosa *et al.*, 2001; Navarro *et al.*, 2010b; Cotín *et al.*, 2012).

Los embalses pueden ser más propensos a la toxicidad química ya que actúan como acumuladores de agua, y por tanto de sustancias químicas que van aumentando sus concentraciones con el tiempo. Muchos de los embalses de este estudio que presentan elevadas condiciones tróficas están en áreas con mayor densidad de población e intensa agricultura, y bastantes reciben efluentes residuales y escorrentías del alcantarillado urbano e industrial; en particular, Bellús y Beniarrés, que recogen aguas de la zona de “la vall d’Albaida” o de la zona urbana e industrial de Alcoi y Cocentaina; estos embalses, junto con Tibi que además es muy antiguo y está por tanto bastante colmatado, son los que reciben aguas de zonas con alta densidad de población. Las áreas de mayor densidad de población de la Comunidad valenciana son costeras y carecen de embalses, pero en ellos que también podemos ver el efecto antrópico en la alta contaminación de muchos de sus humedales costeros (Rodrigo & Colom 1999;

Oltra & Armengol-Díaz, 1999; Rodrigo *et al.* 2003; Antón-Pardo & Armengol, 2012), entre los que destacan la Albufera de Valencia y el Hondo de Elche-Crevillente (Oltra *et al.*, 2001; Antón-Pardo & Armengol, 2014) situados en las dos zonas con mayor densidad de población de la Comunidad Valenciana.

Por otra parte, los embalses de este estudio caracterizados por su escasa eutrofización están por lo general en áreas remotas con escasa relación con usos agrícolas, industriales o urbanos (como Arquillo de San Blas en Teruel o Contreras, entre Cuenca y Valencia), efecto similar al detectado por Dodson *et al.* (2000).

Desde otro punto de vista, el patrón producción vs riqueza de zooplancton también depende de la escala geográfica a la que se ejecuten los estudios. Muchos autores han sugerido que en el estudio de la riqueza de especies llevada a cabo sobre rangos de productividad limitada es menos detectable una relación unimodal, que los llevados a cabo sobre un amplio rango de productividad, obtenido gracias a la inclusión de múltiples sistemas en el estudio (Rosenzweig, 1992 y 1995; Huston, 1994; Guo *et al.*, 1998; Grace, 1999; Mittelbach *et al.*, 2001). Puede darse una marcada diferencia entre escala local y regional; Chase & Leibold (2002) encontraron que, a escala local (entre lagunas de la misma cuenca hidrográfica), la diversidad de productores secundarios tenía una relación unimodal estadísticamente significativa con la productividad primaria; sin embargo, a escala regional (entre cuencas), la diversidad de especies aumentaba linealmente con la productividad (Brown 1981; Currie & Paquin, 1987; Currie, 1991; Wright *et al.*, 1993; Rosenzweig, 1995; Waide *et al.*, 1999; Gaston, 2000; Mittelbach *et al.*, 2001). Según estos autores dicha dependencia de la escala viene dada porque la disparidad en la composición de especies locales dentro de una región se incrementa con la productividad; de este modo, las lagunas dentro de las cuencas hidrográficas de baja productividad comparten la mayoría de sus especies, mientras que las lagunas dentro de las cuencas de elevada productividad comparten menos especies.

Sin embargo, es difícil encontrar estudios con cierta variabilidad temporal que cubran también una gran heterogeneidad geográfica, y recurrir al meta-análisis es problemático, pues resulta difícil comparar la riqueza específica observada y la diversidad calculada en comunidades de diferentes lugares, cuando los diferentes autores obtienen sus bases de datos mediante diferentes

esfuerzos de muestreo (periodicidad y duración) y considerando diferentes variables descriptoras de la diversidad (Rojo & Álvarez-Cobelas, 1993; Thackeray, 2007). El presente estudio incluye diferentes estaciones y años para cada embalse, embalses de la misma cuenca y de cuencas o sistemas diferentes; en él se han utilizado múltiples variables descriptoras de la diversidad del zooplancton y en todos los casos la diversidad tiene una relación inversa con la producción, demostrando la relevancia de otros factores covariantes con el espectro o gradiente trófico, y que la eutrofización cultural disminuye la riqueza y diversidad de especies (Vitousek *et al.*, 1997; Carpenter *et al.*, 1998; Chase & Leibold, 2002).

5.3. Riqueza y diversidad vs tamaño del sistema

Otro de los factores relacionado con la riqueza de especies acuáticas es el tamaño del sistema (Barbour & Brown, 1974; Browne, 1981; Alimov, 2001). La variable más utilizada para evaluar el tamaño del ecosistema acuático ha sido su área; y su relación con la riqueza de zooplancton es positiva, incluso a pesar de otros factores como la productividad (Dodson, 1992; Armengol & Miracle, 1999).

En embalses, sobre todo de la cuenca mediterránea, la superficie de los mismos sufre grandes fluctuaciones debido a los cambios en el volumen de agua y, por ello, el tamaño de los embalses debería expresarse a través de un conjunto de variables morfométricas como las utilizadas en este estudio: área inundable, volumen de la capacidad máxima del embalse, volumen del embalse en el periodo de muestreo y profundidad de la columna del agua en el punto más profundo de aquel (delante de la presa). Todas estas medidas de la forma del embalse han demostrado una relación positiva con los descriptores de diversidad, aunque la varianza explicada sea escasa. La pendiente de la relación entre la riqueza de zooplancton y el área inundable de los embalses (ambas transformadas logarítmicamente) fue de 0,07, al igual que si se calculaba con la riqueza de rotíferos o de microcrustáceos; valor que fue algo menor que las pendientes encontradas para especies de crustáceos zooplanctónicos en lagos de Norteamérica (0,17, según Browne, 1981; 0,09, según Dodson, 1992) y para rotíferos a nivel mundial (0,16, según datos recopilados por Dodson *et al.*, 2000).

No sólo el hecho de un ajuste especie-área, sino también el modelo lineal al que se ajusta (en el caso de los embalses que aquí se tratan es una

relación log-log) son indicadores de los posibles mecanismos implicados en el reparto de individuos en especies y en última instancia en el número de especies coexistentes (Connor & McCoy, 1979). En los ajustes log-log de especie-área, un bajo valor de la pendiente no queda explicado por un mecanismo único, sino también (por ejemplo) por tasas de inmigración altas y bajas tasas locales de extinción (Dodson, 1992); la ecología de los crustáceos del zooplancton puede incluir estos determinantes. Las tasas de inmigración son elevadas en la mayoría de especies de crustáceos (Fryer, 1985b); las aves acuáticas, el viento, el agua que fluye y los peces dispersan los huevos resistentes de zooplancton y, además, sus ciclos de vida les permiten establecerse en algunos casos a partir de un único propágulo (Ortells *et al.*, 2012). La existencia de ecosistemas acuáticos adyacentes es otra fuente de inmigración que puede incluso superar a las aves acuáticas (Hebert & Hann, 1986; Dodson, 1992). En los embalses estudiados aquí incluso existe una conexión directa entre las masas de agua de la misma cuenca hidrográfica, aunque ésta sea en una sola dirección. Las tasas de extinción se asumen inversamente proporcionales al tamaño de la población (Connor & McCoy, 1979) y las tasas de extinción locales de poblaciones de zooplancton son bajas, debido a los tamaños de población relativamente grandes de las poblaciones de crustáceos que se observan incluso en pequeños hábitats (Hutchinson, 1965).

Por último, la pendiente de la recta de la función especies-área también depende de la tasa de adición de subdivisiones del hábitat que ocurren en los ecosistemas más grandes (Stevens, 1986); así, en lagos grandes puede darse una mayor heterogeneidad ambiental (p.e., en la columna de agua o en superficie; Dodson, 1992) y diferentes especies de zooplancton que se adapten a estos hábitats diferentes (Hutchinson, 1967; Watson & Wilson, 1978; Stoddard, 1987). Aunque en el presente análisis de la riqueza de zooplancton se hayan excluido las especies bentónicas capturadas en los muestreos de plancton y, por tanto, no se tengan en cuenta como fuente de riqueza la heterogeneidad horizontal de hábitat, sí se han incluido las poblaciones que habitaban en toda la columna de agua y se encontró una relación positiva entre riqueza y profundidad del embalse. Otros autores constataron relación entre la profundidad del ecosistema acuático y la riqueza del zooplancton (Armengol & Miracle, 1999; Alfonso *et al.*, 2010). En los sistemas de embalses aquí estudiados, la profundidad se relacionó con la diversidad medida como índice de Margalef, que

recordemos es más sensible a las densidades totales alcanzadas, y no tanto al reparto o distribución de individuos en las especies. Resulta muy relevante la importancia de la profundidad con la biodiversidad planctónica, ya que la fluctuación del nivel del agua se relaciona con la profundidad (Alfonso *et al.*, 2010) y los embalses mediterráneos sufren grandes alteraciones de su nivel, resultando ser este hecho uno de los determinantes de la estructura y la dinámica del zooplancton, por ejemplo, en los embalses sicilianos (Naselli-Flores & Barone, 1994; Naselli-Flores *et al.*, 1998; Naselli-Flores, 2003). De modo que los episodios de sequía podrían afectar a la diversidad zooplanctónica de estos embalses, tanto por la pérdida de profundidad y, por tanto, de hábitats, como por la propia desestructuración de la columna de agua debida a los cambios bruscos de nivel.

5.4. Riqueza y diversidad vs edad del embalse

La edad del medio físico es uno de los factores que influyen en la riqueza de especies del zooplancton; el "efecto edad" se considera desde hace tiempo un importante estructurador de la comunidad de zooplancton (Dussart, 1966) y se ha venido subrayando en los últimos años una relación directa entre envejecimiento y riqueza (Dodson *et al.*, 2007; Alfonso *et al.*, 2010). Los embalses son ecosistemas lacustres de reciente construcción y pueden ofrecer una oportunidad única para investigar las primeras etapas de la formación de la comunidad (Popp *et al.*, 1996; Alfonso *et al.*, 2010). Según Alfonso *et al.* (2010), tras una edad crítica de unos 50 años, la riqueza de especies comienza a disminuir con el envejecimiento del sistema y esto está relacionado con un cambio y reordenamiento de la estructura de la comunidad zooplanctónica. Se requiere un periodo relativamente corto para colonizar los nuevos embalses donde la riqueza crece con la edad del sistema (Alfonso *et al.*, 2010); en este sentido Dodson *et al.* (2007) consideran que la búsqueda del efecto positivo de la edad debería realizarse en lagos incluso de menos de 14 años y Popp *et al.* (1996) ya detectaron una disminución de la riqueza de zooplancton en los primeros 22 años del Pawnee Reservoir (Nebraska, Estados Unidos). En el presente estudio, con un rango de edad de los embalses de 10 a 89 años más un embalse (Tibi) de 445 años, no se observa una clara relación entre la edad del embalse y la diversidad o la riqueza. La relación negativa encontrada con el índice de Margalef se debe a que precisamente Tibi, construido en 1591, es eutrófico, pequeño y poco profundo, condiciones ambientales relacionadas con

la riqueza que ya se han analizado anteriormente; si los cálculos se repiten sin los datos de este embalse no se aprecian relaciones estadísticamente significativas ni siquiera para edades menores de 14 años.

5.5. Riqueza y diversidad local vs regional

Gran parte de la investigación sobre la diversidad del plancton se ha basado en la búsqueda de los factores locales que puedan ser determinantes de la estructura de la comunidad (Lampert & Sommer, 1997; O'Sullivan & Reynolds, 2004). En estos estudios los ecosistemas acuáticos se tratan como unidades cerradas; sin embargo, las dinámicas espaciales, las interacciones entre las masas de agua mediante procesos como la dispersión y colonización pueden influir en todas esas interacciones y, por tanto, en la riqueza y diversidad de especies cuando las comunidades locales están directa o indirectamente conectadas con otras (MacArthur & Wilson, 1967; Hanski & Gilpin, 1996; Frisch *et al.*, 2012).

El zooplancton (especialmente los rotíferos) son organismos típicamente considerados como buenos dispersores basándose en su amplia distribución, ciclos de vida partenogenéticos y estados de diapausa, por otra parte, los crustáceos, debido a su tamaño y densidad, presentan mayores limitaciones a su dispersión (Lampert & Sommer, 1997; Wetzel, 2001; Frisch *et al.*, 2012); por ello, los procesos dispersivos pueden considerarse estructuradores de las comunidades locales. La dispersión del zooplancton entre "parches de hábitat discretos" (como lagos, lagunas, embalses y otros cuerpos de agua) se puede dar a través de vectores como los pájaros (Proctor, 1964; Proctor & Malone, 1965; Proctor *et al.*, 1967), el hombre y sus actividades (Duffy *et al.*, 2000; Waterkeyn *et al.*, 2010, Valls *et al.*, 2014) o el viento (Jenkins & Underwood, 1998; Brendonck & Riddoch, 1999). Algunas de estas vías suponen principalmente transporte a larga distancia, considerándose eventos de baja probabilidad (Jenkins & Underwood, 1998). Los estudios que integran la geografía como fuente de la estructura de comunidad tratan: i) la distribución espacial entre lagos como patrones de diversidad (Dodson, 1992; Van den Brink *et al.*, 1994), ii) los efectos de conectividad sobre la riqueza de zooplancton (Pinel-Alloul *et al.*, 1995; Shurin *et al.*, 2000), iii) sobre experimentos que incluyen factores tanto locales como regionales para estimar la importancia relativa de ambos procesos (Lukaszewski *et al.*, 1999; Shurin *et al.*, 2000).

En el presente estudio se han querido analizar dos tipos distintos de dispersión, la realizada mediante vectores de dispersión y la debida al flujo continuo de entrada y salida de los ríos en los embalses. Es fácil suponer que la cercanía entre los ecosistemas acuáticos está relacionada positivamente con este tipo de dispersión, puesto que, a menor distancia entre ellos, es más probable que los animales o humanos se muevan entre ellos o que el viento pueda transportar partículas. Así quedó comprobado en este estudio de embalses, donde existió mayor similitud de especies de zooplancton entre los embalses cercanos que entre los alejados, perdiéndose un 13% de similitud conforme los inventarios se distancian 100 Km.

Una segunda manera de dispersión se debe al movimiento de los individuos adultos y de los estadios de resistencia a través de los elementos conectados (Thorp *et al.*, 1994; Stoeckel *et al.*, 1996; Michels *et al.*, 2001), ya sea por llanuras de inundación (Saunders & Lewis, 1989; Pace *et al.*, 1992), por ríos o por trasvases (Hynes, 1970), que actuarían como corredores biológicos. Los hábitats lénticos en llanuras de inundación intermitentemente anegadas por ríos parecen recibir un gran grupo de colonizadores y tanto huevos de resistencia como adultos pueden desplazarse por el río de un hábitat a otro. Los embalses, como los aquí estudiados, son un buen ejemplo, ya que muchos de ellos pertenecen a una misma cuenca fluvial, así, el río queda embalsado en varias ocasiones a lo largo de su extensión, haciendo que los embalses aguas arriba provean de organismos a los embalses que hay más abajo. En este estudio eso se demuestra claramente, ya que la mayor similitud entre faunas planctónicas se da entre los embalses conectados por el río. Además, no hay diferencias significativas en la similitud que puedan presentar entre los situados en la cabecera de los diferentes ríos, en el cauce medio o en el cauce bajo. No se observa una mayor β -diversidad en las zonas bajas, que se considerarían de aluvión y altamente perturbadas por las entradas de todas las especies que les aporte el río, respecto a las zonas altas. De modo que es más importante el hecho de la conexión entre ecosistemas que la situación frente al flujo o vector del río, o la cantidad de ecosistemas que se hayan recorrido.

Por otra parte, la riqueza se puede relacionar con la heterogeneidad local y que ésta se deba en parte al proceso de saturación (Terborgh & Faaborg, 1980; Cornell & Lawton, 1992), de modo que ambientes más estables, menos perturbados presentarán composiciones con una riqueza y composición menos

fluctuantes y estructuradas en mayor medida por las relaciones bióticas que por los procesos de dispersión (Lukaszewski *et al.*, 1999; Shurin *et al.*, 2000). Sin embargo, la relación de la riqueza con la edad, que podría determinar la saturación, no ha sido encontrada.

Respecto a la cercanía, Dodson (1992) la incluyó como un importante factor positivo (junto con el área del lago y la productividad), contribuyendo a la diversidad, sugiriendo que las fuentes de inmigración eran un factor determinante en la riqueza de especies. Y Shurin *et al.* (2000) vieron que la riqueza local de especies estaba positivamente relacionada con el número de especies en el área de alrededor, un resultado que sugiere un gran papel de la limitación de la dispersión en la formación de la estructura de la comunidad; y muy recientemente, Frisch *et al.* (2012) demuestran de nuevo que distancia y área son determinantes en la estructura de la comunidad de crustáceos, siendo más ubicuos los rotíferos. Una de las pretensiones de nuestro estudio es precisamente analizar si hay diferencia de eficacia en la colonización en función del medio de conexión que hay entre ellos, si la dispersión por vectores es limitada en comparación con el flujo continuo de especies que entran desde el río, o si, en cambio, el zooplancton no se limita su dispersión entre lugares cercanos. Así, se compararon embalses igualmente cercanos en los que se suponía flujo de especies mediante vectores (viento, otros animales), frente a otros en los que, además, había un flujo de agua que los conectaba. Y sí se encontraron diferencias entre ellos, siendo significativamente mayor la similitud entre embalses unidos por un río, sugiriendo que la entrada de especies a través del río condiciona más la estructura de la comunidad. Incluso cuando lo que se comparaba eran embalses conectados y lejanos frente a embalses cercanos, pero no conectados, la influencia de la conexión mediante el río era determinante para la similitud entre las comunidades zooplanctónicas presentes.

Como conclusión de todo lo visto: i) la producción, entendida como mayor eutrofización que permite elevadas concentraciones del recurso algal para el zooplancton, es el factor ambiental más relevante que reduce la diversidad local, y ii) la composición del zooplancton es altamente contagiosa en un sistema como el de cuenca de embalses, siendo mantenida la β -diversidad regional gracias a los sistemas desconectados.

Capítulo 6

Relación de las poblaciones con las variables ambientales

La información de este capítulo tiene relevancia desde el punto de vista de la ecología del zooplancton de embalses, destacando los factores o combinaciones de ellos que parecen determinantes en la distribución de las especies de la red de embalses. De este modo se puede establecer el posible potencial indicador de algunas especies ante variaciones, por ejemplo, de la salinidad o la eutrofia. En los análisis de los datos hemos utilizado estadística multivariante (DCA y correlaciones múltiples), para lo cual hemos utilizado dos tipos de matrices que analizan datos cuantitativos de zooplancton, unas basadas en la densidad de organismos y otras en su biomasa; además, hemos realizado análisis conjuntos de los datos y otros separando inviernos y veranos, lo que nos da un panorama de la importancia relativa de las variables ambientales en la ordenación de nuestros embalses. Basándonos en éstos análisis, se ordenan las especies en un eje de eutrofia y se comparan con las observaciones de otros autores al respecto.

1. ANALISIS MULTIVARIANTES: RELACIÓN ENTRE LAS COMUNIDADES Y EL AMBIENTE

Para estudiar la relación de la comunidad de zooplancton y el medio en el que vive se realizó un análisis de ordenación que incluyera datos de las especies y del ambiente. Como ya se explicó con más detalle en el Material y Métodos (capítulo 2, apartado 2.6.4), el modelo adecuado depende de si las especies responden más o menos linealmente a los gradientes ambientales o lo hacen de forma unimodal.

Para ello, se analizaron primero los datos de las especies mediante un DCA (“detrended correspondence analysis”) para observar la longitud de gradiente en la ventana de registro. Si la longitud máxima de gradiente supera las cuatro desviaciones estándar, los datos muestran una fuerte respuesta unimodal (ter Braak & Smilauer, 1998) y hay que utilizar un modelo acorde con ello. Sin embargo, el valor máximo de gradiente para los datos de densidad de especies fue de 3,2 y el de biomasa, de 2,8, de modo que se puede considerar que en ninguno de los casos las especies muestran una intensa respuesta unimodal a las variables ambientales, por lo que seleccionaremos el análisis de redundancia (RDA), ya que es un método de ordenación para datos con respuesta lineal.

Como complemento a los análisis de ordenación, también se realizaron análisis de correlaciones múltiples para estudiar la relación entre las abundancias de las especies encontradas y las variables ambientales estudiadas.

1.1. Análisis de ordenación. Principales variables ambientales

Por lo que respecta al RDA realizado con la densidad poblacional, la selección automática de variables (selección de variables paso a paso: “*forward selection*”, con test de Montecarlo), dio como resultado (Fig. 6.1) que las 12 primeras variables fueron significativas ($p < 0,05$) y, tras la incorporación del “Volumen del embalse” al modelo, se observa un marcado descenso en la significación. Por tanto, estas 12 variables son las que serán incorporadas a los posteriores análisis de redundancias para estudiar la relación entre las variables ambientales y la densidad de especies de zooplancton.

Estas variables, por orden de varianza explicada, son: densidad media de algas verdes (AVMD), temperatura (TEMP), conductividad (COND), latitud (LATI), biomasa de fitoplancton (BFIT), pH, concentración media de clorofila a (CLMD), concentración de clorofila a de la zona fótica (CHLA), concentración de nitrógeno total (NTOT), altitud (ALTI), área y volumen (VOLLU). El hecho de que el 85% (35% de un total de 41%) de la varianza total explicada con el modelo completo se explique con estas primeras 12 variables muestra su importancia.

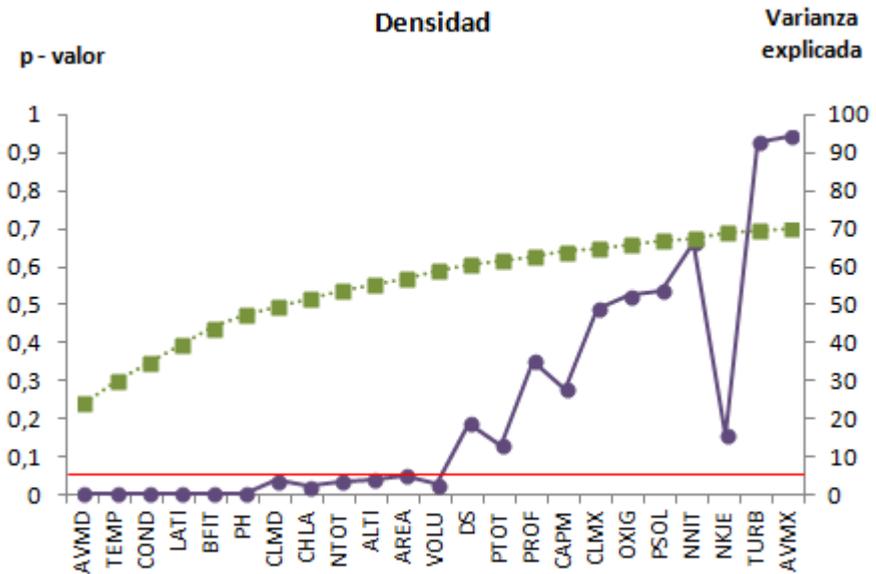


Figura 6.1. Resultado de la selección automática de las variables ambientales para el RDA, realizado con la densidad de zooplancton. Varianza explicada acumulada (cuadrados), y valor de probabilidad (círculos) de las variables ambientales. La línea roja muestra el valor de significación por debajo del cual las variables son incorporadas al ajuste.

En el RDA realizado con la biomasa (Fig. 6.2), se observa también un importante descenso en la significación tras la incorporación de la "Concentración de fósforo total" al modelo; hasta esta variable, todas muestran un valor de probabilidad (p) inferior a 0,05. Por tanto, estas 9 primeras variables serán incorporadas al RDA para estudiar la relación entre las variables ambientales y la biomasa de las especies de zooplancton. Estas variables, por orden de varianza explicada, son: biomasa de fitoplancton (BFIT), temperatura

(TEMP), latitud (LATI), turbidez (TURB), profundidad (PROF), área, pH, capacidad máxima (CAPA) y concentración de fósforo total (PTOT). De nuevo un alto porcentaje, el 84% (41% de un total de 49%), de la varianza total explicada con el modelo completo se debe a estas primeras 9 variables.

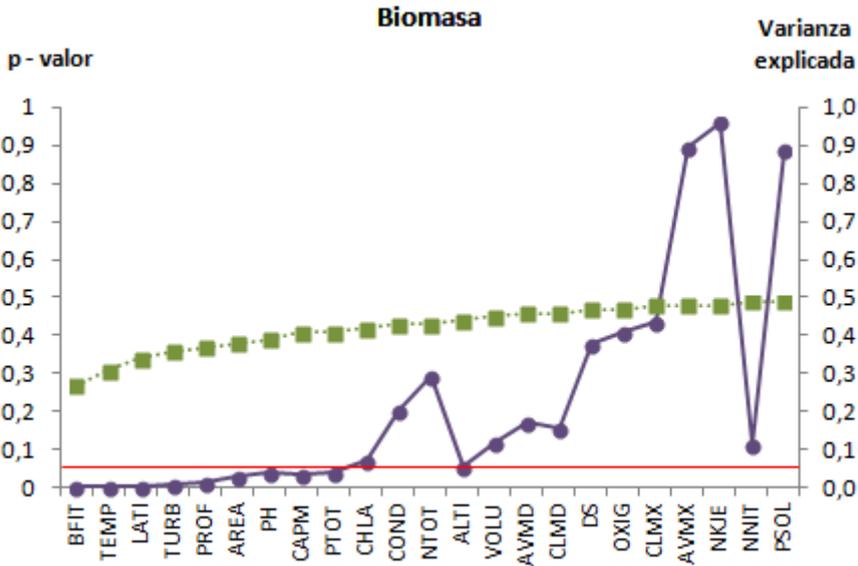


Figura 6.2. Resultado de la selección automática de las variables ambientales para el RDA realizado con la biomasa de zooplancton. Varianza explicada acumulada (cuadrados), y valor de probabilidad (p) (círculos) de las variables incorporadas. La línea roja muestra el valor de significación por debajo del cual las variables son incorporadas al ajuste.

Dentro de las variables seleccionadas, tanto para la densidad como para la biomasa, aparecen principalmente variables indicadoras de la producción primaria, como son la concentración de clorofila *a* y la densidad de algas verdes, la biomasa de fitoplancton o la turbidez del agua. También aparecen las concentraciones de nutrientes, como el nitrógeno total en la densidad y el fósforo total para la biomasa, aunque destaca que, de las variables relacionadas con los nutrientes, sólo hayan sido seleccionadas estas dos. Esto probablemente sea debido a la alta correlación que existe entre éstas y las indicadoras de la producción primaria. También se seleccionaron variables relacionadas con las condiciones del sistema o su localización, como la temperatura, conductividad, pH, latitud y altitud. Y por último, las relacionadas con el tamaño del sistema como el área, volumen, profundidad y capacidad máxima.

1.2. Ordenación de los embalses en base al ambiente y al zooplancton

El RDA nos permite separar qué proporción de la varianza de las muestras de zooplancton se debe a su propia composición y qué porcentaje de varianza queda explicado por los diferentes ambientes donde aquellas se hallaron (Tabla 6.1). Los análisis se han realizado a partir de datos de densidad y biomasa por separado. La razón es que ambas medidas de abundancia aportan información complementaria. La densidad, al no tener en cuenta el tamaño de los organismos, nos informa del número de individuos que coexisten y de los crecimientos o decrecimientos poblacionales; se suele emplear para estudiar organismos de menor tamaño como los rotíferos. La biomasa, en cambio, al tener implícito el tamaño de los organismos, informa más sobre la producción secundaria que se está dando y se debe utilizar en estudios que incluyan organismos de tamaños muy diferentes, como en este caso los rotíferos y los microcrustáceos adultos; éstos últimos además son los grandes depredadores y competidores del zooplancton. De modo que trabajando con densidad adquieren mayor relevancia relativa los rotíferos y si la variable respuesta es la biomasa, se observa mejor la influencia de los microcrustáceos.

En cuanto a la varianza total explicada por los análisis (Tabla 6.1), la suma de todos los valores propios canónicos es superior en los análisis realizados a partir de la matriz de biomasa (0,490) que en los realizados con la matriz de densidad (0,407). El porcentaje de varianza explicada de la relación especies-ambiente también es mayor en los análisis de biomasa que en los de densidad. Los dos primeros ejes acumulan una varianza explicada de la relación especies-ambiente de 77,1 (en biomasa) y 58,9 (en densidad). En los dos casos el primer eje explica un porcentaje de varianza mucho más elevado que el segundo.

La distribución de las muestras obtenida mediante los RDA realizados a partir de las variables ambientales y la densidad de zooplancton o su biomasa, se muestran respectivamente en las figuras 6.3 y 6.4. En ambos casos el eje 1 está relacionado básicamente con el estado trófico del sistema, las variables más correlacionadas positivamente con él son las indicadoras de la producción primaria, como la densidad media de algas verdes, la biomasa de fitoplancton, la concentración media de clorofila *a* y la concentración de clorofila *a* de la zona fótica, para la densidad; y la biomasa de fitoplancton y la turbidez, para la biomasa.

Tabla 6.1. Algunos datos de los RDA realizados con densidad y biomasa del zooplancton, frente a las variables ambientales seleccionadas, relativos a los dos primeros ejes extraídos en el análisis.

| | Densidad | | Biomasa | |
|--|----------|-------|---------|-------|
| | Eje 1 | Eje 2 | Eje 1 | Eje 2 |
| Valores propios: | 0,194 | 0,046 | 0,326 | 0,052 |
| Correlaciones especies-ambiente: | 0,870 | 0,626 | 0,851 | 0,733 |
| Porcentaje acumulado de varianza de datos de especies: | 19,4 | 24,0 | 32,6 | 37,8 |
| de la relación especies-ambiente: | 47,5 | 58,9 | 66,5 | 77,1 |
| Varianza total. Suma de todos los: | | | | |
| - valores propios | 1 | | 1 | |
| - valores propios canónicos | 0,407 | | 0,490 | |

Es decir, el eje 1 se relaciona positivamente (tanto para la densidad como la biomasa) con una mayor producción primaria y turbidez del agua. En cambio, las variables que tienen una relación negativa con este eje son para la densidad: la latitud, volumen y altitud; y para la biomasa: la latitud, la profundidad y capacidad máxima. Es decir, relacionado negativamente con el eje 1 se encuentra el tamaño del sistema y su posición en el entorno: un mayor tamaño (volumen, capacidad, profundidad...) está relacionado negativamente con el eje 1, y también lo están una mayor altitud y latitud (en el caso de la densidad) y latitud (en el caso de la biomasa); y por tanto, también lo estarán con las variables indicadoras de eutrofia.

Como se observa en las figuras 6.3 y 6.4, los embalses (o las muestras) que fueron considerados hipertróficos se sitúan en nuestra ordenación en la parte positiva del eje 1 asociado con las variables indicadoras de la eutrofia. Relacionados también positivamente con el eje 1, pero no tanto, aparecen situados los embalses eutróficos; en el lado negativo del eje 1, se hallan los mesotróficos y oligotróficos, aunque débilmente relacionados. Es decir, se observa una mayor segregación de las muestras y, por tanto, una mayor diferenciación de las comunidades zooplanctónicas, en los embalses de mayor nivel trófico.

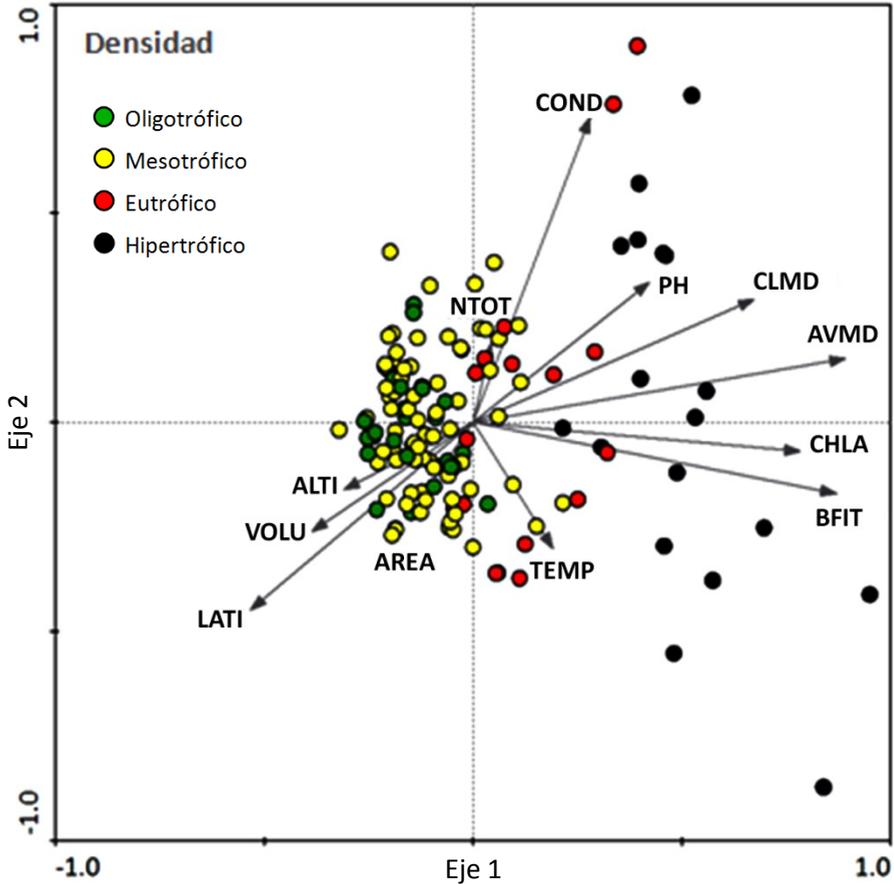


Figura 6.3. Ordenación de las muestras de los embalses en el plano formado por los dos primeros ejes extraídos mediante un RDA, realizado a partir de la densidad de zooplancton y las variables ambientales. Los colores indican la categoría trófica de la muestra según se explica en el capítulo 2. Abreviaturas, como en el Anexo 3.

Para el análisis de la densidad (Fig. 6.3), el eje 2 está relacionado estrechamente con la conductividad; la segregación de las muestras respecto a éste es más acusada en los embalses de mayor eutrofia. Así, Tibi (hipertrófico y con mayor conductividad) se sitúa en la parte superior-derecha del gráfico y Bellús (hipertrófico y con baja conductividad), en la parte inferior-derecha.

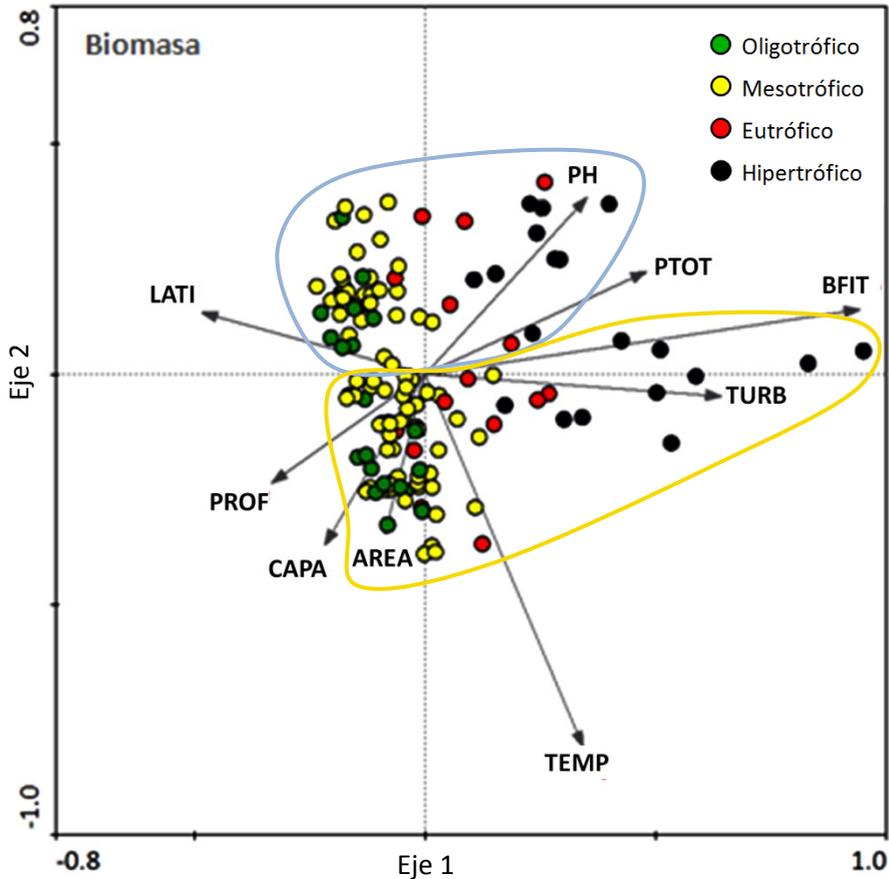


Figura 6.4. Ordenación de las muestras de los embalses en el plano formado por los dos primeros ejes extraídos mediante un RDA, realizado a partir de la biomasa de zooplancton y las variables ambientales. Los colores indican la categoría trófica de las muestras según se explica en el capítulo 2; la línea amarilla incluye la mayor parte de muestras de verano y la azul las de invierno. Abreviaturas, como en el Anexo 3.

En cambio usando la biomasa (Fig. 6.4), el eje 2 está relacionado intensa y negativamente con la temperatura, por lo que hemos diferenciado dos grupos de muestras: la parte superior que engloba las muestras de invierno y la parte inferior que engloba las de verano. Hay que destacar que en las muestras de verano es más acusado el efecto del estado trófico en el sistema (hay mayor dispersión) que en las de invierno.

Por lo que respecta al resto de variables seleccionadas para realizar los análisis de redundancia, cabe destacar en primer lugar la ordenación de las variables que miden la concentración de nutrientes. Como ya se comentó en el anterior apartado, sólo dos de ellas se seleccionaron: la concentración de nitrógeno total en el análisis de la densidad, variable que aparece en los resultados relacionada negativamente con la temperatura y positivamente con la conductividad, aunque con una baja correlación; y la concentración de fósforo total en el análisis de la biomasa, variable que aparece en los resultados relacionada positivamente con el eje 1 (relacionado con la eutrofia).

También debo destacar la selección del pH entre las variables más importantes en la estructuración de la comunidad de zooplancton de los embalses. En ambos casos el pH se encuentra relacionado positivamente con los ejes 1 y 2, es decir, a mayores niveles de estado trófico, mayores conductividades, menores temperaturas y menor tamaño encontramos unos mayores niveles de pH.

La posición detallada de los diferentes embalses en invierno y verano (Fig. 6.5) pone de manifiesto que los embalses más eutróficos: Bellús (BEL), Benagéber (BNR) y Tibi (TIB) se sitúan a la derecha de la gráfica, bastante separados del resto; Forata (FOR) ocupa una situación intermedia y la gran mayoría de embalses se agrupa en la zona izquierda del gráfico. Algunos embalses presentan pocos cambios en su posición entre las muestras de verano y las de invierno, pero otros cambian mucho, tanto respecto al primer eje (por lo general, aumenta la eutrofia en verano) como respecto al segundo, que separa las muestras sobre todo por la temperatura. En la zona superior izquierda de la gráfica se sitúan la mayoría de muestras de embalses meso-oligotróficos en invierno, con menores diferencias entre ellos.

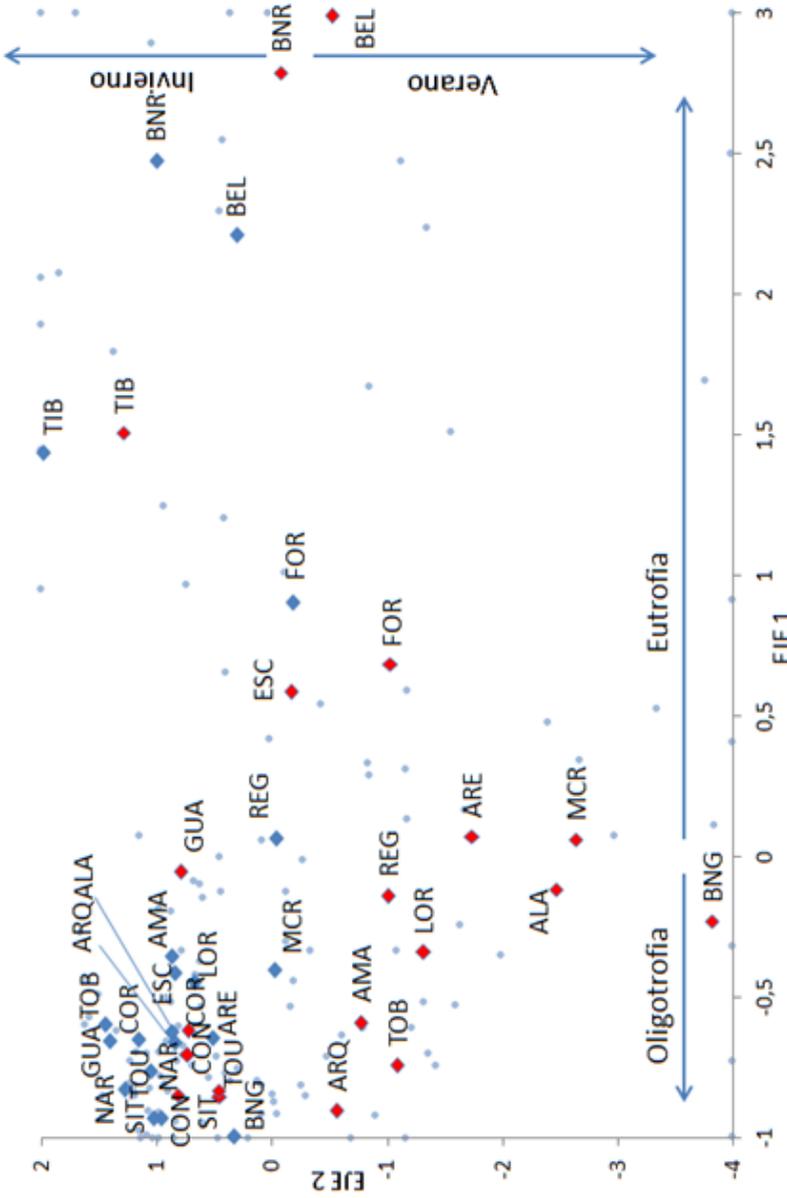


Figura 6.5. Ordenación de los embalses en el plano formado por los dos primeros ejes extraídos mediante un análisis de redundancia (RDA), realizado a partir de la biomasa de zooplancton. Los rombros azules (rojos) muestran el promedio de las muestras de invierno (verano) para cada embalse. Los puntos indican la distribución de todas las muestras; algunos de ellos con valores más extremos se han ajustado a los valores máximos indicados en los ejes.

1.3. Ordenación de las poblaciones en función del ambiente

Las especies que muestran mayores correlaciones con los ejes son las que se encuentran relacionadas positivamente con el eje 1 y, por tanto, con la eutrofia (Figs. 6.6 y 6.7). Estas especies son las mismas tanto en densidad como en biomasa; y fueron en el caso de microcrustáceos: *Acanthocyclops americanus* (AA), *Moina micrura* (MM), *Bosmina longirostris* (BL) y *Ceriodaphnia dubia* (CD), en orden decreciente de correlación positiva con el eje 1, para densidad y biomasa, aunque con valores superiores de correlación para la biomasa.

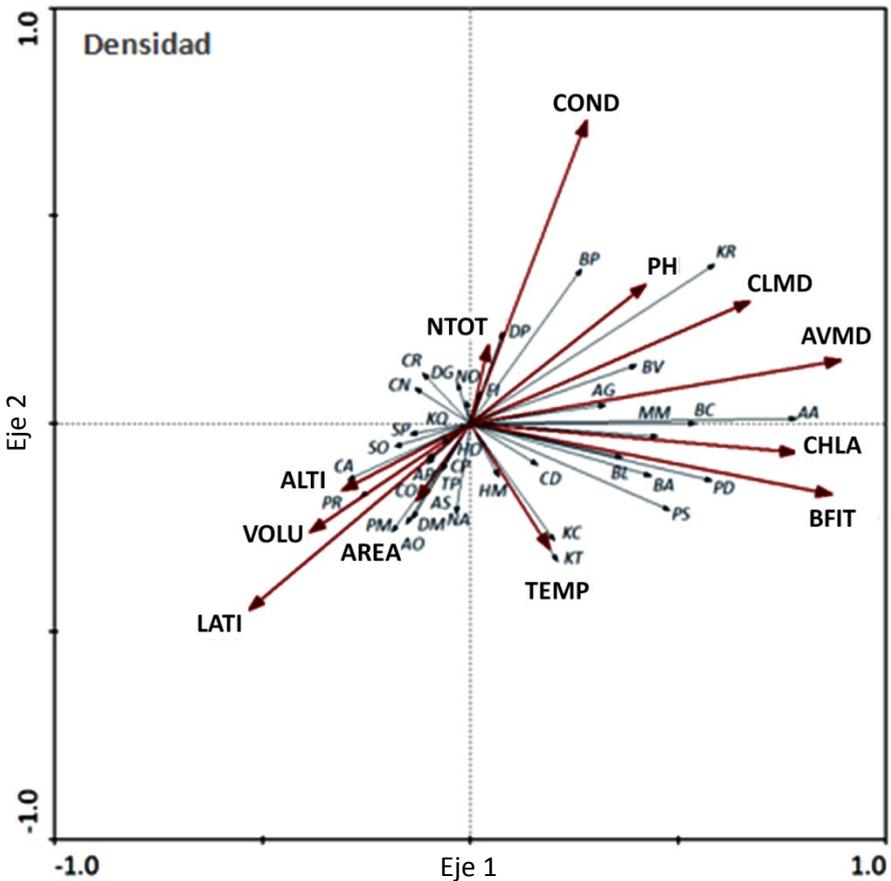


Figura 6.6. Ordenación de las especies de zooplancton en el plano formado por los dos primeros ejes extraídos mediante un RDA, realizado a partir de la densidad de zooplancton y las variables ambientales. Abreviaturas, como en el Anexo 3.

Los rotíferos también son los mismos, pero en diferente orden con respecto al eje 1; para la densidad: *Keratella tropica* (KR), *Polyarthra dolichoptera* (PD), *Brachionus calyciflorus* (BC), *Pompholyx sulcata* (PS), *Brachionus angularis* (BA), *Brachionus variabilis* (BV), *Asplanchna girodi* (AG), *Brachionus plicatilis* (BP), *Keratella cochlearis* var. *tecta* (KT) y *Keratella cochlearis* (KC); y para la biomasa, *Brachionus calyciflorus* (BC), *Polyarthra dolichoptera* (PD), *Brachionus angularis* (BA), *Keratella cochlearis* var. *tecta* (KT), *Keratella cochlearis* (KC), *Pompholyx sulcata* (PS), *Keratella tropica* (KR), *Brachionus plicatilis* (BP), *Brachionus variabilis* (BV) y *Asplanchna girodi* (AG).

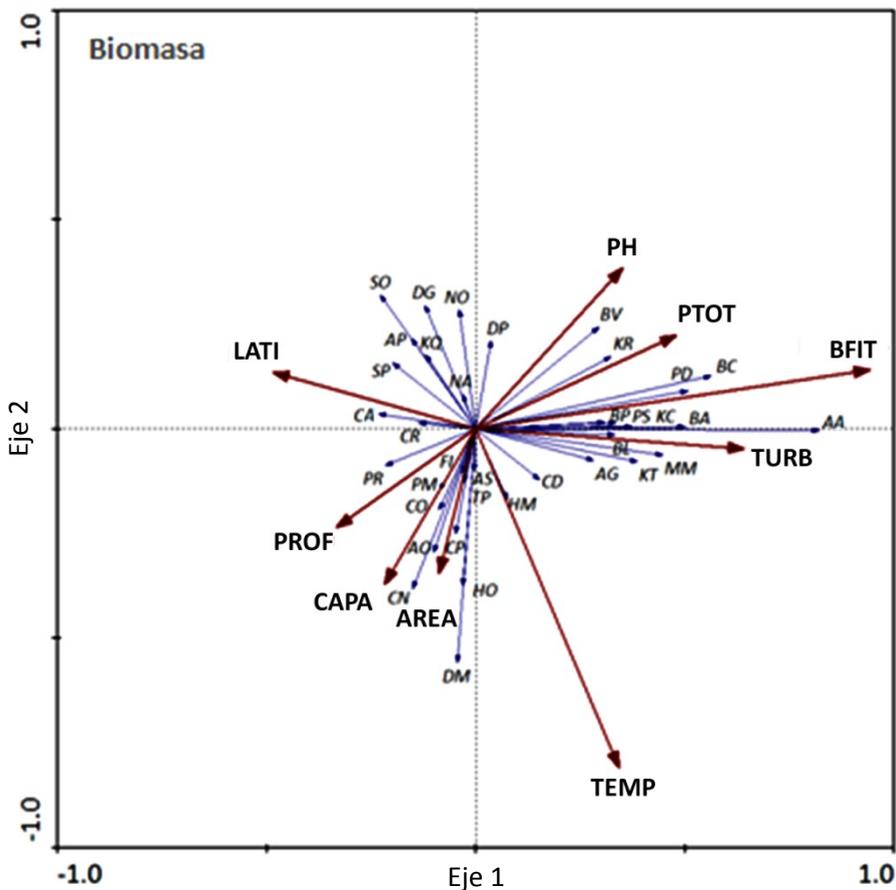


Figura 6.7. Ordenación de las especies de zooplancton en el plano formado por los dos primeros ejes extraídos mediante un análisis de redundancia (RDA), realizado a partir de la biomasa de zooplancton y las variables ambientales. Abreviaturas, como en el Anexo 3.

El eje 2 de la densidad (Fig. 6.6) está relacionado positivamente con la conductividad y, en menor medida, con el pH; y negativamente, con latitud y la temperatura; este eje diferencia especies como los rotíferos *Keratella tropica* y *Brachionus plicatilis* y el microcrustáceo *Daphnia pulicaria* en la parte positiva; y los rotíferos *Keratella cochlearis* var. *tecta*, *Keratella cochlearis*, *Polyarthra major* y *Ascomorpha ovalis*, y el microcrustáceo *Diaphanosoma mongolianum*, en la negativa.

El eje 2 de la biomasa (Fig. 6.7) se relaciona negativamente con la temperatura y, en menor medida, con variables del tamaño del ecosistema (capacidad, área y profundidad); y positivamente, con pH, y, en menor medida, fósforo total y latitud. Este eje diferencia principalmente especies estivales en la parte inferior del gráfico, como los rotíferos *Hexarthra oxyuris* y *Ascomorpha ovalis* y los microcrustáceos *Diaphanosoma mongolianum*, *Copidodiptomus numidicus* y *Ceriodaphnia pulchella*; y otras relacionadas con los periodos invernales (en la parte superior), como los rotíferos *Synchaeta oblonga*, *Brachionus variabilis*, *Asplanchna priodonta* y el género *Notholca*; y los microcrustáceos *Daphnia galeata* y *Daphnia pulicaria*.

1.4. Análisis de ordenación estacional

Algunas especies de zooplancton son estenotermas y presentan una marcada estacionalidad; para evitar que las diferencias estacionales influyeran en nuestra ordenación se analizaron (mediante nuevos RDA) las muestras de verano e invierno por separado. Los datos de densidad (Fig. 6.8) y biomasa (Fig. 6.9) de verano y los de densidad (Fig. 6.10) y biomasa (Fig. 6.11) de invierno se han representado integrando la distribución de muestras y especies en el mismo gráfico.

Para estos análisis también se preseleccionaron las variables con el procedimiento descrito anteriormente y sólo fueron incorporadas al análisis las que eran estadísticamente significativas ($p < 0,05$). Las variables incorporadas a cada uno de los análisis, por tanto, fueron distintas, al no ser seleccionadas las mismas para cada caso; a pesar de ello, las variables resultantes son bastante coincidentes.

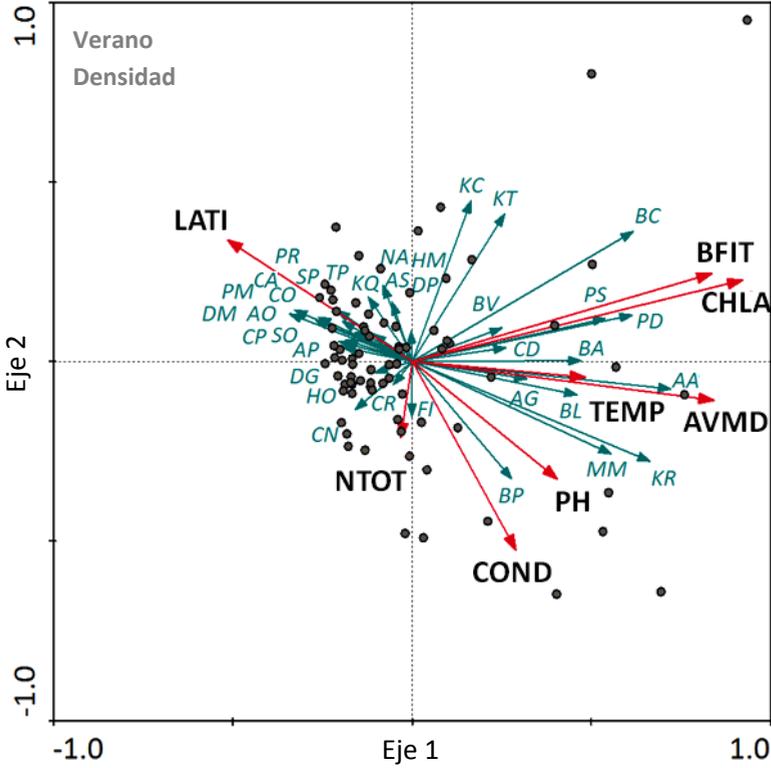


Figura 6.8. Ordenación de las muestras (puntos) y las especies de zooplancton en el plano formado por los dos primeros ejes extraídos mediante un análisis de redundancia (RDA), realizado a partir de la densidad de zooplancton y las variables ambientales en verano. Abreviaturas, como en el Anexo 3.

En el caso del RDA con la densidad de zooplancton en verano (Fig. 6.8) se seleccionaron las primeras 8 variables, sumando entre ellas el 70% (37% frente al 53%) de la varianza total explicada por el modelo completo. Estas variables fueron: concentración de clorofila a , latitud, biomasa de fitoplancton, pH, densidad media de algas verdes, conductividad, nitrógeno y temperatura. El porcentaje de varianza acumulada explicada por los dos primeros ejes de los datos de especies fue 28,3 y el de la relación especies-ambiente, 76,4.

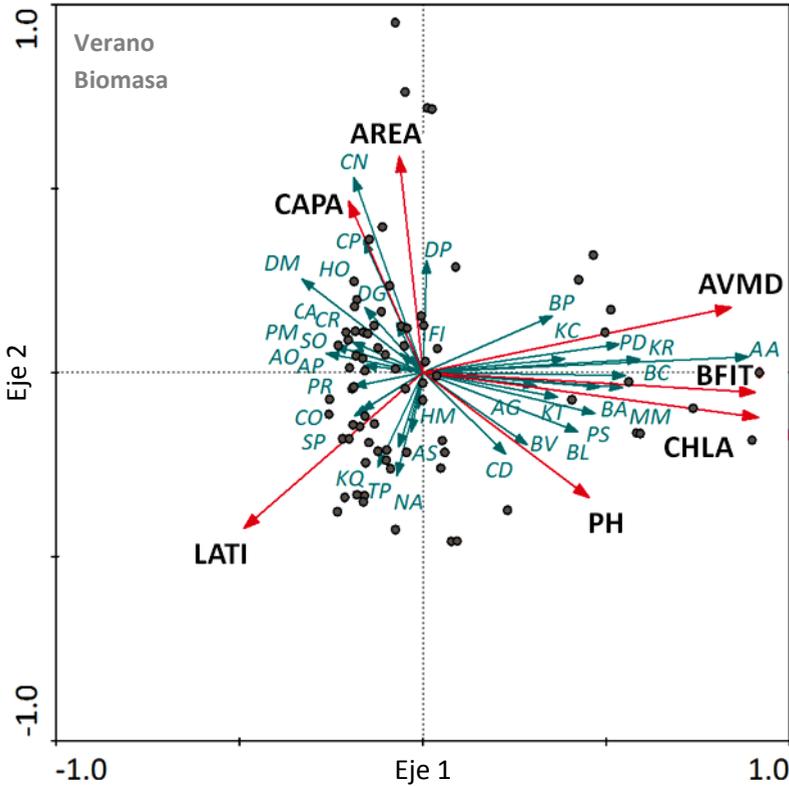


Figura 6.9. Ordenación de las muestras (puntos) y las especies de zooplancton en el plano formado por los dos primeros ejes extraídos mediante un análisis de redundancia (RDA), realizado a partir de la biomasa de zooplancton y las variables ambientales de las muestras de verano. Abreviaturas, como en el Anexo 3.

En el caso del RDA con la biomasa de zooplancton en verano (Fig. 6.9) se seleccionaron las primeras 7 variables, sumando entre ellas el 80% (52% frente al 65%) de la varianza total explicada por el modelo completo. Estas variables fueron: concentración de clorofila a , biomasa de fitoplancton, latitud, pH, densidad media de algas verdes, área y capacidad máxima. El porcentaje de varianza acumulada explicada para los dos primeros ejes de los datos de especies ascendió a 49,4 y el de la relación especies-ambiente, 94,7.

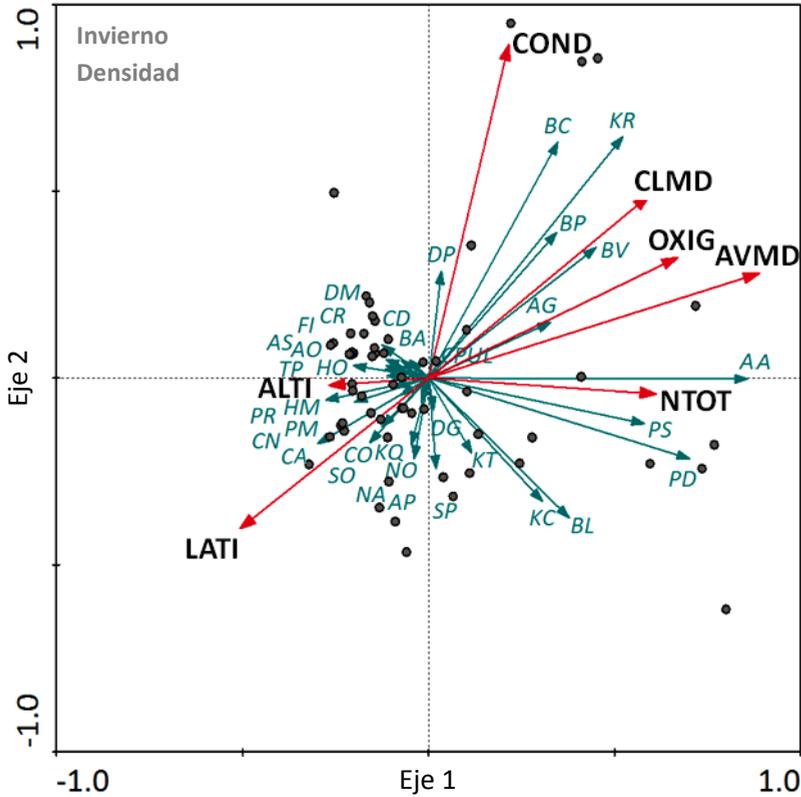


Figura 6.10. Ordenación de las muestras (puntos) y las especies de zooplancton en el plano formado por los dos primeros ejes extraídos mediante un análisis de redundancia (RDA), realizado a partir de la densidad de zooplancton y las variables ambientales de las muestras de invierno. Abreviaturas, como en el Anexo 3.

En el caso del RDA con la densidad de zooplancton en invierno (Fig. 6.10) se seleccionaron las primeras 7 variables, sumando entre ellas el 72% (46% frente al 64%) de la varianza total explicada por el modelo completo. Estas variables fueron: densidad media de algas verdes, conductividad concentración media de de clorofila *a*, latitud, altitud, concentración de oxígeno disuelto y concentración de nitrógeno total. Con esta selección de variables el porcentaje de varianza acumulada explicada para los dos primeros ejes de los datos de especies fue de 40,8 y de la relación especies-ambiente, de 89,5.

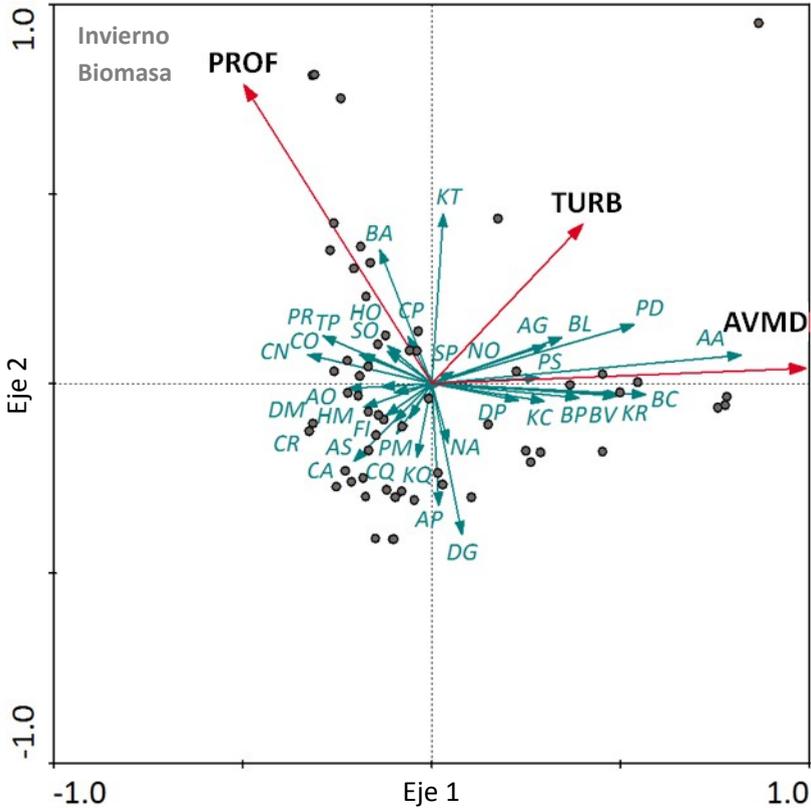


Figura 6.11. Ordenación de las muestras (puntos) y las especies de zooplancton en el plano formado por los dos primeros ejes extraídos mediante un análisis de redundancia (RDA), realizado a partir de la biomasa de zooplancton y las variables ambientales de las muestras de invierno. Abreviaturas, como en el Anexo 3.

En el caso del RDA con la biomasa de zooplancton en invierno (Fig. 6.11) se seleccionaron únicamente las primeras 3 variables, sumando entre ellas el 45% (24% frente al 53%) de la varianza total explicada por el modelo completo. Estas variables son: densidad media de algas verdes, profundidad y turbidez. El porcentaje de varianza acumulada explicada para los dos primeros ejes de los datos de especies supuso 23,3 y el de la relación especies-ambiente 100%, al ser sólo 3 variables.

Cabe destacar que en todos los casos el eje 1, que es el que mayor porcentaje de varianza explica, la sigue estando muy relacionado con el estado trófico, aunque el tamaño y posición sigan influyendo en la parte negativa del eje; además, en el caso de la densidad de verano también aparece relacionada positivamente la temperatura. El eje 2, en todos los casos acumula una varianza explicada muy baja con respecto al eje 1; en densidad, la variable principal que domina este eje es la conductividad, igual que sucedía cuando tomábamos los datos de verano e invierno juntos; sin embargo, en biomasa cambia, cuando tomábamos todas las muestras para el análisis era la temperatura la correlacionada con el eje 2, pero ahora que se han separado los veranos e inviernos, es el tamaño del sistema, ya sea la profundidad, la capacidad máxima o el área.

1.5. Estudio de la covariación de las densidades y biomásas de las diferentes poblaciones halladas con las variables ambientales

Este análisis se realizó como complemento de los anteriores y para estudiar la respuesta individual de cada una de las especies a cada una de las variables ambientales, sin que los resultados se encontrasen influenciados por el resto de especies y variables. Además, en este estudio se incluyeron todas las variables y no sólo las seleccionadas en los RDA.

En las tablas 6.2 y 6.3 se resume la información obtenida al realizar el análisis de correlación múltiple entre la abundancia de zooplancton y las variables ambientales, se muestran aquellas variables que tuvieron correlaciones (coeficiente de Spearman) estadísticamente significativas clasificadas por grupos de variables que presentaban cierta afinidad. Se dieron correlaciones significativas entre la situación geográfica de los embalses (latitud y altitud) y algunas especies de zooplancton. La especie mejor correlacionada con la latitud (ρ de Spearman $> 0,5$) fueron *Polyarthra major* y *Cyclops* cf. *abyssorum*, que estaban correlacionadas negativamente; es decir, se puede considerar que estas especies son menos habituales en los embalses del sur de la Confederación Hidrográfica del Júcar. En cuanto a la altitud, destacan *Synchaeta oblonga* y *Neolovenula alluaudi*, con correlaciones positivas y estadísticamente significativas, denotando que son más frecuentes en embalses de mayor altitud.

El tamaño del sistema no muestra grandes correlaciones con las especies que componen la comunidad zooplanctónica, y sólo se han encontrado tres valores altos (ρ Spearman $> 0,4$) para *Polyarthra remata*, relacionada positivamente con el tamaño (área, capacidad, volumen y profundidad) y *Acanthocyclops americanus*, que está correlacionado negativamente con la profundidad.

La condiciones del agua muestran algunos resultados destacables, como son la correlación positiva, elevada (ρ Spearman $\geq 0,4$) y significativa de las especies del género *Hexarthra* y de *Diaphanosoma mongolianum* con la temperatura, siendo de este modo propias de aguas estivales, y negativa con género *Notholca* y con *Synchaeta oblonga*, relacionadas de este modo con las aguas invernales. En cuanto a la conductividad y el pH no existen correlaciones muy elevadas (ρ Spearman por debajo de $0,4$) con las especies zooplanctónicas. Sin embargo, la concentración de oxígeno sí encontramos correlaciones elevadas, significativas y negativas con *Ascomorpha ovalis*, *Hexarthra mira* y *Diaphanosoma mongolianum*, especies que aparecieron mayoritariamente en verano.

Respecto a las concentraciones de nutrientes, considerando las diferentes formas del nitrógeno y fósforo (Tabla 6.3), cabe destacar que ninguna de las correlaciones con las especies de zooplancton estudiadas fue muy elevada. Los mayores valores de ρ de Spearman se encontraron entre la concentración nitratos y nitrógeno total con *Hexarthra mira*, y de fosfatos y fósforo total con *Diaphanosoma mongolianum*.

Finalmente, las variables que mostraron mejores correlaciones con las especies de zooplancton fueron las relativas a con la producción primaria. Destacan, entre ellas, las correlaciones significativas y positivas del copépodo *Acanthocyclops americanus*, del cladócero *Moina micrura* y de los rotíferos *Brachionus calyciflorus*, *Keratella tropica* y *Polyarthra dolichoptera*; menos abundantes son las especies relacionadas negativa y significativamente con la producción primaria; como *Ascomorpha ovalis*, *Collotheca* spp., *Hexarthra oxyuris*, *Polyarthra remata* y el cladócero *Diaphanosoma mongolianum*.

Tabla 6.2. Análisis de correlaciones múltiples (rho de Spearman) de la densidad de las poblaciones y las principales variables estudiadas. Para simplificar la tabla sólo se muestran las correlaciones significativas a nivel de $p \leq 0,01$. Se somborean en naranja las correlaciones negativas y en verde, las positivas. Abreviaturas, como en el Anexo 3.

| | | LATI | ALTI | AREA | CAPM | VOLU | PROF | TEMP | COND | PH | OXIG | |
|------------|------|-------|-------|------|------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| ROTÍFEROS | AO | | 0,25 | | | | | 0,30 | -0,31 | -0,38 | -0,46 | |
| | AS | | | | | | | | | | | |
| | AP | 0,39 | | | | | | | | -0,30 | | |
| | AG | -0,30 | | | | | | 0,23 | 0,31 | 0,25 | | |
| | BA | -0,26 | | | | | | 0,36 | | | -0,24 | |
| | BC | | | | | | | | | 0,27 | | |
| | BP | | | | | | | 0,25 | | | | |
| | BV | | | | | | | | | 0,31 | | |
| | CO | | | | | | | | -0,27 | | -0,23 | |
| | FI | | | | | | | | | | | |
| | HM | | | | | -0,23 | -0,27 | 0,39 | | | | -0,45 |
| | HO | | | | | | 0,30 | 0,47 | | -0,36 | -0,35 | |
| | KC | | | | | | | | | | | |
| | KT | | | | | 0,30 | | | 0,23 | | -0,26 | -0,30 |
| | KQ | | | | | | | | | | | |
| | KR | -0,26 | | | | | -0,24 | 0,27 | 0,34 | 0,23 | | |
| | NO | | | | | | | -0,39 | | | | 0,24 |
| | PD | -0,37 | | | | | -0,31 | -0,26 | | | | |
| | PM | 0,54 | 0,24 | | | | | | | | | |
| | PR | 0,30 | | 0,39 | 0,46 | 0,46 | 0,34 | | | | | |
| PS | | | | | | | | | | | | |
| SO | 0,37 | 0,39 | | | | 0,26 | -0,51 | | | | 0,26 | |
| SP | | | | | | 0,31 | -0,29 | | | | | |
| CLADÓCEROS | BL | | | | | | | | | | | |
| | CP | | | | | | 0,25 | | | -0,22 | | |
| | CD | | | | | | | 0,26 | | | | |
| | CR | | -0,29 | | | | | | | | | |
| | DG | | | | | -0,25 | | -0,26 | | | | |
| | DP | | | | | | | -0,31 | | | | |
| | DM | | | | | | | -0,52 | | -0,35 | -0,59 | |
| | MM | | | | | | | 0,33 | | 0,26 | -0,26 | |
| COPEÓPODOS | AA | -0,34 | | | | -0,34 | -0,43 | 0,25 | | | | |
| | CA | 0,53 | 0,25 | | | | | -0,32 | | | | |
| | TP | | -0,25 | | | | | | | | | |
| | NA | 0,42 | 0,34 | | | | | | | | | |
| | CN | | -0,29 | 0,23 | 0,29 | | | | | -0,26 | | |

Tabla 6.3. Análisis de correlaciones múltiples (rho de Spearman y valor de p) de la densidad de las poblaciones de zooplancton y las variables relacionadas con el estado trófico. Se muestran las correlaciones significativas ($p \leq 0,01$). En naranja, correlaciones negativas y en verde, las positivas. Abreviaturas, como en el Anexo 3.

| | DS | TURB | CL MX | CL MD | AV MX | AV MD | CHLA | BFIT | NITR | NKJE | NTOT | PSOL | PTOT | |
|-------------------|------|-------|----------|----------|----------|----------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| ROTÍFEROS | AO | 0,30 | | -0,29 | -0,30 | -0,33 | -0,22 | | | | -0,26 | -0,27 | | |
| | AS | | | | | | | | | | | | | |
| | AP | | | | | | | | | | | | | |
| | AG | -0,27 | | 0,30 | 0,25 | 0,29 | 0,23 | 0,31 | 0,36 | | | | | |
| | BA | | | | | | | 0,26 | | | | | | |
| | BC | -0,36 | 0,25 | | 0,24 | 0,30 | 0,29 | | | | | 0,28 | 0,28 | |
| | BP | | | | | | 0,23 | | | | | | | |
| | BV | | | | | | | 0,24 | | | | | | |
| | CO | 0,32 | | | | -0,29 | -0,37 | | | | | | -0,30 | |
| | FI | | | | | | | -0,26 | | | | | | |
| | HM | | | | | | | 0,23 | -0,36 | | -0,36 | | | |
| | HO | 0,26 | | -0,23 | -0,36 | | -0,26 | -0,28 | | | | | -0,25 | |
| | KC | | | 0,23 | | | | | 0,27 | -0,24 | | | | |
| | KT | | | | -0,26 | | | | | | -0,26 | -0,25 | -0,28 | |
| | KQ | | -0,25 | | | | | | | | | | | |
| | KR | -0,32 | 0,30 | 0,25 | 0,25 | 0,34 | 0,33 | 0,33 | 0,35 | | | | | |
| | NO | | | | | | | | | | | | 0,25 | |
| | PD | -0,34 | | 0,23 | 0,27 | 0,29 | 0,33 | 0,29 | 0,30 | | 0,26 | | | |
| | PM | | | | -0,23 | -0,26 | -0,22 | | | | | | | |
| | PR | 0,43 | | -0,27 | -0,26 | -0,32 | -0,34 | | | | | | | |
| PS | | | | | | | 0,29 | 0,26 | | | | | | |
| SO | 0,27 | -0,25 | | | -0,34 | | | -0,38 | | | | | | |
| SP | 0,23 | -0,27 | | | | | | | 0,26 | | 0,24 | | | |
| CLADÓCEROS | BL | | 0,23 | | | | 0,31 | 0,26 | | | | | | |
| | CP | | | | -0,25 | | | | | | | | -0,24 | |
| | CD | | | | | | | 0,25 | | | | | | |
| | CR | | | | | | -0,23 | -0,28 | 0,23 | | | | | |
| | DG | | | | | | | | | | | | | |
| | DP | | | | | | | | | | | | | |
| | DM | 0,28 | | | -0,32 | -0,24 | -0,33 | | | -0,24 | -0,26 | -0,30 | -0,33 | -0,29 |
| | MM | -0,31 | 0,30 | 0,26 | 0,24 | 0,32 | 0,32 | 0,27 | 0,25 | -0,26 | 0,25 | | | |
| | AA | -0,51 | 0,30 | 0,45 | 0,46 | 0,54 | 0,56 | 0,52 | 0,60 | | 0,29 | | | 0,24 |
| COPEÓDOS | CA | | | -0,25 | | -0,29 | | | -0,30 | | | | | |
| | TP | | | | | | -0,22 | | | | | | | |
| | NA | | | | | | | | | | | | | |
| | CN | | | | | | | -0,25 | -0,24 | | | | | |

2. DISCUSIÓN

El fin último de este trabajo es conocer las características ecológicas del zooplancton de estos embalses para poder establecer su idoneidad como indicador del estado trófico de los mismos. Por ello, discutiremos los resultados comentados en este capítulo sobre la relación de las diferentes poblaciones y la limnología de los embalses, haciendo especial hincapié en la complejidad de las interacciones de las diferentes variables con la eutrofia.

2.1. Relación entre las variables limnológicas y el zooplancton

En este estudio se han incluido 20 embalses de un área geográfica relativamente pequeña (la extensión total del ámbito territorial correspondiente a la CHJ es de 42.989 km²) y la mayoría comparten las aguas del mismo río o de ríos con características semejantes, por lo que los embalses no presentan un amplio rango de variación en cuanto a sus características físico-químicas y geográficas; lo que aporta algunos beneficios y perjuicios a la hora de evaluar nuestros resultados. Algunas variables potencialmente importantes como la conductividad (rango de 285-3427 $\mu\text{S}/\text{cm}$) y pH (rango de 7,4 a 9,1), pueden no estar representadas en un rango suficientemente amplio como para mostrar toda su relevancia; sin embargo, esto hace que no enmascaren ni incorporen ruido a la influencia que pueden tener otros factores más importantes para nuestro estudio, como los directamente relacionados con el estado trófico. Aunque cabe destacar también que otros estudios en los que se incluyen muchos más lagos de áreas geográficas mayores han encontrado también que las variables del estado trófico tienen mayor influencia en la ordenación de los sistemas que otros factores (Sprules, 1977; Stemberger & Lazorchak, 1994).

En primer lugar explicaremos que entre las variables ambientales estudiadas fueron las indicadoras del estado trófico, esto es las relativas a nutrientes, transparencia del agua y producción primaria (p.e. *OECD*, 1982) las que se mostraron más correlacionadas con las especies de zooplancton, sobre todo las que se utilizan como métricas de la producción primaria (biomasa total de fitoplancton, la densidad media de algas verdes, la concentración de clorofila *a* de la zona fótica y concentración de clorofila *a* promedio de la columna de agua). Respecto a los nutrientes, aunque en algunos estudios en lagos de la

cuenca del Júcar, se ha reconocido el nitrógeno como el limitante principal de la producción primaria (ej. Camacho *et al.*, 2003), en la mayoría de estudios se considera el fósforo como el principal nutriente limitante para el crecimiento algal (Schindler, 1977; Hecky & Kilham, 1988) y nuestros resultados coinciden con esta aseveración, puesto que el fósforo total, aparece positiva y fuertemente relacionado con el estado trófico, mientras que el nitrógeno total no muestra una relación tan directa y casi siempre presenta correlaciones muy bajas con él. Dentro del zooplancton, los rotíferos son más sensibles a la limitación de fósforo que los crustáceos (Morales-Baquero y Conde-Porcuna, 2000; Conde-Porcuna *et al.*, 2002); en nuestro caso los valores teóricos de fósforo son altos y probablemente no generen limitación para este grupo, pero podría ser uno de los factores que afectase al dominio de crustáceos en sistemas oligotróficos. Puesto que el estado trófico fue el factor más relacionado con la comunidad de zooplancton y que, además, es nuestro principal objeto de estudio, será descrito con mayor detalle en el apartado 3 de la discusión, y en el actual pasaremos a discutir el resto de variables.

Cabe destacar que muchas de estas variables pueden influir de manera directa en el zooplancton (como por ejemplo, en especies estenoicas), pero a la vez pueden influir de forma indirecta al actuar sobre el estado trófico que también afecta secundariamente al zooplancton. Por otro lado, la profundidad de desaparición del disco de Secchi y la turbidez son dos factores que están directamente relacionados con la eutrofización, aunque pueden considerarse más como una consecuencia que como una posible causa. Al igual que encontraron Whitman *et al.* (2004), en nuestro caso la mayor turbidez se observa en los embalses con peor calidad del agua. La profundidad que alcanza el disco de Secchi está afectada sobre todo por dos factores: i) el crecimiento de fitoplancton que disminuye la transparencia y ii) la turbulencia propia de embalses, ya sea por el flujo de entrada y salida del agua, por el viento, la falta de vegetación en la zona litoral o por la resuspensión del sedimento. En ambos casos la menor transparencia reduce la biomasa total de fitoplancton al limitar la producción a una menor profundidad y, por tanto, a un menor volumen de agua (OECD, 1982; Hamilton & Mitchell, 1988; Duggan *et al.*, 2002). En el presente estudio, la turbidez o la profundidad del disco de Secchi siempre han estado correlacionadas positiva e intensamente con las variables indicadoras del estado

trófico; por tanto, el aumento de la turbidez parece ser sobre todo una consecuencia de la eutrofización.

El zooplancton no parece independiente de la morfología del lago; además, hay una correlación negativa entre la profundidad y el estado trófico (Whitman *et al.*, 2004); la estructura y dinámicas tróficas están sustancialmente afectadas por la profundidad del lago (Margalef, 1965; Keller & Conlon, 1994; Jeppesen *et al.*, 1999), por lo cual es importante incluir la profundidad como una variable independiente en los análisis de regresión u ordenación de las comunidades y los sistemas (Jeppesen *et al.*, 2000). Algunos autores apuntan a que el proceso de eutrofización es más rápido en aguas someras (Karabin, 1985a; Ejsmont-Karabin, 1995), lo que es lógico por la mayor accesibilidad de los nutrientes acumulados en el sedimento. Los embalses con peor calidad del agua en este estudio (Tibi, Forata, Bellús y Beniarrés) tuvieron profundidades en todos los muestreos entre los 8 y 22 metros. Por contra, los embalses con mejor calidad de aguas (Cortes, Sitjar, Naranjero y Contreras) alcanzaron profundidades superiores a los 22 metros hasta un máximo de 85.

Algo parecido sucede con el área del embalse y, por tanto, con el volumen total de agua en el sistema: los embalses con menor volumen de agua son más sensibles a la eutrofización. Por ejemplo, el embalse de Contreras (oligotrófico) tiene una capacidad máxima de 852 hm³, mientras que en los embalses de Beniarrés y Forata, ambos eutróficos, su capacidad máxima es de sólo 27 hm³ y 37 hm³, respectivamente. Los resultados de nuestros análisis confirman estas hipótesis, encontrándose siempre una correlación negativa entre la profundidad, el volumen del sistema y la eutrofización.

El efecto de la morfometría sobre las características del agua es un tema bastante complejo porque se solapan distintas interacciones entre el área, la profundidad y otras variables. En general los embalses más grandes son más profundos y, a mayor profundidad, existe mayor probabilidad de estratificación en la zona de la presa; esta estratificación puede condicionar la distribución de los nutrientes, que suelen concentrarse más en el hipolimnion, y también puede afectar a la distribución del zooplancton que en ocasiones se distribuye en estratos de alta densidad sólo detectables en muestreos realizados con mucho detalle (ej. Armengol *et al.*, 1993; Miracle & Armengol, 1995). Otro problema

que afecta directamente a la distribución del zooplancton es la migración vertical, influida por múltiples factores (Lampert, 1989) y que puede modificar la concentración de aquellos organismos más migradores (como los cladóceros) en los diferentes estratos según las horas del día y la finura de los muestreos (ej. Armengol & Miracle, 2000; Armengol *et al.*, 2012). La estratificación también puede complicar la clasificación de un embalse respecto a su estado trófico, ya que en verano, cuando los sistemas están estratificados, en zonas del epilimnion podemos tener muy pocos nutrientes y algas, además de aguas transparentes, es decir condiciones oligotróficas; pero unos metros más abajo podemos tener zonas con altas concentraciones de nutrientes y de fitoplancton, es decir más propias de eutrofia; todo ello, coexistiendo en una misma zona, lo cual puede dar más o menos peso a los diferentes estratos en función de las profundidades muestreadas. Hay que señalar también que, en los sistemas más oligotróficos, más profundos, la profundidad también puede dar alguna ventaja a los crustáceos que pueden encontrar en aquella (vía migración vertical) un refugio frente a depredadores, pudiendo y por tanto, desplazar a los rotíferos, ya que en aguas someras no pueden tener este refugio (Jeppesen *et al.*, 2003; Ejskmont-Karabin & Karabin, 2013) En aguas someras el principal refugio sería la vegetación litoral y en estos sistemas, como ya hemos comentado, no está muy desarrollada; por tanto, la profundidad también podría de esta forma beneficiar el predominio de crustáceos.

La extensión y características de la cuenca también puede ser otro factor importante (ej. Morales-Baquero & Conde-Porcuna, 2000), en principio embalses más grandes presentarán cuencas hidrográficas (áreas de drenaje) más extensas y, dependiendo de las características de las mismas, más posibilidades de llevar sedimento o de concentrar nutrientes. En general, los embalses presentan áreas de drenaje más extensas que los lagos, mayores cargas de nutrientes y menores tiempos de residencia del agua (Cooke *et al.*, 1986 y Thornton & Rast, 1993; citados en Kalff, 2002). Las características de la cuenca repercutirán más en estos sistemas que en lagos naturales, sobre los que se han hecho la mayoría de estudios de eutrofización que utilizamos como referencia. Pero aquí hay factores que se contraponen o que se solapan, ya que en embalses es esperable mayor aporte de nutrientes, pero mayor lavado de los mismos al tener el agua un tiempo de residencia menor. Pero, por otra parte, el vaciado de los embalses depende de la gestión concreta, existen aliviaderos de

fondo que al vaciar sobre todo el hipolimnion en la época de estratificación (y dependiendo de cómo ésta sea) eliminarán más nutrientes, o aliviaderos de superficie, que en las mismas condiciones eliminarán aguas más limpias o que diluirán el fitoplancton. Por ello aún se complica más la interpretación de todo este conjunto de variables que debería hacerse con detalle para cada sistema, lo que queda fuera del objetivo de este trabajo.

La temperatura también es una variable a la que hay que prestar especial atención. Además del efecto general que tiene sobre las tasas de crecimiento de los distintos grupos de zooplancton y su influencia sobre la composición específica (Berzins & Pejler, 1989b; Mikschi, 1989, Morales-Baquero *et al.*, 1995), algunos autores confirman que hay una correlación negativa entre la temperatura en superficie y el estado trófico (Whitman *et al.*, 2004). A mayores temperaturas aumenta la producción si no hay limitación por nutrientes, y embalses con cargas de nutrientes similares durante todo el año, presentan mayores crecimientos algales en los periodos estivales, como por ejemplo los grandes crecimientos observados durante el verano en Bellús y Beniarrés. En nuestro estudio se tomaron muestras de los mismos embalses en invierno y verano durante 4 años consecutivos, así cada embalse estudiado cuenta con unas muestras del periodo cálido y otras del frío. Además de esto, algunos de los embalses presentan diferencias térmicas por su distinta situación geográfica; por ejemplo, los embalses de Tibi y Amadorio, situados en la costa del sur de Alicante, tuvieron temperaturas medias estivales del agua de 26 y 28 °C, respectivamente; y los embalses Arquillo de San Blas y la Toba, situados en el interior, en Teruel y Cuenca, presentaron temperaturas medias estivales de 24 y 23 °C, respectivamente. De este modo, la temperatura, además de separar estacionalmente, también separa geográficamente por latitud y altitud. Muchas de las especies que componen el zooplancton son estenotermas y realizan sus crecimientos poblacionales en una época del año concreta (Margalef, 1983). Tanto en los RDA como en los análisis de correlaciones múltiples realizados, se observa una marcada separación de especies en cuanto a la temperatura, sobre todo en biomasa, relacionando unas especies con temperaturas más cálidas (como *Diaphanosoma mongolianum*, *Hexartha oxyuris* y *Ascomorpha ovalis*), y otras con temperaturas más frías (como *Synchaeta oblonga*, *Notholca* spp., *Daphnia galeata* y *Daphnia pulicaria*). Estas especies ya han sido descritas por otros autores como estenotermas (Armengol *et al.*, 1993; Alonso, 1998; De

Manuel, 2000). Llama la atención que en los resultados del RDA haya mayor segregación de las especies en cuanto a temperatura en los análisis de biomasa; probablemente, la razón de ello sea que son sobre todos los cladóceros quienes tienen estacionalidad más marcada, destacando de este modo más en los análisis de biomasa por ser corporalmente mayores que los rotíferos. Aún así, cuando separamos las muestras de invierno y verano, en las de densidad de verano la temperatura también aparece positivamente correlacionada con el eje 1 (eutrofia), lo que como se ha indicado puede estar relacionado con el mayor desarrollo (en los embalses más eutróficos) de las poblaciones de rotíferos. De todas formas, la relación de la temperatura con las diferentes poblaciones de zooplancton también presenta interferencias debidas a la estratificación en verano, a la hora de muestreo y a la influencia de la distribución y migración vertical del zooplancton.

La concentración de oxígeno del agua fue rechazada en todos los procesos de selección de variables de los análisis RDA realizados (con excepción del RDA sobre la densidad zooplancton con muestras de invierno); además, en los análisis de correlaciones múltiples efectuados sólo se encontraron correlaciones elevadas (ρ de spearman $> 0,4$) con las especies *Ascomorpha ovalis*, *Hexarthra mira* y *Diaphanosoma mongolianum*, todas ellas relacionadas negativamente con la concentración de oxígeno. Sin embargo, esta variable sí ha sido considerada importante en otros estudios (Berzins & Pejler, 1989c; Mikschi, 1989; Morales-Baquero *et al.*, 1989; Esparcia, 1993; Armengol *et al.*, 1998) En este trabajo pueden esgrimirse varias razones que expliquen por qué esta variable no establece correlaciones estrechas con el zooplancton; una es que está sujeta a importantes fluctuaciones diarias (sobre todo en los embalses con mayor producción primaria), otra es que suele estar muy influenciada por la estratificación que pueda haber en el agua y, por tanto, el hecho de que se tomen muestras en distintas capas (epilimnion, metalimnion) puede enmascarar la relación directa del oxígeno con el zooplancton. Además, la temperatura del agua también tiene bastante influencia en la concentración de oxígeno, puesto que éste se disuelve mejor en el agua a temperaturas bajas; probablemente por esa razón, la mayoría de las especies comentadas que muestran esta relación negativa con el oxígeno son especies más propias de aguas cálidas.

A pesar de que las variaciones de pH y de conductividad en nuestros embalses no son tan grandes como las que se dieron en otros estudios extensivos de embalses españoles (Margalef, 1976; Armengol, 1978), éstas dos variables tienen una influencia destacada en la composición zooplanctónica. La relación del zooplancton con estas dos variables ha sido largamente estudiada y reconocida (Berzins & Pejler, 1987; Boronat *et al.*, 2001).

En términos generales, el pH se relaciona con el sustrato dominante y si los suelos son predominantemente calizos, como ocurre en nuestra zona de estudio, el pH suele estar cercano a 8, pudiendo verse modificado por otros factores. Las especies más correlacionadas con el pH fueron *Ascomorpha ovalis*, *Hexarthra oxyuris* y *Diaphanosoma mongolianum*, todas ellas con una relación negativa. Estos resultados se observan más claramente en los análisis de correlaciones múltiples, en los que no se considera la relación con el resto de variables, puesto que en los RDA el pH siempre se mostró muy correlacionado con el estado trófico. Es lo esperable en sustratos calizos, ya que un efecto de la eutrofización y sus elevadas tasas de fotosíntesis diurna sería el aumento del pH del agua por la producción de iones hidroxilo y el desplazamiento del equilibrio de los carbonatos (Andersen, 1975; Jacoby *et al.*, 1982; Søndergaard, 1988; Smith *et al.*, 1999; Wetzel, 2001, French & Peticrew, 2007). Además, ya se ha comentado que la producción (y por tanto el pH) aumentó en verano, que es cuando estas especies son abundantes.

Por otro lado, la conductividad resulta una variable muy influyente en nuestros análisis, sobre todo en los RDA de densidad en los que se encontraba muy relacionada con el eje 2 de ordenación. La razón por la que su influencia sea mayor que en los de biomasa probablemente se deba a que tiene mayor influencia en los rotíferos, grupo al que los datos de densidad favorecen frente a los cladóceros, quienes, por otra parte, suelen verse negativamente afectados por esta variable (Jeppesen *et al.*, 1994; Moss, 1994; Jeppesen *et al.*, 2007). Llama la atención que algunas especies del género *Brachionus* no presenten correlaciones significativas con la conductividad, puesto que han sido frecuentemente encontradas en elevadas conductividades (ej. Oltra & Armengol, 1999; Cirós-Pérez *et al.*, 2001; Antón-Pardo & Armengol, 2012, 2014) y su posición en los diagramas de ordenación aparece asociada con la conductividad. A pesar de ello, es un género no muy habitual en nuestros

embalses y probablemente su escasa aparición hace que los resultados no sean significativos.

Respecto a la conductividad, sabemos que los embalses próximos a la cabecera de los ríos presentan menores valores que los situados aguas abajo (Dojlido & Best, 1993; Yap, 2013). El incremento de las concentraciones iónicas, causante de la conductividad (Pant, 2011), se debe al aporte de materia orgánica, iones metálicos, nitratos e iones amonio (Dzwairo *et al.*, 2006) que reciben los ríos tanto por aportes alóctonos (de la cuenca) como por la erosión y producción en el propio cauce. En general, este proceso de aumento de la conductividad a lo largo de su curso se acompaña de un mayor enriquecimiento en nutrientes y, por tanto, se puede observar una covariación entre las variables. Por ejemplo, la presencia de sólidos en suspensión puede ser atribuida al vertido de desechos industriales, descargas de aguas residuales, erosión de escorrentías urbanas y tierras agrícolas que, a la vez que aumentan la conductividad, aumentan el aporte de nutrientes al sistema (Dojlido & Best 1993; Liebl, 2009; Yap, 2013). De hecho, el uso de la conductividad como indicador de la calidad del agua de los ríos está bastante defendido en la literatura (Ouyang *et al.*, 2006; Mustapha *et al.*, 2012; Yap, 2013) y también para los lagos (Das *et al.*, 2006).

Los valores de conductividad se correlacionan negativa y significativamente con la concentración de oxígeno disuelto, y positiva y significativamente con la concentración de sólidos en suspensión, indicando que la conductividad es un indicador potencial de la calidad del agua y concluyéndose que es un buen indicador de ésta (Zhang *et al.*, 2012; Yap, 2013). Como ejemplos de lo dicho, el embalse de Tibi (eutrófico y situado próximo a la costa de Alicante) tiene un promedio de conductividad del periodo de estudio de 3020 $\mu\text{S}/\text{cm}$, mientras que el embalse de Arquillo de San Blas, en la cabecera del río Turia (Teruel), tiene una conductividad de 624 $\mu\text{S}/\text{cm}$ y presenta un buen estado de calidad del agua.

Por último, hablaremos de la situación geográfica de nuestros embalses. La latitud y la altitud han sido dos de las variables que constituían gran parte de la varianza explicada. Ambas aparecen en la selección de variables de los RDA y siempre se encuentran relacionadas negativamente con el eje 1 de

la ordenación. La latitud muestra una alta correlación positiva con los rotíferos *Asplanchna priodonta*, *Polyarthra major*, *Synchaeta oblonga*, y los copépodos *Cyclops* cf. *abyssorum* y *Neolovenula alluaudi*, y negativa, con *Polyarthra dolichoptera* y *Acanthocyclops americanus*. Esta variable puede tener una doble influencia en el estado trófico de los embalses, puesto que los embalses situados a mayor latitud son más fríos que los que están más al sur y, por tanto, esta mayor latitud puede estar relacionada con una menor producción. Además, los embalses que están a mayores latitudes en nuestro área de estudio tienen un área de drenaje sometida a menor presión antrópica que los que están más al sur, donde además hay un mayor déficit hídrico, y por tanto una mayor presión sobre los recursos acuáticos: Son zonas con mayor densidad poblacional e industrial, lo que causa una mayor cantidad de vertidos urbanos e industriales en la cuenca hidrográfica y sobre las masas de agua, aumentando su contaminación y carga de nutrientes.

Por otro lado, la altitud se encontró sobre todo correlacionada positivamente con *Synchaeta oblonga* y *Neolovenula alluaudi*; y negativamente, con *Copidodiaptomus numidicus*. Esta variable actúa de una manera muy similar a la anterior, ordenando por un lado los embalses situados a mayor altura sobre el nivel del mar, con menores temperaturas y producción, y por otro lado los embalses situados a menor altitud, que están situados en zonas con mayor presión antrópica, densidad poblacional y desarrollo industrial y agrícola. Aparte de eso, como tercer factor, ya comentado en el punto anterior, a mayores altitudes los cursos de los ríos tienen (por lo general) menores conductividades y menor acumulación de partículas y nutrientes (Vannote *et al.*, 1980; Dojlido & Best 1993; Das *et al.*, 2006; Ouyang *et al.*, 2006; Mustapha *et al.*, 2012; Zhang *et al.*, 2012; Yap, 2013). Por todas estas razones sería esperable que mayores altitudes y latitudes tuvieran menor concentración de nutrientes y menos producción, lo que coincide con nuestros resultados, que muestran correlaciones negativas (generalmente fuertes) entre la altitud y latitud con el estado trófico. Por ejemplo, el embalse de la Toba, que presenta una calidad del agua relativamente buena, se encuentra en la cabecera del río Júcar (en Cuenca) en un entorno natural a más de 1000 metros de altura, con poca presión antrópica. Sin embargo, el embalse de Bellús que está ubicado en el río Albaida, el cual atraviesa zonas densamente pobladas y con bastante actividad agrícola e industrial, presenta aguas de muy mala calidad.

Un último aspecto que puede afectar a nuestros datos es la importancia que tienen los incendios en el clima mediterráneo. Aunque un estudio detallado del posible efecto que han tenido los incendios sobre las cuencas hidrográficas y sobre los ríos y embalses sería muy interesante, queda fuera del objetivo de este trabajo. Los incendios pueden afectar grandes extensiones aumentando la erosionabilidad del terreno y facilitar un lavado de nutrientes y arrastre de sólidos en suspensión (incrementando, por tanto, turbidez y eutrofia); además, extensas zonas quemadas pueden estar en la cabecera de los ríos, en cuyas cuencas hidrográficas dominan los bosques de coníferas (distintas especies de pinos) que son árboles bastante adaptados al fuego y considerados pirófitos (Terradas, 2001). En concreto, durante este estudio (primavera de 2007) se constató un incendio en los alrededores del embalse del Regajo; no hemos observado ningún efecto destacable en el siguiente muestreo, pero como hemos indicado requeriría un estudio particular. Sin embargo, los frecuentes incendios en el área de influencia sí que pueden tener un efecto sobre los embalses y, más remarcable, en los de cabecera, lo que quizá pudiera ser otra de las razones que explique la escasez de sistemas en el rango bajo de la oligotrofia en estos embalses.

2.2. Influencia del método de estudio

2.2.1. El método de ordenación

Todos los taxones destacados, relacionados con estados eutróficos, muestran elevadas correlaciones positivas y significativas con las variables indicadoras de eutrofia en los análisis de correlaciones múltiples realizados. Además, las varianzas explicadas son bastante elevadas en algunos casos como, por ejemplo, las del copépodo *Acanthocyclops americanus*, el cladócero *Moina micrura* y los rotíferos *Pompholyx sulcata* y *Brachionus variabilis*. Sin embargo, los taxones de zooplancton indicadores de oligotrofia no parecen responder igual; ninguno asociado negativamente con el eje 1 (oligotrofia) en la ordenación del RDA está significativamente correlacionado con las variables tróficas; esto también ha sido observado por otros autores como Čeirāns (2007). Berzins & Pejler, (1989a) señalan que los indicadores de oligotrofia se encuentran parcialmente entremezclados con especies eurioicas, que dominan entre los

rotíferos de aguas oligotróficas; sin embargo, también se encuentran algunas veces en las aguas eutróficas.

La razón de este efecto puede deberse probablemente al método de estudio que se utiliza comúnmente para analizar este tipo de datos. En general, se usan métodos de ordenación que evalúan la abundancia (ya sea densidad o biomasa) de una especie frente a cierta condición físico-química. El problema parte del hecho de que la abundancia de organismos en un ecosistema no es igualitaria en oligotrofia o eutrofia; al haber mayor producción en la eutrofia, encontramos (generalmente) más abundancia de zooplancton; por lo tanto, las especies que aparecen en un lugar eutrófico lo más probable es que aparezcan con mayores abundancias que en uno oligotrófico.

Esto se solucionaría usando abundancias relativas, pero entonces las abundancias de las especies no serían independientes de las demás, que es un requerimiento del análisis. Por tanto, la parte de los sistemas eutróficos aparece generalmente mejor representada en estos análisis y queda para posteriores trabajos estudiar un método de análisis de ordenación que pueda ser más equitativo para analizar los diferentes estados tróficos.

2.2.2. La estacionalidad del papel bioindicador

Muchas de las especies zooplanctónicas son estacionales, por lo que es preferible utilizar la composición de la comunidad evaluada desde un número de muestras tomadas durante todo el año (Duggan *et al.*, 2001b). En nuestro caso contamos con muestras de los periodos fríos (invierno) y cálido (verano). Sin embargo, por esta propia estacionalidad y al ser estenotermas muchas especies, uno de los factores ambientales con mayor relevancia en la composición de la comunidad del zooplancton es la temperatura; de este modo, la estadística de ordenación discrimina las especies en gran parte en función de la temperatura. Tratando estos dos periodos por separado lo que se pretende es evitar la influencia de las variaciones estacionales en la segregación; sin embargo, no se observaron grandes diferencias en los resultados obtenidos con respecto a cuando se trataban todos los datos en conjunto, lo cual sugiere que las diferencias en el nivel trófico disminuyen en la estación fría, pero siguen siendo el principal factor que separa nuestras comunidades de zooplancton.

2.2.3. ¿La biomasa o la densidad?

Por último, nuestros análisis se han realizado a partir de datos de densidad y biomasa por separado. La razón para ello es que ambas medidas de abundancia tienen valor en sí mismas y aportan información en ocasiones complementaria. La densidad, al no tener en cuenta el tamaño de los organismos, nos informa del número de individuos que coexisten, de los crecimientos o decrecimientos poblacionales, y se suele emplear para estudiar organismos de menor tamaño como los rotíferos, cuando sólo se trabajan datos de este grupo, o de los microcrustáceos por separado. La biomasa, en cambio, al considerar también el tamaño de los organismos, nos informa mejor de la producción global que se está dando y se utiliza más para estudiar organismos más grandes, como los microcrustáceos, pero sobre todo se debería utilizar en estudios que incluyan grupos de tamaños muy distintos (Quintana *et al.*, 2002 y 2006; Gascón, 2004). Nosotros hemos querido, por tanto, hacer los análisis utilizando ambos parámetros para ver dónde se observaban diferencias en la respuesta de estas dos medidas de abundancia frente a las variables ambientales.

Cuando se analiza la biomasa, la temperatura pasa a ser la segunda variable con mayor relevancia (tras el estado trófico), debido a que los organismos que tienen mayor influencia en la biomasa son los microcrustáceos, muchos de los cuales muestran preferencias estacionales, creando mayores diferencias en relación a la temperatura. Como *Diaphanosoma mongolianum* y *Moina micrura*, estenotermas termófilas; o *Daphnia galetata*, que pese a desarrollarse durante todo el año, sus máximos desarrollos poblacionales se han observado en invierno; o *Bosmina longirostris*, que presenta sus mayores desarrollos en verano, pese a ser también habitual todo el año (véase Cap. 3 para más detalle). En cuanto a la ordenación de las especies en el RDA, no se observan grandes diferencias cuando se analizan los veranos e inviernos por separado; al disminuir las variaciones térmicas no es la temperatura la máxima diferencia entre densidad y biomasa, y las variables secundarias explican una proporción de varianza mínima con respecto al estado trófico; tampoco en estos análisis hay mucha diferencia en la ordenación de las especies resultante. En nuestro caso, consideramos interesante utilizar ambos enfoques, aunque los resultados ponen de manifiesto una mayor varianza explicada y, por tanto, un

mejor ajuste utilizando los datos de biomasa; habría que evaluar en cada caso si el esfuerzo de usar estos datos es rentable en cuanto a la mejora de los resultados, ya que el cálculo de la biomasa es más costoso, pues implica medir cierta cantidad de organismos, además de contarlos.

2.3. Las especies de zooplancton de embalses responden al gradiente de eutrofización

El estado trófico es un factor importante que afecta a la distribución de las especies zooplanctónicas (Sprules, 1977; Pejler, 1981 y 1983; Beaver & Crisman, 1982; Gulati, 1983 y 1990; Karabin, 1983, 1985a y 1985b; Berzins & Bertilsson, 1989; Berzins & Pejler, 1989a; Siegfried *et al.*, 1989; Karabin & Ejsmont-Karabin, 1993; Ejsmont-Karabin, 1995; Kaushik & Saxena, 1995; Duggan *et al.*, 2001a y 2001b; Park & Marshall, 2000; Whitman *et al.*, 2004; Čeirāns, 2007; Wang *et al.*, 2010; Jeppesen *et al.*, 2011; Ejsmont-Karabin, 2012; Ejsmont-Karabin & Karabin, 2013; Antón-Pardo & Armengol, 2014).

La distribución de las especies en los embalses aquí estudiados está muy condicionada por el gradiente trófico (primer eje de los análisis de redundancia), representado por un conjunto de factores como la concentración de clorofila *a*, la densidad de algas verdes, la biomasa de fitoplancton y la turbidez.

Las variables ambientales estudiadas en el presente trabajo explican el 41% y el 49% (para densidad y biomasa, respectivamente) de la variabilidad total en la distribución de las especies de zooplancton encontradas en el ecosistema; dentro de esta fracción explicada por todas las variables en conjunto, el estado trófico explica una proporción el 47,5% (en densidad) y 66,5% (en biomasa). Además, hay muchos factores secundarios relacionados o no con el estado trófico que, como ya hemos visto, también influyen en menor cantidad en esta distribución. Dentro de las variables aquí estudiadas y consideradas como indicadoras del estado trófico destacan las concentraciones de nutrientes y los indicadores de la producción primaria. Entre las primeras, fueron estudiadas diferentes formas del nitrógeno y el fósforo; sin embargo, sólo el fósforo total y el nitrógeno total explicaban algo de la varianza de las poblaciones de zooplancton.

Destacamos aquí que ante un conjunto de variables relacionadas con la eutrofización han quedado seleccionadas estadísticamente, como principales responsables de la distribución del zooplancton, aquellas variables indicadoras de la producción primaria, en vez de las concentraciones de nutrientes. Esto es esperable, ya que la producción primaria está más directamente relacionada con la producción secundaria (Lampert & Sommer, 1997; Kalf, 2002).

Por tanto, un resultado de este estudio permite la disposición de las especies de zooplancton (en base a su biomasa o densidad) a lo largo de un eje que ha quedado establecido como de eutrofización, de modo que se pueden ordenar todas las especies encontradas en los embalses según un gradiente que va desde la hipertrofia a la oligotrofia (Tabla 6.4). Esto nos permite comparar la relación entre las especies de nuestro estudio y el estado trófico con la información recopilada de otros estudios (Tabla 6.4). Como ya se ha mencionado, diversos autores han planteado el uso de las especies de zooplancton como organismos indicadores de la calidad del agua de los ecosistemas de aguas dulces, y algunos estudios han aportado listados de especies indicadoras de los diferentes estados tróficos (bibliografía recopilada en la Tabla 6.4). Se observa que la mayoría de las especies consideradas no cambian su posición o lo hacen poco, según se hayan realizados sus análisis con la biomasa o la densidad de las mismas. La relación entre las especies de zooplancton y el estado trófico del presente estudio, en general, se corresponde bien con la que se ha encontrado en otros estudios (Tabla 6.4).

Las especies de rotíferos con mayor relación con el eje de eutrofia, es decir, de valores de ordenación más extremos, son también aquellas que otros autores han mencionado como posibles indicadoras de eutrofia. Así, la mayoría de ellos coinciden en considerar las especies del género *Brachionus* como indicadoras de eutrofia (Saksena, 1987; Berzings & Pejler, 1989a; Radwan & Popielek, 1989; Van Tongeren *et al.*, 1992; De Manuel, 2000; Loughheed & Chow-Fraser, 2002; Čeirāns, 2007); en nuestro estudio todas las especies de *Brachionus* aparecen también relacionadas con la eutrofia.

Capítulo 6. Relación de las poblaciones con las variables ambientales

Tabla 6.4. Comparación de la relación entre las especies de nuestro estudio y el estado trófico, con la información encontrada en la bibliografía de estudios similares. Más detalle en el cuadro anexo.

| + | Biom. | Dens. | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 |
|----|-------|-------|---|---|----|---|----|----|---|---|---|----|----|----|----|----|----|
| 1 | AA | 1 | | + | | | | | + | | | | | | | | |
| 2 | BC | 4 | | + | + | | | | | + | + | + | | | + | | + |
| 3 | PD | 3 | | + | | + | | + | | | | - | + | | + | | |
| 4 | BA | 7 | | + | + | | + | | | | + | | | | + | | + |
| 5 | MM | 6 | | | | | | | + | | | | | + | + | | |
| 6 | KC | 13 | + | + | | + | + | + | | | + | | | | + | | + |
| 7 | KT | 12 | + | + | + | + | + | + | | | | + | | | + | | |
| 8 | KR | 2 | | | | + | | | | | | + | | | + | | |
| 9 | BV | 8 | | + | | | | | | | + | | | | + | | + |
| 10 | PS | 5 | + | + | + | | + | + | | + | + | | | | | | + |
| 11 | BL | 9 | | + | | + | + | | + | | + | | | + | + | + | |
| 12 | BP | 11 | | + | | | | | | | + | | | | + | | + |
| 13 | AG | 10 | | + | | | | | | + | | | | | + | | |
| 14 | CD | 14 | | | | | | | | | | | | | | | |
| 15 | DP | 15 | | | | | | | - | | | | | | + | | |
| 16 | HM | 16 | | | | | | | | | | | + | | | | |
| 20 | NO | 19 | | | + | | | | | | | | | | | | |
| 19 | NA | 15 | | | | | | | | | | | | | | | |
| 18 | AS | 12 | | | | | | | | | | | | | | | |
| 17 | TP | 13 | | | | | | | - | | | | | | | | |
| 16 | FI | 20 | | + | | | + | + | | + | | + | + | | -* | | + |
| 15 | DG | 17 | | | | | | | | | | | | | + | | |
| 14 | KQ | 18 | | + | + | + | + | | | | + | | | | + | | + |
| 13 | CP | 14 | | | | | | | | | | | | | | + | |
| 12 | HO | 16 | | | | | | | | | | | -* | | | | |
| 11 | PM | 3 | + | + | - | + | | + | | - | | | | | + | | |
| 10 | AP | 10 | | + | - | | | | | | | | + | | + | | |
| 9 | CO | 9 | | - | -* | + | -* | -* | | | | -* | -* | | - | | |
| 8 | CR | 11 | | | | | | | - | | | | | | | + | |
| 7 | DM | 6 | | | | | | | - | | | | | | | | |
| 6 | AO | 5 | | | - | | | | | | | - | | | | | - |
| 5 | SO | 4 | | | | | | | | + | + | + | | | | | |
| 4 | SP | 7 | | | | | | - | | | + | | | + | | | |
| 3 | CN | 8 | | | | | | | | | | | | | | | |
| 2 | CY | 1 | | + | | | | | + | | | | | | | | |
| 1 | PR | 2 | | + | - | + | | | | | | | + | | + | | |

Detalles tabla 6.4:

- La primera columna ordena las especies (por biomasa) en un gradiente de mayor a menor eutrofia (ordenación respecto al eje 1 del RDA); en la segunda columna aparece su posición en el mismo eje cuando se utilizó la densidad. Los números de esta primera columna indican su orden respecto a los valores positivos del primer eje (en rojo, eutrofia) y, respecto a los negativos, se ordenan desde abajo (en verde, oligotrofia).

- Las columnas numeradas indican en qué estudio se mencionan esas especies. El signo positivo (+, en rojo) destaca las especies que se han considerado propias de estados eutróficos y con signo negativo (-, en verde) las propias de aguas oligotróficas. El asterisco señala las especies que no se han descrito al mismo nivel taxonómico.

- 1.- De Manuel & Armengol (1993)
- 2.- Čeirāns (2007)
- 3.- Berzings & Pejler (1989a)
- 4.- Whitman *et al.* (2004)
- 5.- Radwan & Popiolek (1989)
- 6.- Baiao & Boavida (2005)
- 7.- Boix *et al.* (2005)
- 8.- De Manuel (2000)
- 9.- Van Tongeren *et al.* (1992)
- 10.- Duggan *et al.* (2001a y 2002)
- 11.- Duggan *et al.* (2001b)
- 12.- Arroyo *et al.* (2008)
- 13.- Lougheed & Chow-Fraser (2002)
- 14.- Jensen *et al.* (2013)
- 15.- Saksena (1987; revision sobre varios autores).

- En sombreado gris se señalan las especies que en los análisis de correlaciones múltiples dieron correlaciones significativas con por lo menos dos variables de las relacionadas con el estado trófico (Tabla 6.3).

- Abreviaturas, como en el Anexo 3.

Lo mismo sucede con el género *Keratella*, cuyas especies han sido también consideradas en numerosos estudios como indicadoras de eutrofia (Saksena, 1987; Berzins & Pejler, 1989a; Radwan & Popiolek, 1989; Van Tongeren *et al.*, 1992; De Manuel & Armengol, 1993; Duggan *et al.*, 2001a y 2002; Lougheed & Chow-Fraser, 2002; Baiao & Boavida, 2005; Čeirāns, 2007). Tres de las cuatro especies del género *Keratella* que aparecen en nuestro estudio se encuentran relacionadas con la eutrofia; sin embargo, *Keratella quadrata* nos aparece prácticamente centrada en el eje 1 del RDA en cuanto a densidad y ligeramente relacionada negativamente en cuanto a biomasa. Probablemente las diferencias de nuestro estudio con respecto a otros se deba a

que es una especie poco frecuente en nuestros embalses, y a que cuando aparece, además lo hace en muy baja densidad.

Otro de los géneros más comunes dentro de los rotíferos es el género *Polyarthra*. En nuestro estudio, *P. dolichoptera* se encuentra muy relacionada con la eutrofia, lo que coincide con la mayoría de los autores (De Manuel & Armengol, 1993; Duggan *et al.*, 2001b; Lougheed & Chow-Fraser, 2002; Whitman *et al.*, 2004; Baiao & Boavida, 2005; Čeirāns, 2007). Sin embargo, la especie *P. major*, que en nuestro estudio no se encuentra muy segregada en función del estado trófico, ha sido considerada en algunas ocasiones como propia de eutrofia (De Manuel & Armengol, 1993; Baiao & Boavida, 2005) y en otras de oligotrofia (Berzings & Pejler, 1989a; De Manuel, 2000). Por último, *P. remata*, que nos aparece relacionada con estado oligotrófico, también ha sido considerada tanto propia de aguas eutróficas (Duggan *et al.*, 2001b) como de las oligotróficas (Berzins & Pejler, 1989a). Con respecto a estas discrepancias, cabe destacar que la taxonomía de este género es a veces confusa y es probable que no se estén estudiando los mismos taxones en todos los casos.

Entre los rotíferos relacionados con la eutrofia, el que probablemente tenga mayor conformidad entre todos los autores es *Pompholyx sulcata*, intensamente relacionada con la eutrofia en muchos estudios (Saksena, 1987; Berzings & Pejler, 1989a; Radwan & Popiolez, 1989; Van Tongeren *et al.*, 1992; De Manuel & Armengol, 1993; De Manuel, 2000; Baiao & Boavida, 2005; Čeirāns, 2007).

Las dos especies de *Synchaeta* (*S. oblonga* y *S. pectinata*) que aparecen en nuestros embalses están relacionadas con embalses de mejor calidad del agua; sin embargo, algunos autores las consideran habituales de estados eutróficos (Van Tongeren *et al.*, 1992; De Manuel, 2000; Duggan *et al.*, 2001a, 2001b y 2002), aunque también en el caso de *S. pectinata* haya estudios que apuntan a su preferencia por aguas oligotróficas (Baiao & Boavida, 2005).

Los dos rotíferos relacionados con la oligotrofia en nuestro estudio que coinciden con otros autores son *Ascomorpha ovalis* (Saksena, 1987; Berzings & Pejler, 1989a; Duggan *et al.*, 2001a y 2002) y el género *Conochilus* (Berzings & Pejler, 1989a; Radwan & Popiolek, 1989; Duggan *et al.*, 2001a, 2001b y 2002; Baiao & Boavida, 2005; Čeirāns, 2007).

Por último, dentro del grupo de los rotíferos de la segunda tabla, llama la atención el género *Filinia*, que en nuestro estudio queda centrado con el eje 1 (oligotrofia-eutrofia), sin una influencia aparente del estado trófico en su distribución en los embalses; sin embargo, las especies de *Filinia* han sido consideradas en muchos estudios como propias de lugares eutróficos (Saksena, 1987; Radwan & Popiolek, 1989; De Manuel, 2000; Duggan *et al.*, 2001a, 2001b y 2002; Baiao & Boavida, 2005; Čeirāns, 2007). Las especies de este género suelen ser bacteriófagas (Pourriot, 1977) y en algunos estudios (Hofmann, 1987; Armengol *et al.*, 1993; Miracle & Armengol, 1995) se han encontrado asociadas a la oxiclina del hipolimnion, zona dónde se estratifican importantes poblaciones bacterianas (Camacho *et al.*, 2000 y 2001; Rodrigo *et al.*, 2001), dándose condiciones eutróficas por el acúmulo de restos procedentes de la zona eufótica. Algo semejante puede suceder en este caso pues, al integrar muestras hipolimnéticas, podemos estar dando más peso a la zona epilimnética (suele tener más muestras) que en efecto puede ser más oligotrófica (sobre todo durante la estratificación del verano), aunque en el hipolimnion se den condiciones más eutróficas, que es lo que nos señalaría *Filinia*; esto se apoya con nuestros datos, pues este género en las muestras de verano (mayor estratificación) se sitúa en la parte positiva del eje 1, mientras que en invierno lo hace en la parte negativa.

Como ya se ha visto, en algunos casos nuestros resultados no coinciden con los de otros autores; por ejemplo, en uno de los estudios más comparables con nuestro trabajo (De Manuel & Armengol, 1993), se encontraron como especies bien correlacionadas con la eutrofia a *Keratella cochlearis* (variedades *typica* y *tecta*) y *Polyarthra major*, pero en nuestro estudio las correlaciones de *K. cochlearis* var. *tecta* con el estado trófico no son significativas, e incluso en el caso de *Polyarthra major*, encontramos correlaciones negativas con el estado trófico, en vez de positivas. Estas discrepancias podrían deberse a que diferentes variedades dentro de una misma especie pueden estar adaptadas a diferentes condiciones ambientales, y estas especies presentan gran variabilidad morfológica (Pejler, 1981; Berzins & Pejler, 1989b), aunque también podrían explicarse por diferencias regionales, ya que estos autores estudiaron una mayor diversidad de cuencas hidrográficas. Pero también el trabajo de De Manuel & Armengol (1993) apoya la idea de la existencia de series de ensamblados de rotíferos, con cambios graduales en la composición de especies de las comunidades en respuesta de gradientes en las condiciones ambientales, lo que

también complicaría la asignación a un determinado estado de especies concretas.

Respecto a las dos especies de cladóceros correlacionadas positivamente con el eje 1 y, por tanto, con la eutrofia, *Bosmina longirostris* y *Moina micrura*, existe bastante consenso en la bibliografía de sus preferencias por aguas eutróficas (Saksena, 1987; Radwan & Popiolek, 1989; Van Tongeren *et al.*, 1992; Loughheed & Chow-Fraser, 2002; Whitman *et al.*, 2004; Boix *et al.*, 2005; Čeirāns, 2007; Arroyo *et al.*, 2008; Jensen *et al.*, 2013). Por otra parte, de los cladóceros que aparecen en nuestro estudio más relacionados con la oligotrofia, ninguno lo hace con correlaciones muy intensas, y su distribución parece poco influenciada por el estado trófico. Sólo *Diaphanosoma mongolianum* está más segregado hacia la oligotrofia; esta especie principalmente estival se ha considerado propia de aguas claras (Boix *et al.*, 2005), aunque Alonso (1996) la considera termófila y frecuente en sistemas eutróficos; también se ha observado en sistemas someros costeros eutróficos, como la Albufera de Valencia (X. Armengol, comunicación personal), pudiendo ser en nuestro caso más importante su relación con la temperatura que con el nivel trófico.

El otro gran grupo de microcrustáceos planctónicos, los copépodos, ha sido menos estudiado en su relación con el estado trófico que los cladóceros y los rotíferos, y hay mucha menos información sobre estos aspectos en la bibliografía. En general, son especies con una dispersión y colonización más limitada por su estrategia reproductiva (reproducción sexual) y por sus hábitos alimenticios (muchos son depredadores) que los cladóceros y rotíferos. Además, no suelen presentar una gran riqueza específica; habitualmente en los embalses no es frecuente encontrar más de 3 ó 4 especies en la zona pelágica; esto es lo que sucede en nuestro estudio. Su distribución parece estar mucho menos influenciada por el estado trófico que por otros factores, por lo que la lectura de estos datos se debe hacer de manera distinta a la de los otros dos grandes grupos de zooplancton. En general, se considera que los copépodos ciclopoideos son más abundantes en eutrofia (Schallenberg *et al.*, 2003; Conde-Porcuna *et al.*, 2004; Jeppesen *et al.*, 2007), como sucede con *Acanthocyclops americanus* en los embalses aquí estudiados, el cual que experimenta grandes desarrollos en embalses más productivos; esto no significa que en los embalses menos productivos no aparezca, sólo que en menor abundancia, y, por ello, en nuestro

análisis es de las especies más correlacionadas con la eutrofia. Esta especie también es muy abundante en lagunas someras costeras eutróficas, como las de los humedales del sur de Alicante (Antón-Pardo & Armengol, 2014) o la Albufera de Valencia (Oltra & Miracle, 1992; Alfonso, 1996), aunque en estos trabajos haya sido denominada como *A. robustus*. La taxonomía del género *Acanthocyclops* ha sido bastante controvertida, por lo que en trabajos anteriores se hablaba de *A. robustus* como la especie dominante en embalses y lagunas costeras mediterráneas, pero como se comentó en el capítulo 3, los últimos trabajos con técnicas genéticas indican que se trata de *A. americanus* (Miracle *et al.*, 2013). De los otros dos copépodos ciclopoideos, *Tropocyclops prasinus* no parece influenciado por el estado trófico en nuestro estudio. Y *Cyclops cf. abyssorum* se encuentra preferentemente en los embalses menos eutróficos, por lo que está correlacionado negativamente con el eje 1 del análisis de ordenación, es decir, con condiciones de oligotrofia. Por otra parte, los copépodos calanoides en general se consideran filtradores y más propios de aguas claras (Jeppesen *et al.*, 2000; Pinto-Coelho *et al.*, 2005b; Hsieh *et al.*, 2011), lo que en nuestro estudio coincide con la correlación de *Copidodiaptomus numidicus* con la oligotrofia; sin embargo, el otro calanoide, *Neolovenula alluaudi*, parece estar poco influenciado por el estado trófico del sistema. En cualquier caso, ambos presentaron una distribución simpátrica, nunca se han encontrado coexistiendo y no sólo en el mismo embalse, sino en la misma cuenca hidrográfica, lo que sugiere algún tipo de competencia entre ellos.

Por último, un aspecto importante de este trabajo es que hemos utilizado todo el zooplancton (los grupos principales), ya que hay muchos estudios que se centran sólo en rotíferos o en microcrustáceos únicamente y, aunque no lo hemos comentado, en la distribución de los diferentes ensamblados de especies que encontramos, son importantes las relaciones de competencia o de depredación que, en términos generales afectan negativamente a los rotíferos ante otros grupos; frente a cladóceros por competencia (ej. Conde-Porcuna *et al.*, 1994; Jack & Gilbert, 1994), frente a ciclópodos por depredación (ej. Conde-Porcuna & Declerck, 1998; García-Chicote *et al.*, 2007) o frente a calanoides, posiblemente por ambas (ej. Williamson, 1987; Lapesa *et al.*, 2004); y que probablemente también explican parte de la varianza explicada en los análisis de ordenación. En el siguiente capítulo, se analizarán relaciones entre los distintos grupos de zooplancton y su relación con la eutrofia.

Capítulo 7

La comunidad de zooplancton y el estado trófico

Este capítulo agrupa la información sobre el zooplancton de embalses conseguida en este trabajo que tenga especial interés para ser aplicada en una deseable ampliación de la Directiva Marco del Agua. Se establece la eficacia de las diferentes métricas de la comunidad zooplanctónica como indicadoras del estado trófico de los embalses, se discuten las bondades de su uso y su dificultad. Este análisis sobre las diferentes métricas como indicadores del estado trófico se ha podido llevar a cabo porque se dispone de la caracterización del agua de los embalses en base a los demás factores tenidos en cuenta por la Directiva Marco, como los referidos a la química del agua o a la producción primaria. No se pretende establecer aquí su valor indicador sino, más bien, su potencial complementariedad con las otras métricas.

1. MÉTRICAS DEL ZOOPLANCTON RELACIONADAS CON EL ESTADO TRÓFICO DE LOS EMBALSES

En este apartado relacionaremos variables-métricas de la comunidad del zooplancton con el estado trófico; se considerará el estado trófico de los embalses, atendiendo a las variables relacionadas con la concentración de nutrientes (fósforo total), la producción primaria (biomasa total de fitoplancton, concentración de clorofila *a*) y las condiciones luminosas relacionadas con su abundancia (profundidad de visión del disco de Sechi y la turbidez). Se clasificarán las muestras en rangos de concentración de fósforo, como propone Jeppesen *et al.* (2011), y también se considerarán los embalses clasificados en categorías de oligotrofia a hipertrofia como resultado del compendio de métricas expuesto en el Anexo 2. Algunas variables referidas a la comunidad de zooplancton ya se han analizado en capítulos previos (por ejemplo, la riqueza de especies) y otras se establecen aquí como nuevas métricas (por ejemplo, la razón entre la biomasa del zooplancton y la del fitoplancton).

1.1. Las especies indicadoras de la eutrofización

Gracias a las relaciones analizadas en el capítulo anterior, se puede decir que en embalses no existen especies estrictamente indicadoras de eutrofia, en el sentido en que no hay especies que aparezcan única y exclusivamente cuando se dan estas condiciones u otras que sólo se dan en condiciones de oligotrofia. Sin embargo, algunas de las especies que se han estudiado presentan buenas correlaciones con la eutrofia, como son las destacadas en el capítulo anterior.

Cabe resaltar que lo que hace que estas especies estén correlacionadas no es tanto su presencia, sino más bien su incremento, en densidad o biomasa, en condiciones eutróficas (o hipertróficas). Además, en el capítulo 5 ya se vio que cuando se daban condiciones de eutrofia, y aún más con la hipertrofia, aparecían comunidades diferenciadas de las del resto de estados tróficos.

1.2. La riqueza del zooplancton como indicador de eutrofización

En el capítulo 5, al analizar la relación entre riqueza y algunas variables descriptoras del estado trófico, se destacó que a mayor eutrofización (por

ejemplo, mayor concentración de fósforo y de clorofila *a*), la riqueza de especies de zooplancton es menor (Tabla 5.7). La concentración de fósforo total explicaría hasta un 15% de la riqueza encontrada y la abundancia de productores primarios (clorofila *a* y clorofíceas) hasta casi un 40% (Figs. 5.3 y 5.4). Por ello, parece adecuado establecer la relación de la riqueza, como métrica del zooplancton, con las categorías de estado trófico que proponen Jeppesen *et al.* (2011), basadas en rangos de la concentración de fósforo total; y con las categorías de oligotrofia a hipertrofia, descritas en el apartado 7.1, para resaltar el posible valor indicador de la riqueza (Fig. 7.1). El resultado es que la pérdida de riqueza sólo se observa (aunque sin validez estadística) cuando se superan los 0,4 mg de fósforo total por litro. Sin embargo, si se constata una pérdida de riqueza, estadísticamente significativa (test de la U de Mann-Whitney), entre categorías tróficas: hay menor riqueza promedio en embalses hipertróficos frente al resto de categorías ($p=0,001$).

1.3. La abundancia del zooplancton y la contribución de los diferentes grupos taxonómicos como indicadores de eutrofización

a) Densidad y biomasa de zooplancton total

La densidad y la biomasa observada en los embalses de este estudio son muy variables (en detalle en el capítulo 4), con un rango de densidad de 4 a 22184 ind/l y valores de biomasa de 7 a 3364 $\mu\text{gPS/l}$. La cuestión que aquí se analiza en detalle es si esta amplitud de rangos tiene relación con la eutrofización y los estados tróficos, y de qué manera. Tanto la densidad total como la biomasa de zooplancton por muestra están relacionadas significativamente con las principales variables estudiadas del estado trófico del agua (Anexo 2). La densidad zooplanctónica covaría con las variables indicadoras de eutrofia; por ejemplo, la biomasa de fitoplancton y la concentración de clorofila *a* explican el 27 y el 30% de su varianza en densidad, respectivamente; y el 40 y el 32% en biomasa, respectivamente.

Los valores medios de densidad y biomasa de zooplancton aumentaron con el nivel trófico (Fig. 7.2); además, tanto la densidad como la biomasa fueron estadísticamente diferentes entre una categoría y la siguiente en todas las comparaciones menos en dos casos (test de la U de Mann-Whitney, $p<0,0001$). Uno se da en la media de biomasa entre eutrofia e hipertrofia, que no resultó

diferente estadísticamente, probablemente debido a la elevada varianza dentro de los grupos: rango de biomasa en eutrofia 66-767 $\mu\text{gPS/l}$ y de 126-3364 $\mu\text{gPS/l}$ en hipertrofia. La otra excepción se da en la media de la densidad entre mesotrofia y eutrofia, que probablemente no resultó diferente estadísticamente, debido también al solapamiento de amplitudes entre los grupos: rango de densidad en mesotrofia 11-2113 ind/l y de 31-1143 ind/l en eutrofia.

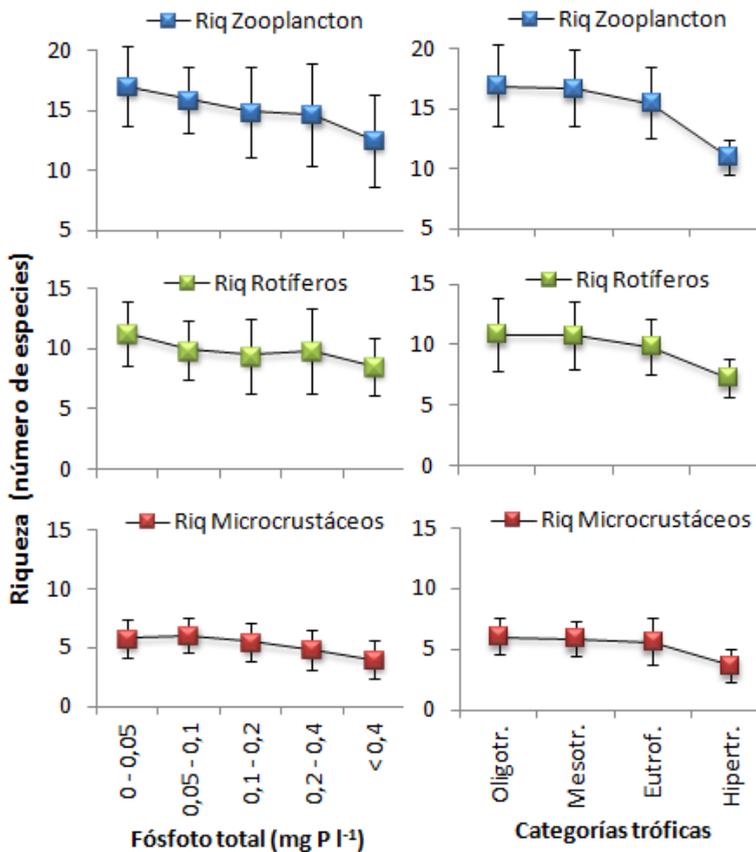


Figura 7.1. Promedio de las riquezas y su desviación típica (barras) para las muestras procedentes de aguas con concentraciones de fósforo dentro de unos rangos establecidos y para las muestras procedentes de aguas clasificadas por estados tróficos (Anexo 2).

Tabla 7.1. Análisis de correlaciones múltiples (rho de Spearman, valor de probabilidad y R^2) entre la densidad (y biomasa) de zooplancton y las variables estudiadas, relacionadas con el estado trófico. Abreviaturas, como en el Anexo 3; α' (Bonferroni) = 0,006.

| | | PTOT | CHLA | BFIT | CLMX | CLMD | AVMX | AVMD | DS | TURB |
|----------|-------|-------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|-------|
| DENSIDAD | Rho | 0,21 | 0,55 | 0,72 | 0,53 | 0,53 | 0,56 | 0,62 | -0,57 | 0,24 |
| | p | 0,013 | <0,001 | <0,001 | <0,001 | <0,001 | <0,001 | <0,001 | <0,001 | 0,006 |
| | R^2 | 0,23 | 0,30 | 0,27 | 0,13 | 0,14 | 0,13 | 0,18 | 0,10 | 0,12 |
| BIOMASA | Rho | 0,18 | 0,51 | 0,63 | 0,42 | 0,45 | 0,50 | 0,58 | -0,49 | 0,24 |
| | p | 0,040 | <0,001 | <0,001 | <0,001 | <0,001 | <0,001 | <0,001 | <0,001 | 0,004 |
| | R^2 | 0,15 | 0,32 | 0,40 | 0,14 | 0,15 | 0,19 | 0,27 | 0,16 | 0,20 |

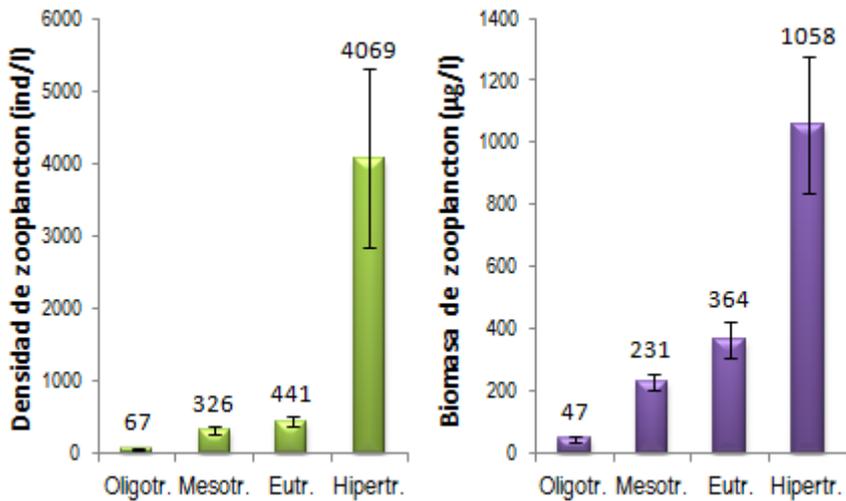


Figura 7.2. Promedio de la densidad y biomasa del zooplancton en embalses oligotróficos, mesotróficos, eutrófico y hipertrófico. Las barras muestran el error típico y se indica el valor promedio.

Esta amplitud de rango se debe en parte a la variabilidad en la composición taxonómica que se da en los embalses, ya que en unos dominan los rotíferos, en otros los copépodos, etc... y esto es además muy variable; por ello, junto a las abundancias totales de zooplancton, se ha querido estudiar la relación de las proporciones (en densidad y biomasa) entre los distintos grupos

taxonómicos que conforman el zooplancton (rotíferos, cladóceros y copépodos), y las variables que se vienen utilizando como descriptoras del grado de eutrofización.

b) Densidad y biomasa de los grupos taxonómicos

La abundancia de rotíferos, tanto en densidad como en biomasa, covaría positivamente con la abundancia de productores primarios (las distintas variables utilizadas) y con la concentración de fósforo total, y negativamente con la transparencia (DS); ascendiendo su varianza explicada hasta el 32%. La abundancia de cladóceros presenta el mismo patrón de covariación positiva, aunque su varianza quede algo menos explicada por estos factores indicadores de eutrofia; además, las correlaciones muestran menor significación.

Y por último, los copépodos, han sido analizados en total y también separando los dos grupos que aparecen en este estudio. Los copépodos totales muestran el mismo patrón de covariación positiva que rotíferos y cladóceros, con una varianza explicada mayor que los anteriores (hasta el 42% de su biomasa con la biomasa fitoplanctónica); todas las correlaciones fueron significativas a nivel de $p < 0,01$ (Tabla 7.2). Por ser un grupo que abarca dos subgrupos bien diferenciados funcionalmente como los ciclopoideos (géneros *Cyclops*, *Acanthocyclops* y *Tropocyclops*) y los calanoides (géneros *Neolovenula* y *Copidodiaptomus*), se busca la respuesta de ambos subgrupos separadamente. El resultado es que los ciclopoideos se vieron relacionados positivamente con la eutrofización, obteniendo resultados prácticamente iguales que cuando se consideraba a los copépodos en conjunto. Sin embargo, los calanoides mostraron una relación inversa o nula con el estado trófico (Tabla 7.2).

La relación lineal entre el logaritmo de la biomasa de rotíferos (y copépodos) y el estado trófico (Anexo 2) explica hasta un 45% de la abundancia de rotíferos (46% en copépodos; Fig. 7.3).

La densidad y biomasa de rotíferos y copépodos que en valores absolutos mostraban correlación con las variables indicadoras del estado trófico, resultan poco relacionadas y con poca varianza explicada por las variables indicadoras de eutrofia si se analizan como abundancias relativas al total de zooplancton (Tabla 7.3).

Tabla 7.2. Análisis de correlaciones múltiples (rho de Spearman, valor de probabilidad y R²) de la abundancia (Dens=densidad; Biom=biomasa) de los diferentes grupos taxonómicos frente a las variables indicadoras del estado trófico (abreviaturas, como en el Anexo 3). Se indican únicamente correlaciones significativas a nivel p<0,05 (sombreado p<0,01). Para cada variable, α' (Bonferroni) = 0,005.

| | | Rotíferos | | Cladóceros | | Copépodos | | Calanoides | | Ciclopoides | |
|-------------|----------------|-----------|--------|------------|--------|-----------|--------|------------|--------|-------------|--------|
| | | Dens | Biom | Dens | Biom | Dens | Biom | Dens | Biom | Dens | Biom |
| PTOT | Rho | 0,249 | 0,294 | | | 0,268 | 0,261 | -0,267 | -0,245 | 0,278 | 0,297 |
| | p | 0,004 | 0,001 | | | 0,002 | 0,002 | 0,002 | 0,004 | 0,001 | <0,001 |
| | R ² | 0,10 | 0,19 | | | 0,09 | 0,10 | 0,01 | 0,01 | 0,09 | 0,11 |
| CHLA | Rho | 0,481 | 0,518 | 0,299 | 0,278 | 0,551 | 0,468 | -0,195 | -0,190 | 0,548 | 0,535 |
| | p | <0,001 | <0,001 | <0,001 | 0,001 | <0,001 | <0,001 | 0,023 | 0,027 | <0,001 | <0,001 |
| | R ² | 0,27 | 0,32 | 0,07 | 0,04 | 0,30 | 0,29 | 0,01 | 0,01 | 0,30 | 0,31 |
| BFIT | Rho | 0,642 | 0,550 | 0,420 | 0,318 | 0,694 | 0,636 | | | 0,654 | 0,647 |
| | p | <0,001 | <0,001 | <0,001 | <0,001 | <0,001 | <0,001 | | | <0,001 | <0,001 |
| | R ² | 0,21 | 0,23 | 0,05 | 0,02 | 0,41 | 0,42 | | | 0,41 | 0,43 |
| CLMX | Rho | 0,511 | 0,476 | 0,182 | 0,172 | 0,496 | 0,431 | | | 0,487 | 0,464 |
| | p | <0,001 | <0,001 | 0,034 | 0,045 | <0,001 | <0,001 | | | <0,001 | <0,001 |
| | R ² | 0,11 | 0,14 | 0,03 | 0,01 | 0,14 | 0,15 | | | 0,13 | 0,15 |
| CLMD | Rho | 0,509 | 0,514 | 0,170 | 0,201 | 0,487 | 0,436 | | -0,188 | 0,490 | 0,486 |
| | p | <0,001 | <0,001 | 0,048 | 0,019 | <0,001 | <0,001 | | 0,029 | <0,001 | <0,001 |
| | R ² | 0,12 | 0,20 | 0,03 | 0,02 | 0,12 | 0,13 | | 0,01 | 0,12 | 0,15 |
| AVMX | Rho | 0,484 | 0,489 | 0,237 | 0,214 | 0,560 | 0,520 | | | 0,540 | 0,501 |
| | p | <0,001 | <0,001 | 0,005 | 0,013 | <0,001 | <0,001 | | | <0,001 | <0,001 |
| | R ² | 0,11 | 0,16 | 0,05 | 0,03 | 0,16 | 0,17 | | | 0,15 | 0,17 |
| AVMD | Rho | 0,554 | 0,572 | 0,266 | 0,281 | 0,609 | 0,569 | | | 0,578 | 0,566 |
| | p | <0,001 | <0,001 | 0,002 | 0,001 | <0,001 | <0,001 | | | <0,001 | <0,001 |
| | R ² | 0,16 | 0,25 | 0,06 | 0,06 | 0,20 | 0,22 | | | 0,19 | 0,22 |
| DS | Rho | -0,508 | -0,502 | -0,190 | | -0,567 | -0,501 | 0,228 | 0,228 | -0,570 | -0,543 |
| | p | <0,001 | <0,001 | 0,027 | | <0,001 | <0,001 | 0,008 | 0,008 | <0,001 | <0,001 |
| | R ² | 0,08 | 0,10 | 0,05 | | 0,14 | 0,15 | 0,003 | 0,001 | 0,13 | 0,14 |
| TURB | Rho | | | 0,198 | | 0,312 | 0,301 | -0,218 | -0,197 | 0,301 | 0,326 |
| | p | | | 0,021 | | <0,001 | <0,001 | 0,011 | 0,022 | <0,001 | <0,001 |
| | R ² | | | 0,02 | | 0,29 | 0,25 | 0,01 | 0,001 | 0,29 | 0,26 |

Por otra parte, ambos grupos de copépodos (su porcentaje frente al total de zooplancton) exhibieron respuestas muy distintas y en el mismo sentido que ocurre con sus abundancias absolutas (Tabla 7.3). Constatamos un ajuste lineal estadísticamente significativo entre la proporción de biomasa de calanoides y ciclopoides con el estado trófico (Fig. 7.4) y se observa cómo en los niveles de eutrofia-hipertrofia (de valor 4 a 5) la proporción de calanoides es nula, mientras que los ciclopoides incrementan su biomasa relativa desde casi

nula hasta el 90% en estados de hipertrofia (en la figura 7.4 se ha destacado con círculos esta importante diferenciación).

Cabe destacar el caso de los cladóceros que cuando empeora el estado trófico, como acabamos de ver, aumentan en densidad y biomasa y, sin embargo, disminuyen su abundancia relativa con respecto a la de los otros grupos de zooplancton. Como imagen más clara de estas relaciones de los diferentes grupos con el estado trófico, se calculan los porcentajes obtenidos para una comunidad promedio de biomasa o densidad para diferentes categorías de eutrofia, entendidas como rangos de fósforo total (como Jeppesen *et al.*, 2011) o bien como estados tróficos (según el Anexo 2; Fig. 7.5).

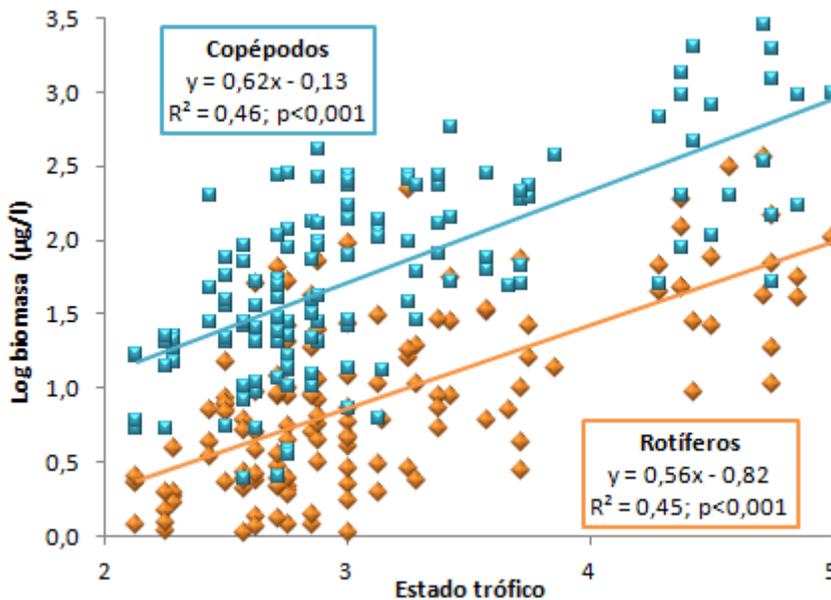


Figura 7.3. Relación entre el estado trófico y el logaritmo de la biomasa de rotíferos y copépodos. Se muestran también las regresiones lineales, el valor de R^2 y la significación. El estado trófico ha sido valorado según el Anexo 2.

Tanto en la escala de categorías tróficas como en la de concentración de fósforo total, se observa un gran aumento de la proporción de biomasa de copépodos ciclopoideos (morado) y un descenso tanto de cladóceros (rojo), como de copépodos calanoides (verde); incluso los calanoides llegan prácticamente a

desaparecer en la hipertrofia. La biomasa de rotíferos (azul) no muestra un claro cambio, ya que los rotíferos no son muy importantes en biomasa y la magnitud del cambio en esta escala es baja.

Tabla 7.3. Análisis de correlaciones múltiples (rho de Spearman, valor de probabilidad y R²) de la abundancia (Dens=densidad; Biom=biomasa) entre la proporción de los diferentes grupos taxonómicos con respecto al zooplancton total y las variables indicadoras del estado trófico (abreviaturas, como en Anexo 3). Se indican únicamente correlaciones significativas a nivel p<0,05 (sombreado p<0,01). Para cada variable, α' (Bonferroni) = 0,005.

| | | Rotíferos | | Cladóceros | | Copépodos | | Calanoides | | Ciclopoides | |
|-------------|----------------|-----------|-------|------------|--------|-----------|--------|------------|--------|-------------|--------|
| | | Dens | Biom | Dens | Biom | Dens | Biom | Dens | Biom | Dens | Biom |
| PTOT | Rho | | 0,182 | -0,300 | -0,293 | | 0,202 | -0,263 | -0,262 | | 0,307 |
| | p | | 0,034 | <0,001 | 0,001 | | 0,019 | 0,002 | 0,002 | | <0,001 |
| | R ² | | 0,015 | 0,031 | 0,035 | | 0,015 | 0,020 | 0,034 | | 0,077 |
| CHLA | Rho | | | -0,199 | | | | -0,309 | -0,331 | | 0,299 |
| | p | | | 0,020 | | | | <0,001 | <0,001 | | <0,001 |
| | R ² | | | 0,057 | | | | 0,077 | 0,105 | | 0,192 |
| BFIT | Rho | | | -0,202 | -0,223 | | 0,192 | -0,302 | -0,306 | | 0,376 |
| | p | | | 0,018 | 0,009 | | 0,025 | <0,001 | <0,001 | | <0,001 |
| | R ² | | | 0,059 | 0,106 | | 0,093 | 0,065 | 0,100 | | 0,310 |
| CLMX | Rho | 0,184 | | -0,325 | -0,193 | | | -0,242 | -0,252 | | 0,279 |
| | p | 0,032 | | <0,001 | 0,025 | | | 0,004 | 0,003 | | 0,001 |
| | R ² | 0,044 | | 0,098 | 0,044 | | | 0,042 | 0,057 | | 0,125 |
| CLMD | Rho | 0,191 | 0,196 | -0,332 | -0,170 | | | -0,264 | -0,292 | | 0,281 |
| | p | 0,026 | 0,022 | <0,001 | 0,048 | | | 0,002 | 0,001 | | 0,001 |
| | R ² | 0,065 | 0,033 | 0,107 | 0,035 | | | 0,058 | 0,079 | | 0,114 |
| AVMX | Rho | | | -0,275 | -0,253 | | 0,168 | -0,241 | -0,259 | | 0,270 |
| | p | | | 0,001 | 0,003 | | 0,050 | 0,005 | 0,002 | | 0,002 |
| | R ² | | | 0,029 | 0,062 | | 0,030 | 0,030 | 0,043 | | 0,117 |
| AVMD | Rho | | | -0,299 | -0,232 | | | -0,272 | -0,312 | | 0,283 |
| | p | | | <0,001 | 0,007 | | | 0,001 | <0,001 | | 0,001 |
| | R ² | | | 0,064 | 0,068 | | | 0,041 | 0,079 | | 0,161 |
| DS | Rho | | | 0,345 | 0,309 | | -0,218 | 0,337 | 0,362 | -0,217 | -0,396 |
| | p | | | <0,001 | <0,001 | | 0,011 | <0,001 | <0,001 | 0,011 | <0,001 |
| | R ² | | | 0,060 | 0,089 | | 0,051 | 0,057 | 0,055 | 0,038 | 0,169 |
| TURB | Rho | | | | -0,200 | | 0,249 | -0,209 | -0,227 | 0,191 | 0,291 |
| | p | | | | 0,019 | | 0,003 | 0,015 | 0,008 | 0,026 | 0,001 |
| | R ² | | | | 0,043 | | 0,057 | 0,014 | 0,032 | 0,040 | 0,138 |

Sin embargo, cuando se trabaja con densidad, ningún patrón resulta más evidente que el aumento de la densidad de rotíferos, tanto con el estado trófico, como con el aumento de la concentración de fósforo total. Aquí también se observa un descenso de la densidad de cladóceros y copépodos calanoides con la eutrofia, llegando también prácticamente a ser nula su proporción en los niveles superiores. Los copépodos, en densidad, no muestran un patrón tan claro como lo mostraban en biomasa.

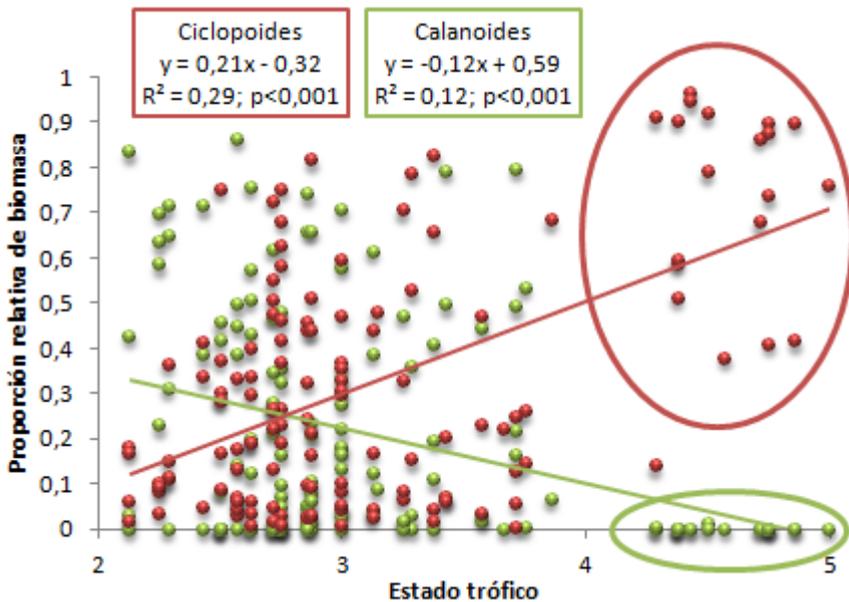


Figura 7.4. Relación entre el estado trófico y la biomasa relativa de copépodos ciclopoideos y copépodos calanoides. Se muestran también las regresiones lineales, la varianza explicada R^2 y los valores de probabilidad (p). Para la clasificación propia del estado trófico véase el Anexo 2. Los círculos señalan los datos en niveles eutróficos-hipertróficos.

c) Densidad y biomasa relativa de los grupos funcionales

En primer lugar se quiso agrupar la respuesta a la eutrofización de los grupos de zooplancton que pueden considerarse fundamentalmente herbívoros, esto es, la suma de rotíferos, cladóceros y copépodos calanoides (“Herb” en la tabla 7.4). Y también agrupando sólo a los microcrustáceos considerados herbívoros (cladóceros y copépodos calanoides) (“CrHerb” en la tabla 7.4). Por

otro lado, consideraremos el grupo de los copépodos ciclopoideos como carnívoros (omnívoros), estableciendo de este modo diferentes grupos funcionales en el zooplancton para poder comparar.

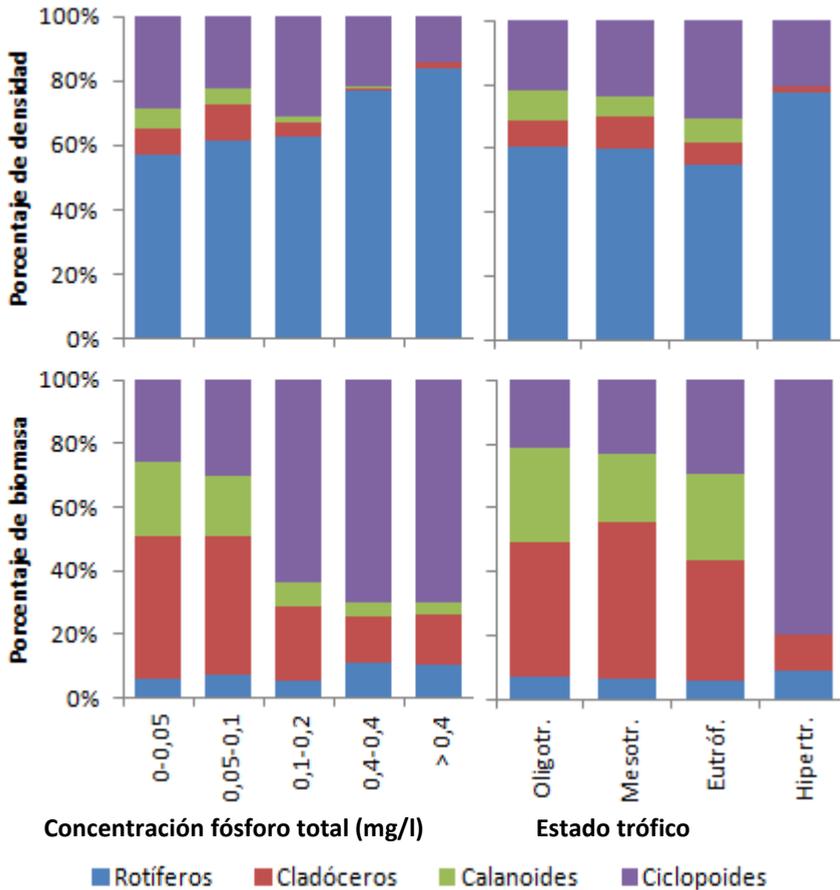


Figura 7.5. Porcentajes de biomasa y densidad de los diferentes grupos taxonómicos en rangos de fósforo total y categorías de estado trófico (Anexo 2). Se trata de los porcentajes obtenidos para una comunidad promedio de biomasa en cada categoría.

Por lo que respecta a los grupos que hemos unido como “herbívoros”, ya se vio en el apartado anterior que los cladóceros aumentaban su abundancia absoluta (densidad y biomasa) con el estado trófico, pero que, sin embargo, disminuían sus abundancias relativas. A la vez, la abundancia de calanoides

disminuía con la eutrofización, pero la de rotíferos no mostraba un claro efecto con la eutrofización. También se vio en la tabla 7.2 que la densidad y biomasa absolutas de estos carnívoros aumentaba con el estado trófico, y además ascendía su proporción relativa con respecto al zooplancton total (Tabla 7.3). En la tabla 7.4 (primera columna) se observa que en biomasa (donde los microcrustáceos tienen mayor peso) la abundancia de estos tres grupos unidos disminuye respecto a la de ciclopoideas con la eutrofización, puesto que se dan correlaciones significativas y positivas de las variables estudiadas y la proporción de ciclopoideas frente a total de herbívoros. Sin embargo, en densidad (donde los rotíferos tienen mayor peso) las correlaciones no son significativas. Las mismas conclusiones se obtienen al estudiar la proporción relativa de herbívoros frente al zooplancton total (tercera columna, tabla 7.4).

Al quitar los rotíferos del grupo de los herbívoros, el efecto anterior se ve mejorado, pues se compara sólo la abundancia de copépodos ciclopoideas frente a la de microcrustáceos herbívoros (cladóceros+calanoides, segunda columna de la tabla 7.4). La proporción de ciclopoideas con respecto a microcrustáceos herbívoros está correlacionada positiva y significativamente con las variables indicadoras del estado trófico estudiadas, llegando a un máximo del 29% de varianza explicada.

En la figura 7.6 se muestra el valor promedio (y el error estándar) de proporciones por categoría trófica (según el Anexo 2), lo que muestra, especialmente en biomasa, un patrón de cambio siempre entre las categorías superiores de eutrofia; no parece haber un cambio destacable en los tres anteriores niveles de estado trófico. Los copépodos ciclopoideas son quienes aumentan enormemente su proporción de biomasa con la eutrofización; de nuevo, en el estado hipertrófico es donde destaca este efecto.

Una vez se ha estudiado la respuesta de los herbívoros en conjunto, se quiso estudiar las relaciones que se daban comparándolos entre ellos. Cuando analizamos las proporciones entre los grupos de herbívoros con los indicadores de eutrofia, vemos que, aunque se obtengan relaciones estadísticamente significativas, las varianzas explicadas son bajas. A mayor estado trófico, hay mayor proporción de rotíferos frente a los otros grupos de herbívoros y mayor proporción de cladóceros frente a copépodos calanoides (Tabla 7.4).

Capítulo 7. La comunidad de zooplancton y el estado trófico

Tabla 7.4. Análisis de correlaciones múltiples (rho de Spearman, valor de probabilidad y R²) de la abundancia (Dens=densidad; Biom=biomasa) de diferentes proporciones entre grupos de zooplancton frente a las variables indicadoras del estado trófico. Se indican únicamente correlaciones significativas a nivel p<0,05 (sombreado p<0,01). Para cada variable, α' (Bonferroni) = 0,004. (*) Herb = grupos fundamentalmente herbívoros: rotíferos, cladóceros y calanoides; CrHerb = crustáceos fundamentalmente herbívoros (cladóceros y calanoides).

| | | Cicl/ (Cicl+Herb) | | Cicl/ (CrHerb+Cicl) | | Herb/ Zoo | | Rot/ (Rot+Clad) | | Rot/ (Rot+Cala) | | Clad/ (Clad+Cala) | |
|-------------|----------------|----------------------|--------|------------------------|--------|--------------|--------|--------------------|--------|--------------------|--------|----------------------|-------|
| | | Dens | Biom | Dens | Biom | Dens | Biom | Dens | Biom | Dens | Biom | Dens | Biom |
| PTOT | Rho | | 0,304 | 0,315 | 0,323 | | -0,31 | 0,25 | 0,27 | 0,26 | 0,27 | | |
| | p | | <0,001 | <0,001 | <0,001 | | <0,001 | 0,003 | 0,001 | 0,002 | 0,001 | | |
| | R ² | | 0,078 | 0,052 | 0,084 | | 0,08 | 0,04 | 0,06 | 0,03 | 0,09 | | |
| CHLA | Rho | | 0,296 | 0,357 | 0,317 | | -0,30 | 0,20 | 0,24 | 0,28 | 0,32 | 0,27 | 0,28 |
| | p | | <0,001 | <0,001 | <0,001 | | <0,001 | 0,018 | 0,005 | 0,001 | <0,001 | 0,001 | 0,001 |
| | R ² | | 0,192 | 0,162 | 0,209 | | 0,19 | 0,03 | 0,12 | 0,06 | 0,14 | 0,08 | 0,07 |
| BFIT | Rho | | 0,378 | 0,342 | 0,374 | | -0,38 | 0,21 | 0,23 | 0,28 | 0,27 | 0,21 | 0,19 |
| | p | | <0,001 | <0,001 | <0,001 | | <0,001 | 0,015 | 0,008 | 0,001 | 0,001 | 0,013 | 0,024 |
| | R ² | | 0,310 | 0,184 | 0,286 | | 0,31 | 0,05 | 0,13 | 0,06 | 0,15 | 0,03 | 0,02 |
| CLMX | Rho | | 0,279 | 0,311 | 0,299 | | -0,28 | 0,32 | 0,25 | 0,24 | 0,27 | | |
| | p | | <0,001 | <0,001 | <0,001 | | 0,001 | <0,001 | 0,003 | 0,004 | 0,002 | | |
| | R ² | | 0,125 | 0,105 | 0,128 | | 0,13 | 0,08 | 0,09 | 0,04 | 0,09 | | |
| CLMD | Rho | | 0,281 | 0,326 | 0,306 | | -0,28 | 0,33 | 0,26 | 0,26 | 0,30 | | 0,19 |
| | p | | <0,001 | <0,001 | <0,001 | | 0,001 | <0,001 | 0,002 | 0,002 | <0,001 | | 0,027 |
| | R ² | | 0,114 | 0,116 | 0,129 | | 0,11 | 0,09 | 0,13 | 0,06 | 0,12 | | 0,02 |
| AVMX | Rho | | 0,270 | 0,322 | 0,303 | | -0,27 | 0,25 | 0,24 | 0,22 | 0,24 | | 0,18 |
| | p | | 0,002 | <0,001 | <0,001 | | 0,002 | 0,003 | 0,004 | 0,011 | 0,004 | | 0,036 |
| | R ² | | 0,117 | 0,099 | 0,137 | | 0,12 | 0,02 | 0,10 | 0,01 | 0,06 | | 0,02 |
| AVMD | Rho | | 0,283 | 0,343 | 0,320 | | -0,28 | 0,27 | 0,26 | 0,26 | 0,29 | 0,18 | 0,22 |
| | p | | <0,001 | <0,001 | <0,001 | | 0,001 | 0,002 | 0,002 | 0,003 | 0,001 | 0,034 | 0,011 |
| | R ² | | 0,161 | 0,132 | 0,183 | | 0,16 | 0,05 | 0,15 | 0,03 | 0,12 | 0,02 | 0,03 |
| DS | Rho | -0,217 | -0,396 | -0,440 | -0,415 | 0,22 | 0,40 | -0,30 | -0,30 | -0,31 | -0,33 | -0,23 | -0,25 |
| | p | 0,011 | <0,001 | <0,001 | <0,001 | 0,011 | <0,001 | <0,001 | <0,001 | <0,001 | <0,001 | 0,007 | 0,003 |
| | R ² | 0,038 | 0,169 | 0,142 | 0,172 | 0,04 | 0,17 | 0,04 | 0,09 | 0,04 | 0,07 | 0,02 | 0,02 |
| TURB | Rho | 0,191 | 0,291 | 0,200 | 0,268 | -0,19 | -0,29 | | | 0,18 | 0,18 | 0,20 | 0,17 |
| | p | 0,026 | <0,001 | 0,020 | 0,002 | 0,026 | 0,001 | | | 0,031 | 0,038 | 0,019 | 0,044 |
| | R ² | 0,040 | 0,138 | 0,048 | 0,115 | 0,04 | 0,14 | | | 0,01 | 0,07 | 0,04 | 0,02 |

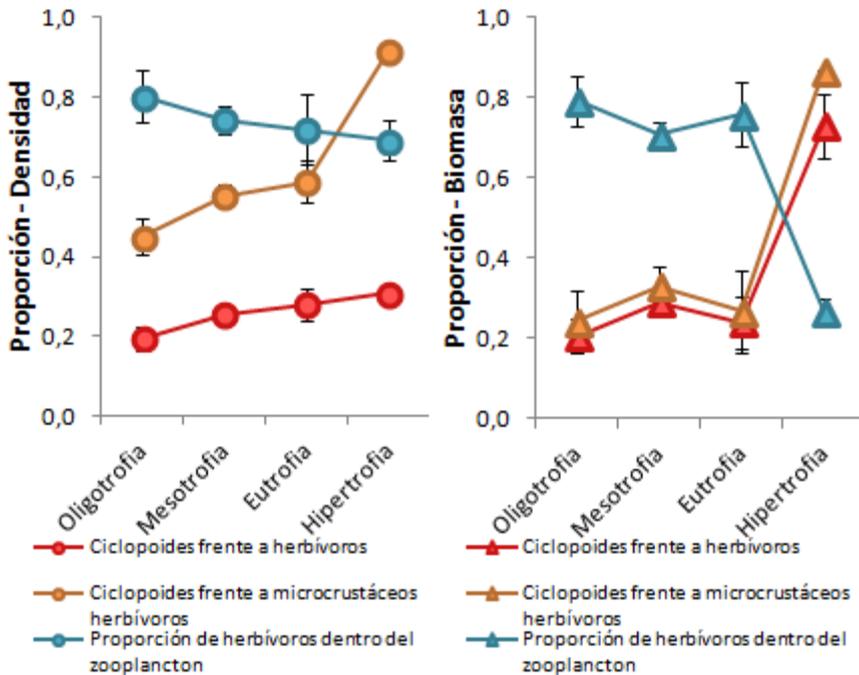


Figura 7.6. Representación de la proporción promedio de herbívoros dentro del zooplancton y de la proporción de la abundancia de copéodos ciclopoides frente a la de herbívoros (rotíferos + cladóceros + calanoides) o sólo microcrustáceos herbívoros (cladóceros + calanoides). Las barras son errores típicos. La abundancia, en densidad y biomasa.

En la figura 7.7 se muestra el valor promedio (y el error estándar) de proporciones por categoría trófica (según el Anexo 2), lo que muestra un patrón de cambio siempre entre las categorías superiores de eutrofia, mayor en biomasa que en densidad; no parece haber un cambio destacable en los tres anteriores niveles de estado trófico (igual que anteriormente). La proporción de rotíferos aumenta sustancialmente al pasar al nivel hipertrófico, es decir, los grupos de organismos fundamentalmente herbívoros caen con la eutrofización, y dentro de ellos los rotíferos son los que aumentan su proporción con la eutrofia, siendo los cladóceros y calanoides los más afectados por la hipertrofia.

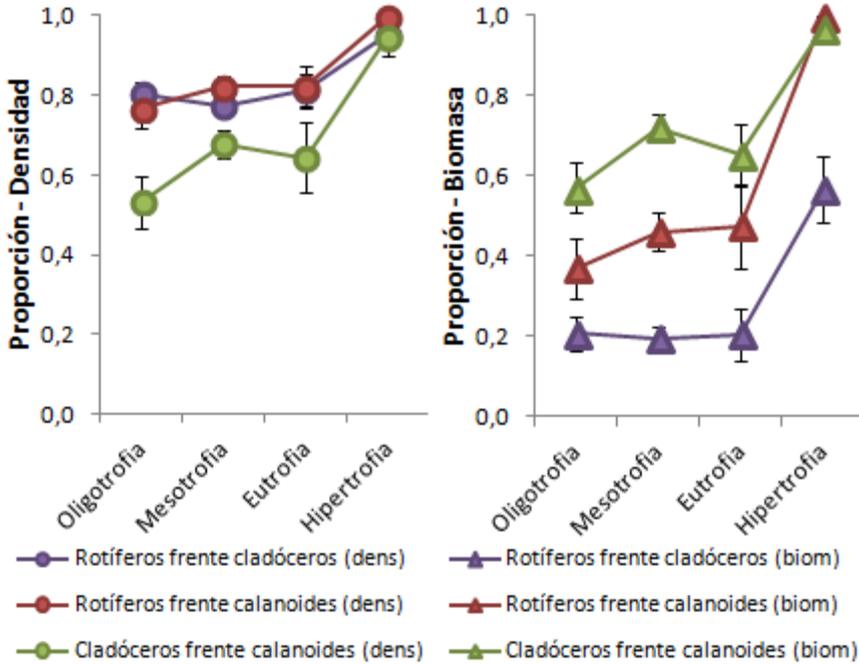


Figura 7.7. Representación de la proporción promedio de la abundancia de rotíferos frente a la de cladóceros y copépodos calanoides, y entre estos dos últimos grupos. Las barras son errores típicos. La abundancia, en densidad y biomasa.

d) Ponderación de la densidad y de la biomasa

Con el fin de obtener una medida de la abundancia que aunara la información relativa a la densidad con la de la biomasa, se ideó una nueva métrica a la que hemos llamado “índice de las abundancias relativas” (IDAR).

Considerando una capacidad de carga máxima de producción secundaria de los embalses, es decir, un valor de densidad y de biomasa máximo que se puede alcanzar en un embalse, podemos extraer el porcentaje de la abundancia puntual de una muestra con respecto a esa capacidad de carga máxima (histórica). El valor de capacidad de carga máxima lo valoramos como 22184 ind/l y 3364 mm³/l, que son los dos valores máximos que han alcanzado los embalses dentro de la demarcación de la Confederación Hidrográfica del Júcar en el presente estudio. Una vez obtenidos los porcentajes de biomasa y

densidad puntuales y sincrónicos de una muestra con respecto a esa capacidad de carga máxima, ya es posible promediar estos valores, de modo que cada uno influirá de igual manera en la medida final de la abundancia ponderada.

Para analizar la respuesta de esta nueva variable, IDAR, se realizaron los pertinentes análisis de correlaciones múltiples entre la comunidad zooplanctónica y las variables relacionadas con la eutrofia. Los resultados se muestran en la tabla 7.5, en la que también se han incluido los resultados de las correlaciones con la densidad y biomasa (ya mostrados en la figura 7.1) para facilitar la comparación.

Entre las diferentes métricas de la abundancia analizadas (densidad, biomasa e IDAR) no hay ninguna que muestre mejores correlaciones con las variables ambientales relacionadas con el estado trófico en todos los casos. La densidad es la que ha obtenido un coeficiente de correlación mayor (rho de Spearman) en la mayoría de los casos; seguida del índice de las abundancias relativas. En la figura 7.8 se presentan los análisis de regresión potencial entre la densidad, la biomasa y el IDAR; para las tres métricas las regresiones fueron significativas y, de nuevo, la densidad y el IDAR fueron las que obtuvieron mejores correlaciones.

Tabla 7.5. Análisis de correlaciones múltiples (rho de Spearman, valor de probabilidad y R^2) de las variables relacionadas con el estado trófico y las abundancias totales de zooplancton expresadas como densidad, biomasa e IDAR (explicada en el texto). Abreviaturas, como en el Anexo 3. Para cada promedio de abundancia, α' (Bonferroni) = 0,006.

| | | PTOT | CHLA | BFIT | CLMX | CLMD | AVMX | AVMD | DS | TURB |
|----------|-------|-------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|-------|
| DENSIDAD | Rho | 0,21 | 0,55 | 0,72 | 0,53 | 0,53 | 0,56 | 0,62 | -0,57 | 0,24 |
| | p | 0,013 | <0,001 | <0,001 | <0,001 | <0,001 | <0,001 | <0,001 | <0,001 | 0,006 |
| | R^2 | 0,23 | 0,30 | 0,27 | 0,13 | 0,14 | 0,13 | 0,18 | 0,10 | 0,12 |
| BIOMASA | Rho | 0,18 | 0,51 | 0,63 | 0,42 | 0,45 | 0,50 | 0,58 | -0,49 | 0,24 |
| | p | 0,040 | <0,001 | <0,001 | <0,001 | <0,001 | <0,001 | <0,001 | <0,001 | 0,004 |
| | R^2 | 0,15 | 0,32 | 0,40 | 0,14 | 0,15 | 0,19 | 0,27 | 0,16 | 0,20 |
| IDAR | Rho | 0,20 | 0,54 | 0,67 | 0,46 | 0,49 | 0,53 | 0,62 | -0,53 | 0,25 |
| | p | 0,018 | <0,001 | <0,001 | <0,001 | <0,001 | <0,001 | <0,001 | <0,001 | 0,004 |
| | R^2 | 0,21 | 0,36 | 0,39 | 0,16 | 0,16 | 0,19 | 0,26 | 0,15 | 0,19 |

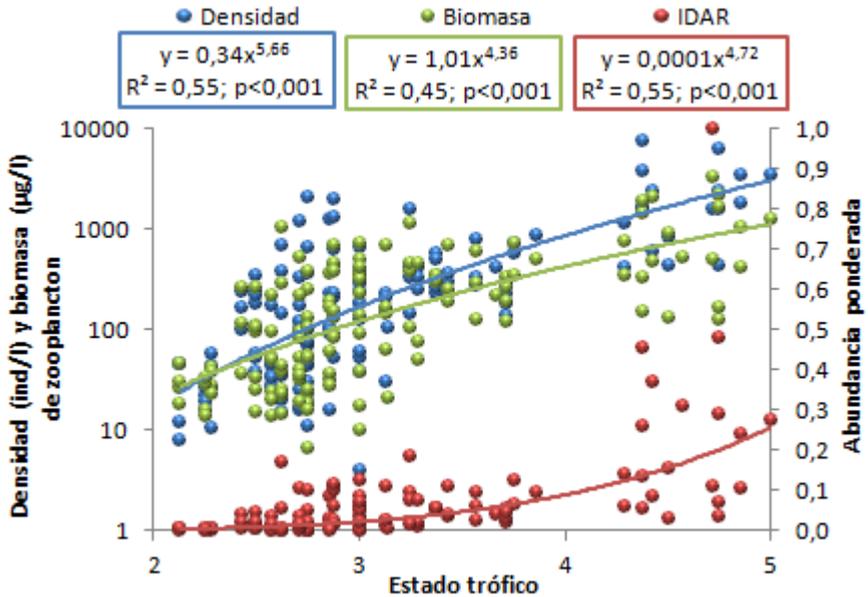


Figura 7.8. Análisis de regresión de las medidas de densidad, biomasa (eje principal) y abundancia ponderada (eje secundario) frente a la valoración propia del estado trófico (Anexo 2). Se muestran la función del ajuste, el valor R^2 y la significación estadística (p).

1.4. Las variaciones en el tamaño de un individuo promedio de la comunidad como indicadores de eutrofización

Si se observa un cambio en la composición, éste podría dar lugar a un cambio de tamaño en la comunidad, es decir en la biomasa de un individuo promedio ($\mu\text{gPS/ind}$), al tener las diferentes especies diferentes tamaños, incluso dentro del mismo grupo taxonómico.

Esta biomasa promedio de la comunidad sólo presenta variaciones destacables entre la categoría de ambientes eutróficos e hipertróficos y entre los valores de concentración de fósforo total más elevados. La biomasa de un individuo promedio disminuye en el caso de los cladóceros y los calanoides, y aumenta en el caso de los rotíferos y copépodos ciclopoideos; sin embargo, estas variaciones no resultaron estadísticamente significativas en ninguno de los casos (Figs. 7.9 y 7.10).

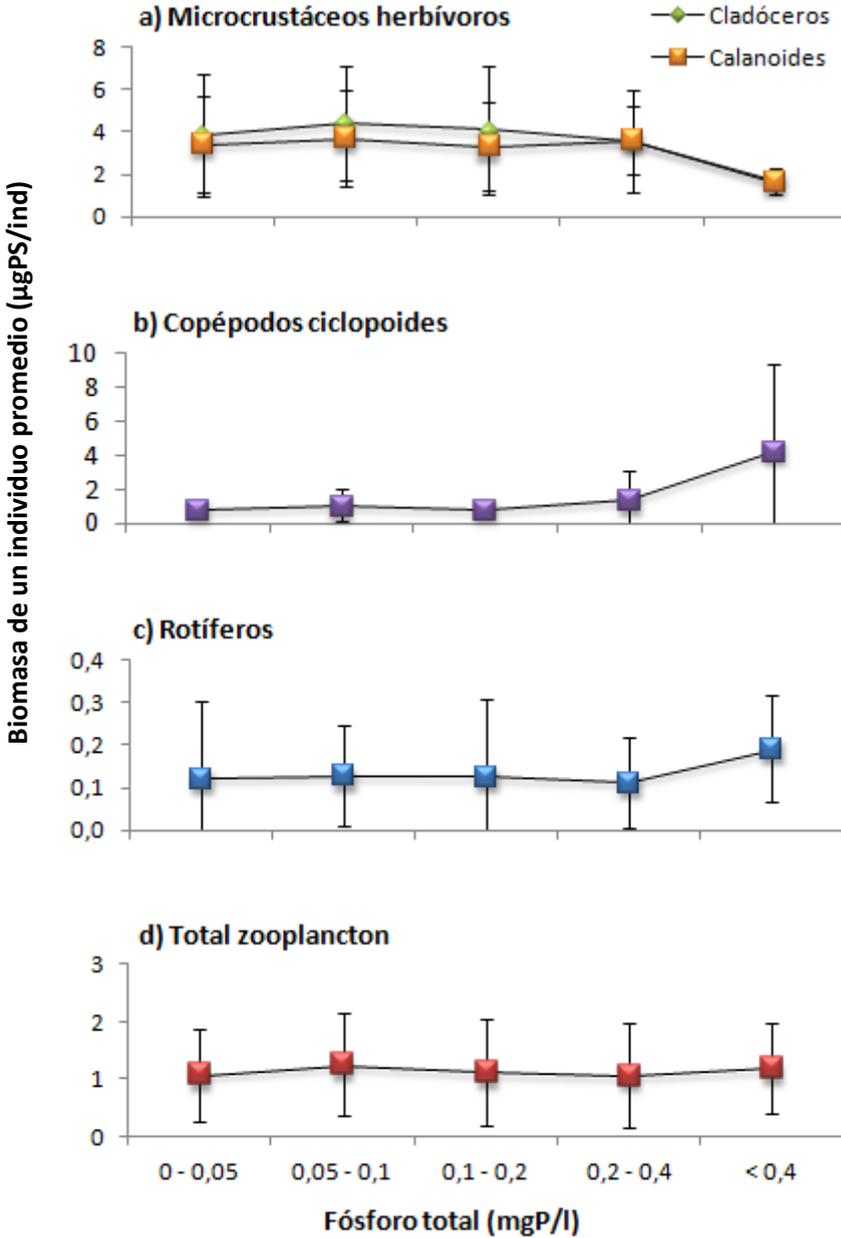


Figura 7.9 Biomasa de un individuo promedio de las comunidades que habitan en aguas de diferentes rangos de concentración de fósforo total.

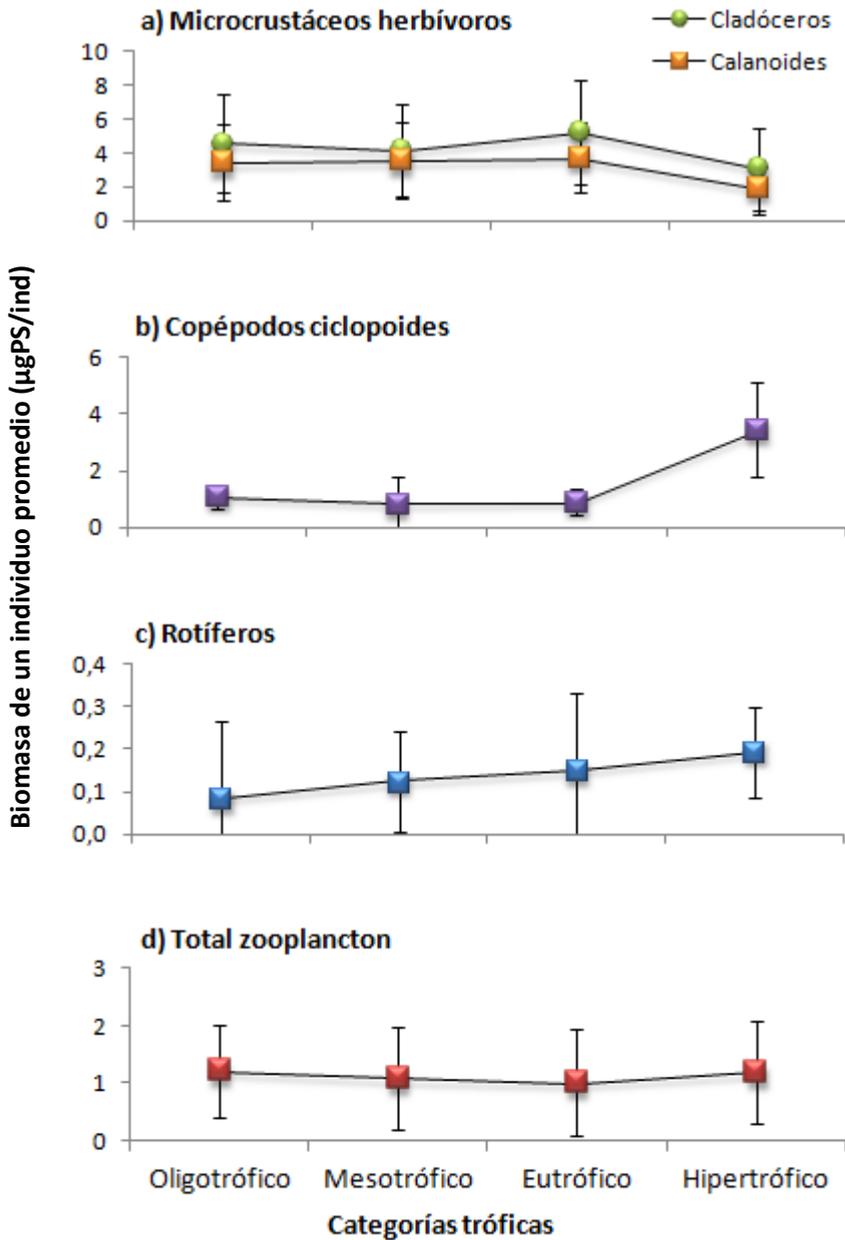


Figura 7.10 Biomasa de un individuo promedio de las comunidades que habitan en aguas de diferentes categorías o estados tróficos.

1.5. Evaluación del índice de estado trófico de Mäemets (1980)

Maëmets (1980) puso de manifiesto que existe la relación entre la composición de la comunidad de zooplancton, el tipo de lago y su estado trófico; y desarrolló un índice (Índice de estado trófico o E), basado en las proporciones de especies de rotíferos, consideradas por él como indicadores de eutrofia, frente al total de rotíferos; y lo mismo, para los microcrustáceos (véase el Material y Métodos, capítulo 2). Nosotros quisimos comprobar si este índice podía ser útil como indicador del estado trófico de los embalses. Las especies que utilizamos como indicadoras para la ecuación fueron las que estuvieron positiva y claramente correlacionadas con el estado trófico en el capítulo 6 (especies indicadoras de eutrofia utilizadas: *Acanthocyclops americanus*, *Brachionus plicatilis*, *Polyarthra dolichoptera*, *Brachionus angularis*, *Moina micrura*, *Keratella cochlearis*, *Keratella tecta*, *Brachionus variabilis*, *Pompholys sulcata*, *Bosmina longirostris*, *Brachionus plicatilis*, *Asplanchna girodi*, *Ceriodaphnia dubia* y *Hexarthra mira*). La relación entre el valor obtenido de E y la valoración del estado trófico que aquí se está utilizando no muestra un patrón claro; desde la oligo-mesotrofia hasta la eutrofia el índice E varía entre 0 a 4. Sin embargo, cuando superamos la eutrofia, en una pequeña franja de variación de los estados tróficos (hipertrofia), dicho índice varía presenta valores más elevados que llegan hasta casi 8 (Fig. 7.11).

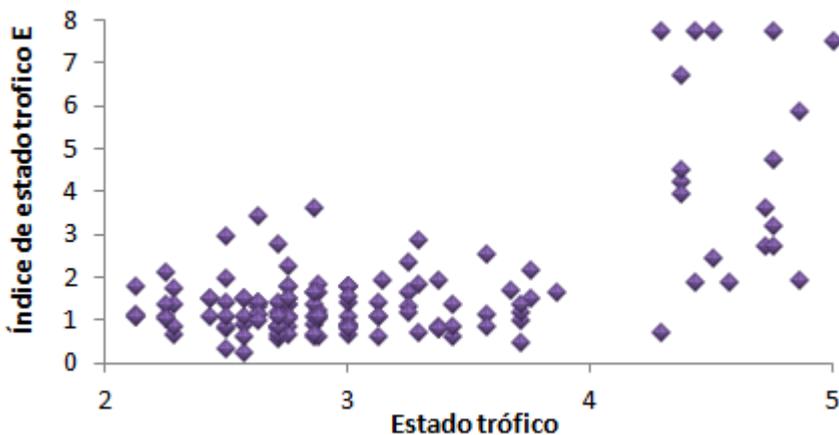


Figura 7.11. Relación entre nuestra valoración propia del estado trófico (Anexo 2) y el índice de estado trófico E de Mäemets (1980).

1.6. Evaluación de los índices de estado trófico de Ejsmont-Karabin (2012) y de Ejsmont-Karabin & Karabin (2013)

Ejsmont-Karabin (2012) también puso de manifiesto la relación entre la composición de la comunidad de rotíferos de lagos y su estado trófico, y desarrolló una serie de índices (*Trophic State Index*; TSI_{ROT}) basados en diferentes métricas de rotíferos relativas a su densidad y biomasa en conjunto o como especies indicadoras. Un año más tarde Ejsmont-Karabin & Karabin (2013) complementaron los índices del artículo citado anteriormente con otra serie de índices referidos a las comunidades de crustáceos. Nosotros quisimos comprobar si estos índices podrían ser útiles como indicadores del estado trófico de los embalses.

Los resultados de la aplicación de estos índices a nuestras muestras se exponen en las figuras 7.12 y 7.13. La principal limitación que observamos en el empleo de estas métricas para valorar el estado trófico es que los autores que las desarrollaron sólo consideraron 4 estados tróficos (mesotrofia, mesotrofia-eutrofia, eutrofia e hipertrofia: en colores en las figuras 7.12 y 7.13); sin embargo, algunos de nuestros embalses los consideramos estrictamente oligotróficos.

TSI_{ROT1} y TSI_{ROT2} : ambos índices, el primero basado en la densidad de rotíferos y el segundo en su peso fresco, se ajustan bien a la valoración propia del estado trófico (Anexo 2), siendo estadísticamente significativa su covariación ($R^2=0,46$ y $0,41$ respectivamente; $p<0,001$). Además, los embalses se ven clasificados en los 4 niveles tróficos considerados por Ejsmont-Karabin (2012). Sin embargo, **TSI_{ROT4}** , basado en la razón entre estas dos variables no se relacionó significativamente con nuestra clasificación de estados tróficos ($R^2=0,03$; $p=0,04$), siendo muy poco discriminador, ya que estimó a todos los embalses como mesotróficos (figura 7.12). **TSI_{ROT3}** , basado en el porcentaje de la densidad de rotíferos que son bacterívoros, no covaría ($R^2=0,04$; $p=0,02$) con los estados tróficos descritos en el Anexo 2 y lo mismo ocurre con **TSI_{ROT5}** , basado en el porcentaje de *Keratella cochlearis* var. *tecta* para lagos dimicticos ($R^2=0,01$; $p=0,23$).

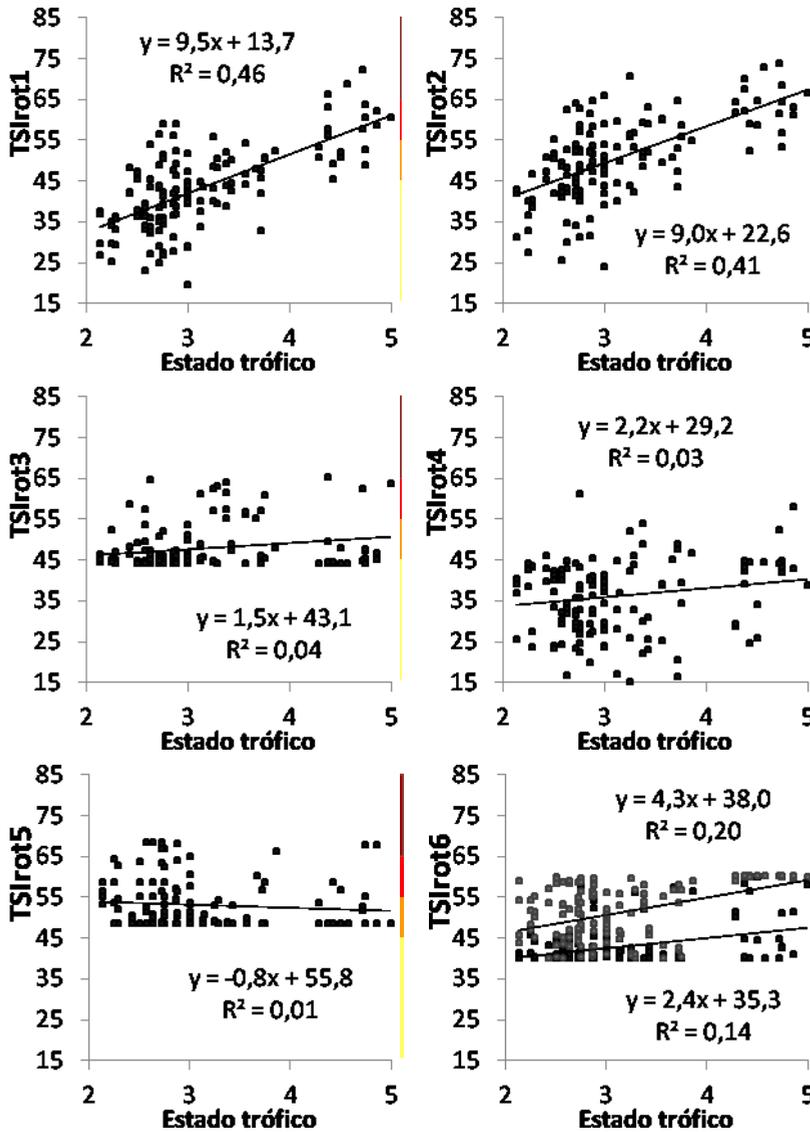


Figura 7.12. Relación entre nuestra valoración del estado trófico (Anexo 2) y los diferentes índices de estado trófico basados en los rotíferos de Ejsmont-Karabin (2012), más información en el texto. Los colores representan los estados tróficos inferidos a partir del índice de Ejsmont Karabin: amarillo-mesotrofia, naranja-mesoeutrofia, rojo-eutrofia y granate-hipertrofia. El TSIrot6 se ha calculado para las especies propias indicadoras de eutrofia (gris) y para las consideradas en el artículo citado (negro).

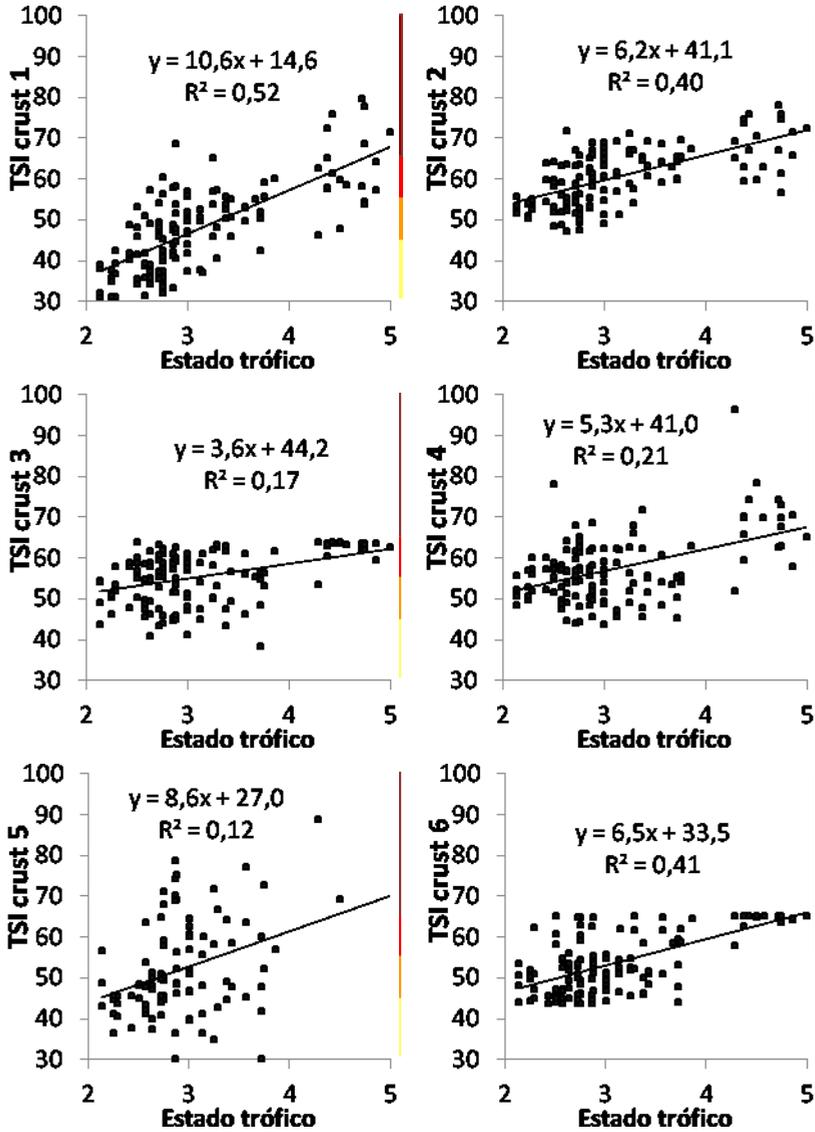


Figura 7.13 Relación entre nuestra valoración propia del estado trófico (Anexo 2) y los diferentes índices de estado trófico de crustáceos de Ejsmont-Karabin & Karabin (2013) (más información en el texto). Los colores representan los estados tróficos inferidos por estos autores: amarillo-mesotrofia, naranja-mesoeutrofia, rojo-eutrofia y granate-hipertrofia.

Por último, comprobamos el **TSI_{ROT6}**, basado en la contribución (%) de las especies indicadoras del estado trófico dentro de la densidad total de rotíferos. Para el índice **TSI_{ROT6}** se consideraron por una parte, las especies propuestas por Ejsmont-Karabin (2012): *Anuraeopsis fissa*, *Brachionus* spp., *Filinia longiseta*, *Keratella cochlearis* var. *tecta*, *Keratella quadrata* y *Pompholyx sulcata*; y por otra, las especies que en el capítulo 6 se encontraron relacionadas con la eutrofia de nuestros embalses: *Brachionus calyciflorus*, *Polyarthra vulgaris-dolichoptera*, *Keratella cochlearis* var. *typica*, *Keratella tropica*, *Pompholyx sulcata* y *Asplanchna girodi*. Los resultados de la correlación entre estos índices y el estado trófico mostraron que, al utilizar la propia selección de especies de rotíferos indicadores (véase el capítulo 6), la varianza explicada fue mayor ($R^2=0,12$; $p<0,001$), siendo en los valores de bajo estado trófico donde la covariación resultaba menos evidente ($R^2=0,14$; $p<0,001$; Fig. 7.12).

Por lo que respecta a los índices publicados por Ejsmont-Karabin & Karabin (2013), también tienen como principal limitación el no considerar la oligotrofia. **TSI_{CR1}** y **TSI_{CR2}**, que utilizan la densidad y la biomasa total de crustáceos, covarían bien ($R^2=0,52$ y $0,40$, respectivamente; ambos con $p<0,001$) con nuestras estimaciones (valoración propia en el Anexo 2); sin embargo, la distribución de los embalses dentro de sus categorías es más reducida utilizando la biomasa que usando la densidad, pues no discrimina ningún embalse por debajo del estado meso-eutrófico (Fig. 7.13). Así, el índice más bajo encontrado para nuestros embalses es **TSI_{CR2}=47** en el embalse de Tibi en el invierno de 2007, cuando la biomasa total de crustáceos fue de 6 mgPF/l, que según el **TSI_{CR2}** se correspondería con la meso-eutrofia. **TSI_{CR3}**, utilizando por el porcentaje de biomasa de copépodos ciclopoideos frente al total de biomasa de crustáceos, no discrimina ningún embalse como hipertrófico y presenta una correlación únicamente de $R^2=0,17$, aunque significativa ($p<0,001$). El caso de **TSI_{CR4}**, basado en la relación de la biomasa de copépodos ciclopoideos frente a la de cladóceros, presenta un problema cuando no existe uno de los grupos considerados (copépodos ciclopoideos o cladóceros), pudiendo haber caso donde el denominador sea 0, o quedando el cálculo sin solución; por ejemplo, en nuestro caso, siempre hay copépodos ciclopoideos, pero en ocasiones no se han encontrado cladóceros. No se consideraron estos casos en la correlación de la figura 7.13; concretamente, en los dos únicos casos en los que no se hallaron cladóceros (en el embalse de Tibi, en los veranos de 2006 y 2007), la relación fue

significativa ($p < 0,001$), aunque con poca varianza explicada ($R^2 = 0,21$). Un problema igual plantea el índice **TSI_{CR5}**, donde se utiliza la razón de la densidad de copépodos ciclopoideos frente a la de calanoides; en nuestro caso, siempre hay copépodos ciclopoideos, pero en ocasiones no se han encontrado calanoides y, por tanto, el denominador sería 0; lo que obliga a desestimar bastantes casos en la correlación (figura 7.13), eliminando los embalses en los que la proporción de ciclopoideos dentro de los copépodos es máxima, cosa que es muy informativa. La relación fue significativa ($p = 0,001$), aunque con poca varianza explicada ($R^2 = 0,12$). Por último, se utilizó el **TSI_{CR6}**, basado en la contribución (%) de las especies indicadoras del estado trófico dentro de la densidad total de crustáceos. Para este índice no se consideraron las especies propuestas por Ejsmont-Karabin & Karabin (2013), pues la comunidad encontrada en sus lagos era muy distinta a la de nuestros embalses. Para elaborar este índice se consideraron las especies de crustáceos que en el capítulo 6 estaban relacionadas con la eutrofia (*Acanthocyclops americanus*, *Moina micrura* y *Bosmina longirostris*). El resultado es una varianza explicada entre ambos de casi un 41% ($p < 0,001$) (figura 7.13), demostrándose de nuevo que los crustáceos pueden ser buenos indicadores.

2. LA RAZÓN ZOOPLANCTON : FITOPLANCTON COMO INDICADOR DEL ESTADO TRÓFICO

En cociente entre la biomasa de zooplancton y la del fitoplancton (Z:F) ha sido ampliamente utilizado en la bibliografía. En la figura 7.12 se muestra la relación entre la biomasa de zooplancton (ordenadas) y la de fitoplancton (abscisas) de nuestro estudio.

Existe una correlación negativa entre la razón Z:F y el estado trófico del sistema entendido como una serie de variables ambientales con él relacionada (Tabla 7.6). A mayor eutrofización, se encuentra una mayor proporción de biomasa de fitoplancton con respecto a la del zooplancton. Hay dos modos básicos de desviaciones del cociente 1:1 de Z:F cuando es inferior a 1, es decir más biomasa de fitoplancton que de zooplancton, y cuando es superior, en el que hay más zooplancton que fitoplancton. Pero dentro de estas categorías también distinguimos diferentes casos.

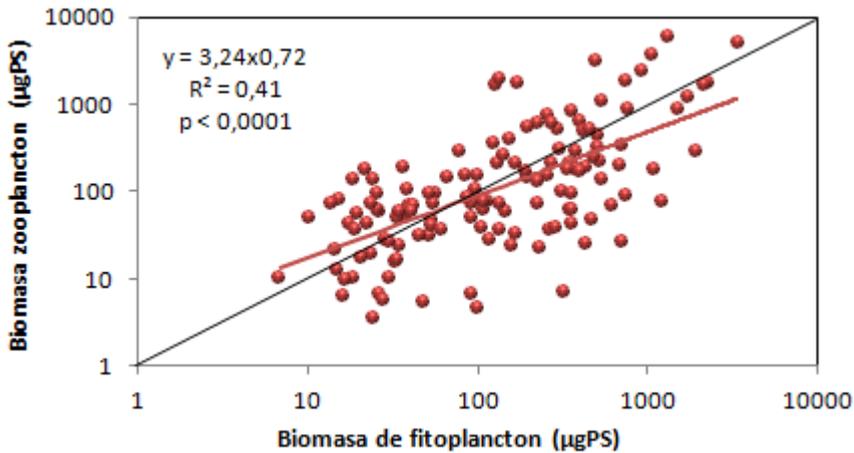


Figura 7.12 Relación entre la biomasa de fitoplancton y de zooplancton en los embalses estudiados. La línea negra transversal se corresponde con la relación Z:F 1:1, y la línea roja, con el ajuste potencial de su regresión; se muestran también la función del ajuste, valores R^2 y de significación (p). Ejes en escala logarítmica.

Tabla 7.6. Análisis de correlaciones múltiples (rho de Spearman, valor de probabilidad y R^2) del cociente Z:F y las variables ambientales indicadoras del estado trófico del agua. Abreviaturas, como en Anexo 3. α' (Bonferroni) = 0,006.

| | DS | CLMX | CLMD | AVMX | CHLA | BFIT |
|-------|-------|-------|-------|-------|-------|--------|
| Rho | 0,19 | -0,27 | -0,21 | -0,22 | -0,25 | -0,49 |
| p | 0,025 | 0,002 | 0,012 | 0,009 | 0,004 | <0,001 |
| R^2 | 0,01 | 0,06 | 0,04 | 0,02 | 0,02 | 0,15 |

Cuando el rango es menor de 1 (en nuestro caso fue de 0,06 a 1), el fitoplancton puede llegar a ser 15 veces mayor que el zooplancton y eso se puede explicar por dos situaciones:

1º) Cuando la biomasa de fitoplancton es muy elevada, como el caso de los embalses de Tibi (en el verano de 2006 e invierno de 2007), Bellús (en el invierno de 2008) y Beniarrés (en el invierno de 2008) (Tabla 7.7). En ellos la biomasa de fitoplancton está entre los 1500 y 3500 $\mu\text{gPS/l}$, mientras que la de zooplancton es muy inferior. Dichos embalses presentan generalmente concentraciones elevadas de fitoplancton y en la mayoría de los casos la comunidad fitoplanctónica está dominada por clorofíceas y criptofíceas. En todos estos

casos, en que la comunidad zooplanctónica presenta una biomasa muy inferior a la del fitoplancton, la especie dominante ha sido el copépodo ciclopoide *Acanthocyclops americanus*.

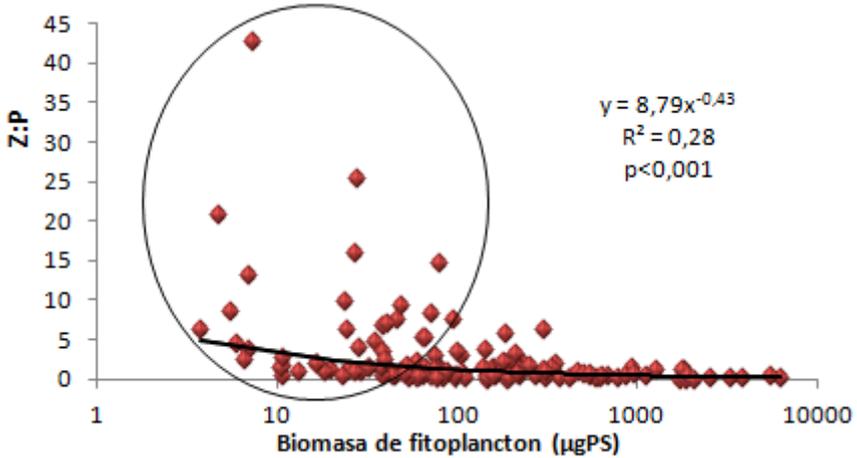


Figura 7.13. Análisis de regresión potencial entre el cociente Z:F (razón entre las biomases de zooplancton y fitoplancton) y el la biomasa del fitoplancton (eje logarítmico). Biomاسas, en µgPS/l. Se muestran el ajuste, su función, su varianza (R^2) y la significación estadística (p).

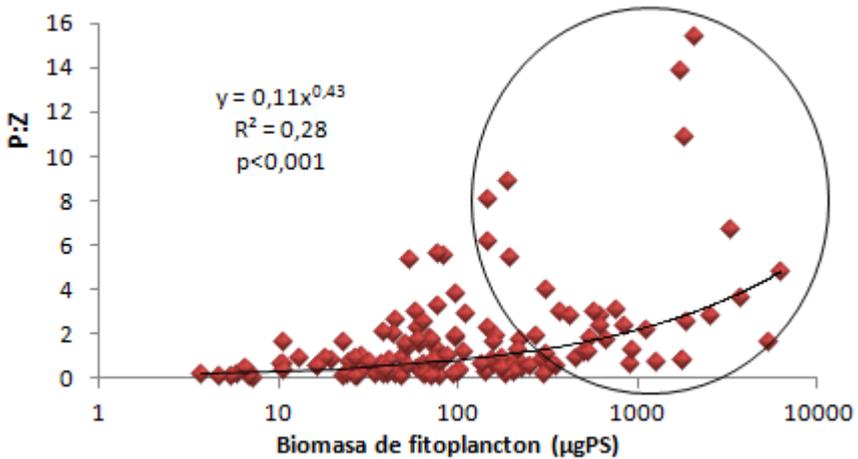


Figura 7.14. Análisis de regresión potencial entre el cociente P:Z (inversa Z:F, razón entre las biomاسas de fitoplancton y zooplancton) y el la biomasa del fitoplancton (eje logarítmico). Biomاسas en µgPS/l. Se muestran el ajuste, su función, su varianza (R^2) y la significación estadística (p).

Tabla 7.7. Tabla descriptiva de la comunidad planctónica de algunos embalses. Estos se dividen en dos grupos, según presenten elevadas o moderadas biomasa de fitoplancton. Biomasa de fitoplancton (P) y zooplancton (Z). Grupo de fitoplancton o zooplancton dominante en la muestra y su biomasa ($\mu\text{gPS/l}$). Abreviaturas, como en Anexo 3.

| Embalse | Biomasa | Fitoplancton | Zooplancton |
|---------------|-------------------------------|--|--|
| BFIT elevada | TIB I7 Z = 136 P = 2087 | Clorofíceas + Criptofíceas (1820) | <i>A. americanus</i> (107) |
| | TIB V6 Z = 498 P=3314 | Euglenofíceas (2160) Cianobacterias (810) | <i>A. americanus</i> (471) |
| | BEL I8 Z=126 P=1747 | Clorofíceas + Criptofíceas (1630) | <i>A. americanus</i> (52); <i>P. vulgaris-dolichoptera</i> (37); <i>P. sulcata</i> (30) |
| | BNR I8 Z=170 P=1846 | Clorofíceas + Criptofíceas (1590) | <i>A. americanus</i> (149) |
| BFIT moderada | LOR V6 Z=22 P=193 | Diatomeas (140) | <i>A. americanus</i> (10); <i>N. alluaudi</i> , <i>C. dubia</i> , <i>B. longirostris</i> (2) |
| | ARQ I7 Z=18 P=147 | Diatomeas (130) | <i>N. alluaudi</i> (6); <i>A. americanus</i> (4); <i>S. oblonga</i> (6) |
| | COR V6 Z=24 P=147 | Diatomeas (110) | <i>C. numidicus</i> (17); <i>A. americanus</i> (4) |

Tabla 7.8. Tabla descriptiva de la comunidad planctónica de algunos embalses. Valores de biomasa de fitoplancton (P) y zooplancton (Z). Grupo de fitoplancton dominante. Especie dominante de zooplancton y su biomasa. Valores de biomasa de fitoplancton en el muestreo anterior (A) y posterior (D). Abreviaturas, como en el Anexo 3.

| Embalse | Z:F | Fitoplancton | Zooplancton | Antes y después |
|---------|----------------|----------------------------|---|---|
| FORI8 | Z=1193 P=80 | Criptofíceas | <i>D. galeata</i> (828) | A: 20/6/2007 (570) D: 27/5/2008 (360) |
| FORV8 | Z=466 P=49 | Clorofíceas | <i>D. galeata</i> (114); <i>C. numidicus</i> (219) | A: 27/5/2008 (360) D: 26/2/2009 (550) |
| FORV9 | Z=606 P=72 | Clorofíceas | <i>D. galeata</i> (309); <i>C. numidicus</i> (269) | A: 26/2/2009 (550) D: 19/2/2009 (70) |
| MCRI8 | Z=712 P=28 | Criptofíceas | <i>D. galeata</i> (568); <i>C. numidicus</i> (87) | A: 24/10/2007 (660) D: 22/2/2008 (140) |
| MCRI9 | Z=431 P=27 | Clorofíceas y criptofíceas | <i>D. galeata</i> (262); <i>C. numidicus</i> (118) | A: 27/7/2008 (220) D: 6/5/2009 (110) |
| CORI8 | Z=317 P=7 | Criptofíceas | <i>D. galeata</i> (56); <i>C. numidicus</i> (223) | A: 9/8/2007 (60) D: 7/8/2008 (110) |
| ALAI7 | Z=233 P=24 | Criptofíceas | <i>D. galeata</i> (206) | A: 27/7/2006 (350) D: 2/8/2007 (230) |

2º) La abundancia de fitoplancton no es tan elevada como en los casos anteriores; por ejemplo en los embalses de Loriguilla (verano de 2006), Arquillo (invierno de 2007) y Cortes (verano de 2006), donde la biomasa de fitoplancton está entre los 150 y 200 $\mu\text{gPS/l}$, pero la de zooplancton es relativamente baja y no supera los 25 $\mu\text{gPS/l}$. En todos estos casos, la comunidad de fitoplancton se ha visto dominada por pequeñas diatomeas céntricas y el zooplancton no presentaba una población claramente dominante.

A continuación analizaremos las desviaciones del cociente Z:F cuando es superior a 1 (Fig. 7.13). Estos casos, como ya hemos comentado sólo se dan cuando la densidad de fitoplancton es baja; el rango de Z:F que encontramos es de 1 a 43, es decir la biomasa de zooplancton llega a ser 43 veces mayor que la de fitoplancton. Esta situación ocurrió (Tabla 7.8) en los embalses de Forata (invierno de 2008 y veranos de 2008 y 2009), María Cristina (inviernos de 2008 y 2009), Cortes (invierno de 2008) y Alarcón (invierno de 2007), cuando la biomasa de zooplancton estaba entre los 233 y 1200 $\mu\text{gPS/l}$, mientras que la del fitoplancton no supera los 80 $\mu\text{gPS/l}$. En todos los casos en los que se observó esta situación, el fitoplancton se encuentra dominado por criptofíceas y pequeñas clorofíceas; y el zooplancton estaba compuesto por grandes filtradores como el cladóceros *Daphnia galeata* y el copépodo calanoide *Copidodiaptomus numidicus*. Además, en los muestreos realizados antes o después del momento que presentaba esta composición, las biomásas fitoplanctónicas encontradas eran mucho más elevadas (Tabla 7.8).

3. DISCUSIÓN

3.1. La composición de la comunidad zooplanctónica como indicador de eutrofización: poblaciones indicadoras

Se ha comprobado que la composición de la comunidad zooplanctónica puede ser un potencial bioindicador del estado trófico del agua (Saksena, 1987), y ya se vio en el anterior capítulo una discusión pormenorizada sobre grupos y poblaciones referidos en la bibliografía como indicadoras del estado trófico. Sin embargo, y pese a que casi de cualquier especie se pueden establecer sus condiciones más habituales de vida, en este trabajo debemos concluir que no

hay muchas poblaciones que podamos utilizar de forma inequívoca como indicadoras de un determinado estado trófico. Únicamente la presencia del copépodo ciclopoide *Acanthocyclops americanus* y, algo menos, del rotífero *Brachionus calyciflorus* resaltan en todos los análisis como propias de elevados estados tróficos, sin embargo, también han sido encontradas en aguas con menor estado trófico, por lo que no pueden considerarse indicadores estrictamente hablando. Otra conclusión relevante es que no tenemos especies muy correlacionadas con la oligotrofia, al menos en los rangos aquí manejados, ni de oligotrofia, ni de mesotrofia, ya que la varianza explicada de los ejes segrega únicamente las situaciones de eutrofia-hipertrofia.

La poblaciones que habitan los embalses presentan, por tanto, una amplia tolerancia a la eutrofización y prácticamente sólo se destaca la elevada covariación de la biomasa de fitoplancton con *Acanthocyclops americanus*, debido seguramente a que el sistema con tal producción primaria está permitiendo, además, el establecimiento de bucles microbianos (ciliados), mayor presencia de pequeños herbívoros (rotíferos) y por tanto el establecimiento de un carnívoro como *Acanthocyclops americanus*. Por todo ello, consideramos que serán las propiedades de la comunidad zooplanctónica y no poblaciones concretas quienes mejor nos ayuden a explicar el vector de la eutrofia en embalses.

3.2. La riqueza del zooplancton como indicador de eutrofización

Como ya se ha comentado en el capítulo 6, la eutrofización puede causar cambios en la estructura de las comunidades zooplanctónicas, con un descenso de la dominancia de las especies típicas de aguas oligotróficas y un incremento de las que son típicas de aguas más eutróficas, lo cual ya ha sido observado por otros autores, tanto en las comunidades de microcrustáceos (Pejler, 1965; Hakkari, 1972; Karabin, 1985a; Hofmann, 1996; Ejsmont-Karabin & Karabin, 2013) como en las de rotíferos (Radwan, 1973; Hillbricht-Ilkowska, 1977; Gannon & Stemberger, 1978; Pejler, 1983; Karabin, 1985a; Walz *et al.*, 1987; Berzins & Pejler, 1989b; Beaver & Crisman, 1990; Matveeva, 1991; Ejsmont-Karabin & Karabin, 2012).

En el capítulo 5 se vio cómo un patrón básico de la distribución de riqueza en un gradiente de producción sería una curva unimodal (*hump-shaped*

curve), cuyos extremos se dan en aguas muy poco productivas (oligotrofia) y extremadamente productivas (hipertrofia). Este modelo de alta riqueza a productividad intermedia es avalado por múltiples trabajos (Grace, 1999; Leibold, 1999; Ritchie & Olff, 1999; Dodson *et al.*, 2000 y 2007).

Entre los embalses (en general y, particularmente, en los aquí estudiados), no se encuentran sistemas lo suficientemente oligotróficos como para que la limitación por nutrientes esté afectando negativamente a la riqueza de especies de zooplancton; por el contrario, algunas de las características de los embalses los hacen muy propensos a problemas de eutrofización, de modo que en estos embalses sólo se observa la relación negativa entre producción y riqueza de zooplancton; y por ello, el aumento de la eutrofización ocasiona un impacto negativo en la biota existente disminuyendo su riqueza, como ya se ha visto en otros estudios (Barnet & Beisner, 2007).

Por último, hemos visto que al aumentar la eutrofización disminuye la riqueza de especies (tanto de rotíferos como de microcrustáceos), lo cual se observa sobre todo en el paso a niveles hipertróficos. Pese a que en los estados eutróficos ya se sienten los efectos asociados a la eutrofización, no es hasta los hipertróficos cuando es notable su efecto sobre la riqueza de especies. Al parecer, la comunidad zooplanctónica no ve mermada su respuesta en la riqueza de especies hasta que los efectos propios de esta baja calidad del agua no son extremos (como la anoxia, los cambios de pH, la abundancia de cianobacterias, el aumento de la turbidez,...)

3.3. La abundancia del zooplancton como indicador de eutrofización

a) Densidad y biomasa de zooplancton total

No sólo las especies, la riqueza y la diversidad de las comunidades cambian con el estado trófico del sistema, también ocurren cambios a nivel de abundancias (densidad y biomasa) totales del zooplancton en general y, a su vez, de las proporciones que hay entre los grupos del zooplancton.

Los resultados obtenidos en este estudio coinciden con la literatura anterior, en la que se observa que con el aumento del estado trófico se dan aumentos en las densidades y biomásas totales de zooplancton. En la tabla 7.9 se muestra una recopilación bibliográfica de estudios que relacionan la biomasa

y/o densidad de zooplancton con el estado trófico de diversos embalses. En ella podemos observar que nuestros valores de densidad y/o biomasa se asemejan a los encontrados en otros estudios. Los valores promedio de densidad y biomasa para nuestros embalses oligotróficos fueron respectivamente de 72 ind/l y 51 $\mu\text{gPS/l}$, de 228 ind/l y 209 $\mu\text{gPS/l}$ para los mesotróficos, de 429 ind/l y 395 $\mu\text{gPS/l}$ para los eutróficos y para los hipertróficos de 820 ind/l y 1057 $\mu\text{gPS/l}$, muy semejantes a los valores obtenidos en embalses de la Confederación Hidrográfica del Ebro (www.chebro.es), pero menores a los obtenidos por González *et al.* (2011) quienes obtuvieron valores de biomasa algo superiores, aunque muy variables, en embalses de Venezuela (en condiciones climáticas diferentes). En estudios de embalses realizados en el sur de Italia, Naselli-Flores & Barone (1994), analizando sólo la biomasa, obtuvieron cifras aproximadamente la mitad que las nuestras.

Según los resultados del presente estudio, los valores de concentración de clorofila *a* explicarían el 41% de la densidad y 32 % de la biomasa zooplanctónicas. La máxima varianza explicada sería entre la biomasa de fitoplancton y la densidad de zooplancton con un 42%. Pese a que estos valores de correlación son bastante elevados, en la bibliografía se encuentran todavía mejores correlaciones entre la abundancia zooplanctónica y las variables indicadoras del estado trófico del agua, como las de González *et al.* (2011), que encontraron una correlación con un 60% y 56% de la varianza explicada entre la densidad y biomasa de zooplancton (respectivamente) y la concentración de clorofila *a*; Harman *et al.* (1995), que también constataron que la densidad total del zooplancton aumentaba con la eutrofia desde 107 a 1590 ind/l, y Trevisan & Forsberg (2007), quienes vieron que la densidad total de zooplancton mostraba una relación positiva con el logaritmo de la concentración de clorofila *a* (varianza explicada del 53%).

En la bibliografía, la abundancia del zooplancton ha sido analizada por algunos autores en base a la densidad y, por otros, a la biomasa, a veces atendiendo a criterios de tipo metodológico, y otras, de tipo más funcional. La densidad (el número de individuos por unidad de volumen) nos aporta información sobre el desarrollo de la población, sobre la cantidad de individuos que están interaccionando en la comunidad. Es una medida mucho más sencilla de obtener, pues sólo hay que contar el número de individuos por unidad de volumen muestral, y deducir la densidad en el ecosistema a partir de éste.

Sin embargo, la densidad del zooplancton no necesariamente proporciona información exacta sobre la biomasa real de esta comunidad, ya que esta se compone de una gran variedad de taxones con una amplia gama de tallas (Matsumura-Tundisi *et al.*, 1989). La biomasa del zooplancton es una variable importante y necesaria para el cálculo de la producción secundaria de la comunidad (Melão & Rocha, 2004), ya que nos está informando de la cantidad de masa que hay de cada especie, independientemente del número de individuos, lo cual puede ser mucho más útil que la densidad en estudios más centrados en los flujos de materia y energía.

Por lo tanto, la estimación del peso seco de las especies de zooplancton, resulta una variable más útil para el estudio de la estructura trófica de los ecosistemas acuáticos, especialmente teniendo en cuenta su relación con los estados tróficos de las masas de agua (Rocha *et al.*, 1995). A pesar de ello, la biomasa, entendida como peso seco (o fresco) por unidad de volumen, es un aspecto más difícil de medir, bien por medida directa o por estimación a partir de fórmulas con las medidas corporales. Por ejemplo, Trevisan & Forsberg (2007) consideran que es mejor usar la densidad en lugar de la biomasa porque consideran que el número de individuos es más informativo de la presión de pastoreo sobre el fitoplancton, que la masa total en unidades de carbono, el peso seco o el contenido calorífico del zooplancton. Aunque esto sea bastante discutible en el caso de organismos con tamaños y capacidad de filtración muy diferentes.

En el presente trabajo hemos querido utilizar ambas métricas de la abundancia (densidad y biomasa) con tal de poder analizar en qué medida se veía influida cada una de ellas por las variables ambientales y el estado trófico. A modo de breve resumen de todos los análisis realizados durante toda la tesis, podemos decir que hay grandes diferencias entre la densidad y biomasa de los diferentes grupos de zooplancton, pero el aumento promedio de densidad y biomasa se dio en proporción similar al aumento de nivel trófico. La densidad mostró una mejor correlación entre los indicadores de estado trófico y los indicadores de biodiversidad, esta medida de abundancia refleja mejor el crecimiento de la población en relación con el estado trófico. La biomasa mostró una mejor correlación entre los indicadores de estado trófico y las proporciones de entre los grupos de zooplancton; tales relaciones ponen de manifiesto las diferencias notorias de tamaño entre los diferentes grupos zooplanctónicos.

Tabla 7.9. Tabla resumen de los valores de densidad y biomasa encontrados en otros estudios de zooplancton de embalses. Se muestran el estado trófico del embalse, el número de embalses analizados, las repeticiones temporales y el promedio y desviación estándar de la densidad y biomasa zooplanctónica encontrados.

| Estado trófico | N | Densidad ind/l | Biomasa $\mu\text{gPS/l}$ | Fuente |
|-------------------|--------|--|--|---|
| Oligotróficos | 24 | 72 ± 18 | 51 ± 10 | Presente estudio |
| Mesotróficos | 80 | 228 ± 26 | 209 ± 26 | |
| Eutrófico | 14 | 429 ± 56 | 395 ± 61 | |
| Hipertrófico | 18 | 820 ± 79 | 1057 ± 217 | |
| Ultraoligotrófico | 4 | 171 ± 136 | 84 ± 69 | Conf. hidrográfica del Ebro. Red de control de calidad 2011-2012. (www.chebro.es) |
| Oligotrófico | 19 | 177 ± 160 | 79 ± 79 | |
| Mesotrófico | 34 | 294 ± 297 | 144 ± 124 | |
| Eutrófico | 5 | 750 ± 927 | 191 ± 237 | |
| Hipertrófico | 1 | 568 | 395 | |
| Ultraoligotrófico | 2 (x6) | 24 ± 9 86 ± 30 | 49 ± 32 29 ± 16 | González <i>et al.</i> , 2011. (embalses de Venezuela) |
| Oligotrófico | 3 (x6) | 156 ± 128 62 ± 22 123 ± 41 | 251 ± 219 504 ± 352 127 ± 50 | |
| Oligo-Mesotrófico | 2 (x6) | 309 ± 187 228 ± 145 | 607 ± 572 1092 ± 547 | |
| Mesotrófico | 2 (x6) | 130 ± 70 288 ± 201 | 165 ± 104 382 ± 169 | |
| Eutrófico | 1 (x6) | 278 ± 262 | 122 ± 80 | |
| Hipertrófico | 3 (x6) | 423 ± 182 1130 ± 871 753 ± 679 | 787 ± 356 1127 ± 711 2026 ± 3758 | |
| Mesotrófico | 6 | - | 77 ± 14 | Naselli & Barone, 1994. (embalses de Sicilia) |
| Meso-eutrófico | 7 | - | 112 ± 14 | |
| Eutrófico | 3 | - | 210 ± 63 | |
| Hipertrófico | 5 | - | 357 ± 70 | |

Con tal de conseguir una medida de la abundancia que aunara la información relativa a ambas se ideó una nueva métrica, el índice de abundancias ponderadas (IDAR). Este índice mejora ligeramente los resultados, aunque pensamos que no lo suficiente como para que desde aquí se recomiende como una nueva métrica a utilizar de forma sistemática; sin embargo, puede ser un interesante punto de partida para desarrollar otros índices que combinen ambas medidas.

b) Densidad y biomasa relativa de los grupos taxonómicos

La influencia del estado trófico en la distribución y abundancia de rotíferos y el papel indicador de estos en la calidad del agua ha sido un tema estudiado en los últimos años desde diversos puntos de vista. Pauli (1990) afirma que los rotíferos son más sensibles a los factores físicos que el resto del zooplancton; también Evans (1986) cree que los rotíferos, al contrario que los crustáceos zooplanctónicos, pueden ser los mejores indicadores del estado trófico en el zooplancton, cosa que también afirman muchos otros autores (Mäemets, 1983; Saksena, 1987; Radwan & Popiolek, 1989; Ejsmont-Karabin, 1995; Attayde & Bozelli, 1998; Duggan *et al.*, 2002; Ejsmont-Karabin & Karabin, 2012).

En el presente estudio, tanto la densidad como la biomasa de rotíferos, resultaron relacionadas positivamente con la eutrofización, al igual que se ha visto anteriormente en la bibliografía. Cambios en la densidad total de rotíferos se han visto intensa y positivamente correlacionados con el estado trófico de los lagos (Blancher, 1984; Karabin, 1985b; Trifonova *et al.*, 1986; Dawes *et al.*, 1987; Walz *et al.*, 1987; Balvay & Laurent, 1990; Matveeva, 1991; Harman *et al.*, 1995; Xiong *et al.*, 2003; Yoshida *et al.*, 2003; May & O'Hare, 2005; Ejsmont-Karabin, 2012); y también se da un incremento en la biomasa total de las comunidades de rotíferos con el aumento del estado trófico (Karabin, 1985b; Pace, 1986; Trifonova *et al.*, 1986), debido al incremento de sus fuentes de recursos (bacterioplancton y fitoplancton) con la eutrofización (Ejsmont-Karabin & Karabin, 2012). Sin embargo, se da una disminución del promedio de peso corporal de los rotíferos (Sterzyński, 1979; Karabin, 1985b) como resultado del incremento de la dominancia de las especies pequeñas detritívoras (Ejsmont-Karabin & Karabin, 2012); este efecto es contrario al que hemos encontrado en embalses, ya que se observaba un leve incremento de la biomasa promedio de

los rotíferos, de los estados eutróficos a los hipertróficos, aunque esta relación no resultaba estadísticamente significativa. Probablemente estas diferencias se deben a que los sistemas de estudio son muy distintos en cuanto a los niveles de eutrofización y a la composición específica, no encontrándose la comentada sustitución por especies de menor talla.

Con respecto a las abundancias de cladóceros, tanto la densidad como la biomasa, resultaron correlacionadas negativamente con los principales indicadores del estado trófico. Sin embargo, hay estudios que confirman un incremento de la densidad de los crustáceos con el estado trófico (Patalas, 1972; Karabin, 1985a; Pinto-Coelho *et al.*, 2005a), aunque algunos apunten además una disminución en el promedio del volumen corporal de los crustáceos (Bays & Crisman, 1983; Karabin, 1985a; Ejsmont-Karabin & Karabin, 2013). En los estudios que anuncian un incremento de la densidad de cladóceros con la eutrofia, los niveles de eutrofia observados son muy bajos; a niveles de ultraoligotrofia y oligotrofia, la baja producción primaria del sistema permite el desarrollo de pocos productores secundarios, entre ellos los cladóceros; por ello, en estas situaciones, al aumentar las concentraciones de nutrientes y producción primaria, la abundancia de cladóceros aumenta. Sin embargo, a niveles muy elevados de carga de nutrientes y cuando la producción primaria es muy elevada (eutrofia-hipertrofia), los cladóceros se ven perjudicados. Estos últimos serían los niveles de carga de nutrientes en los que se encuentran muchos de los embalses propios de este estudio y, por ello, observamos ese descenso de la abundancia de cladóceros frente a la eutrofización.

En lagos eutróficos, puede aparecer anoxia hipolimnética (Watanabe *et al.*, 1995) y el desarrollo de la anoxia es uno de los factores que causa una rápida caída de la población de cladóceros, pues esto conduce al zooplancton a desplazarse hacia las capas superiores, donde los peces son abundantes y, en consecuencia, aumenta la presión de depredación sobre ellos (Shapiro *et al.*, 1975; Gliwicz, 1986; Wright & Shapiro, 1990; Hanazato, 1992). En nuestro estudio han sido frecuentes las hipoxias en algunos embalses en verano; por ejemplo, en embalses como Beniarrés, Bellús o Forata las concentraciones de oxígeno estivales en profundidad fueron muy bajas (menores de 0,1 mg/l). En Beniarrés fue menor a 0,1 mg/l todos los veranos a partir de los 6 m de profundidad (2006 y 2007), 5 m (2008) y 3 m (2009); en Bellús a partir de los 5 m

(2006, 2008 y 2009) y 4 m (2007); y en Forata, a partir de los 7 m (2006) y 8 m en (2007 y 2008).

También ha sido ampliamente estudiada desde hace muchos años la reducción en la abundancia de cladóceros asociada a los *blooms* de cianobacterias (Schindler, 1968 y 1971; Sorokin, 1968; Stross *et al.*, 1973; George & Edwards, 1974; Jones *et al.*, 1979; Porter & Orcutt, 1980; Lampert, 1981a, 1981b y 1982; Edmondson & Litt, 1982; Holm & Shapiro, 1984; Infante & Abella, 1985; Jarvis, 1986; Nizan *et al.*, 1986; Zankai & Ponyi, 1986; Fulton & Paerl, 1987a y 1987b; DeMott *et al.*, 1991). Muchos de estos trabajos se centran en el género *Daphnia*; se ha demostrado que la alimentación de *Daphnia* está dificultada por *Microcystis aeruginosa* y *Anabaena* sp. (Thompson *et al.*, 1982; Chow-Fraser & Sprules, 1986). Hay estudios que demuestran que los cladóceros de gran tamaño se ven más afectados que los pequeños: Jarvis *et al.* (1987) midió la tasa de filtración de los cladóceros de gran tamaño (*Daphnia pulex*) y de los pequeños cladóceros (*Ceriodaphnia reticulata*, *Moina micrura* y *Diaphanosoma excisum*) durante el periodo de crecimiento masivo de *Microcystis* y encontró que la tasa de filtración decaía para *Daphnia*, pero no para las especies de cladóceros de pequeño tamaño. Webster & Peters (1978) demostraron experimentalmente que las cianobacterias (*Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Oscillatoria*) interferían en la alimentación de los cladóceros de gran tamaño (*Daphnia pulex*, *Daphnia ambigua* y *Simocephalus vetulus*), pero no se daba el mismo efecto en el pequeño cladóceros *Bosmina longirostris*. Similares resultados se han obtenido en otros estudios con otras especies (Porter & McDonough, 1984; Fulton & Paerl, 1987a y 1987b; Hawkins & Lampert, 1989). Existe una correlación positiva entre el tamaño de las partículas que ingieren los cladóceros y su tamaño corporal de los mismos; es decir, los cladóceros de mayor tamaño tienden a alimentarse de partículas mayores que los pequeños (Watanabe *et al.*, 1995). De este modo, los grandes cladóceros como *Daphnia* pueden ingerir más filamentos y colonias de cianobacterias que los cladóceros pequeños. Como resultado, los cladóceros grandes están más expuestos a los efectos adversos de las cianobacterias; estos efectos adversos no son sólo debidos a la toxicidad de éstas (efecto químico) sino también a su morfología (efectos mecánicos) (Porter & McDonough, 1984; Watanabe *et al.*, 1995). Sin embargo, los *blooms* de cianobacterias también pueden afectar a los cladóceros pequeños como *Chydorus*, *Diaphanosoma* y *Moina* (Scharf *et al.*, 1979; Fulton,

1988; Penaloza *et al.*, 1990). En nuestros embalses se han dado episodios de grandes crecimientos de cianobacterias, como en Bellús en el verano de 2007, cuando alcanzaron los 2209 $\mu\text{gPS/l}$, o en el verano de 2008, con 1230 $\mu\text{gPS/l}$; o en Beniarrés, en el verano de 2009, cuando llegaron a 293 $\mu\text{gPS/l}$, y estos episodios suelen coincidir con escasez de cladóceros (grandes y pequeños) en estos sistemas.

Algunos estudios apuntan además hacia una disminución en el promedio del volumen corporal de los crustáceos con la eutrofización (Bays & Crisman, 1983; Karabin, 1985a; Ejsmont-Karabin & Karabin, 2013). Jeppesen *et al.* (2011) vieron que el tamaño corporal de los cladóceros disminuyó al considerar todas las especies de cladóceros juntas; y también si se consideraban los pequeños cladóceros y los grandes cladóceros por separado, el efecto era doble: a la vez que disminuía la proporción de grandes cladóceros con la eutrofización debido a un cambio hacia especies más pequeñas, también disminuía el tamaño corporal de los individuos de cada especie en particular. Esto mismo se observó en el presente estudio (apartado 1.4 de este capítulo), puesto que el tamaño del individuo promedio descendía de los estados eutróficos a los hipertróficos, aunque esta relación no resultara significativa estadísticamente.

Por último, el grupo zooplanctónico de los copépodos fue el que peores correlaciones dio entre su abundancia y las variables indicadoras del estado trófico. La razón de estos resultados no se debe a que el estado trófico del agua no influya sobre las poblaciones de copépodos, sino a que la comunidad de copépodos de los embalses está formada fundamentalmente por dos grupos con estrategias alimenticias muy distintas que responden de manera opuesta al estado trófico. Este punto se desarrollará con mayor extensión en el siguiente apartado.

c) Densidad y biomasa relativa de los grupos funcionales y tamaños corporales

Los microcrustáceos están formados por diferentes grupos con estrategias vitales distintas, básicamente tres grupos en los embalses estudiados: los cladóceros (reproducción fundamentalmente asexual y herbívoros), los copépodos calanoides (reproducción sexual y

fundamentalmente herbívoros) y los copépodos ciclopoideos (reproducción sexual y fundamentalmente omnívoros). Estas estrategias distintas les hacen también responder de manera distinta ante los cambios de estado trófico, de modo que las proporciones que tienen entre estos grupos también pueden ser indicadoras de cambios en el estado trófico. Por ello, además de un análisis de los grupos taxonómicos (entiéndase rotíferos, cladóceros y copépodos) se quiso hacer también un análisis más funcional en el que se estudiaran cinco grupos por separado: rotíferos, cladóceros, copépodos calanoides y copépodos ciclopoideos.

Cabe destacar que los copépodos calanoides han sido considerados herbívoros, ya que su dieta está compuesta fundamentalmente por fitoplancton; pese a ello, es conocida la existencia de otros organismos como zooplancton y ciliados dentro de la dieta de estos copépodos (Ramos-Rodríguez & Conde-Porcuna, 2003). Del mismo modo, los copépodos ciclopoideos los hemos incluido en el grupo de los omnívoros, también por simplificar el término, pese a que los hábitos de alimentación de estos organismos sean mucho más complicados, ya que varían entre unas especies y otras y lo hacen también según el estado de desarrollo (nauplio, copepodito y adulto).

Los rotíferos, herbívoros de pequeño tamaño aumentaron su densidad y biomasa con mayores niveles de eutrofización, e igual sucedió con los cladóceros de pequeño tamaño (géneros *Bosmina* y *Moina*; véase el capítulo 6). Al contrario, se observó una pérdida de grandes herbívoros, como los grandes cladóceros (géneros *Daphnia* y *Diaphanosoma*; ver capítulo 6) y calanoides. Además, la proporción de la abundancia (densidad y biomasa) de rotíferos aumentó frente a la de los otros grupos. A pesar del aumento de la abundancia de rotíferos, la abundancia total de herbívoros (considerando la suma de rotíferos, cladóceros y copépodos calanoides) es menor en estados tróficos más elevados, aumentando de manera más destacable la abundancia total de microcrustáceos herbívoros (suma de cladóceros y copépodos calanoides).

Los copépodos ciclopoideos, fundamentalmente omnívoros, aumentan su densidad y biomasa con el aumento del estado trófico, ascendiendo además su proporción relativa con respecto al zooplancton total. Esto resultó evidente sobre todo entre los estados de eutrofia e hipertrofia, cuando los copépodos ciclopoideos aumentan su proporción de biomasa relativa entorno al 20-40% a casi el 80% de promedio en los embalses hipertróficos; este efecto es más

acusado debido a la disminución de biomasa de los grandes cladóceros y calanoides que se da en estos estados. Al igual que hemos encontrado nosotros, en la literatura se observa que un aumento del estado trófico causa un incremento de la biomasa total de copépodos ciclopoideos (Karabin, 1985a) y un incremento de la contribución de la biomasa de estos ciclopoideos a la biomasa total de crustáceos (Hillbricht-Ilkowska *et al.*, 1979; Pace, 1986; Pinto-Coelho *et al.*, 2005b). A su vez, el aumento de eutrofización causa una disminución de la dominancia de cladóceros y, consecuentemente, un incremento del cociente biomasa de ciclopoideos : biomasa de cladóceros (Karabin, 1985a).

Finalmente, por lo que respecta a los copépodos calanoides, en la literatura también se constata que la eutrofización causa un incremento de la proporción de cladóceros con respecto a los copépodos calanoides (Pinto-Coelho *et al.*, 2005b; Hsieh *et al.*, 2011; Ejsmont-Karabin & Karabin, 2013) y un incremento de la proporción de los copépodos ciclopoideos con respecto a los calanoides (Jeppesen *et al.*, 2000; Pinto-Coelho *et al.*, 2005b; Hsieh *et al.*, 2011; Ejsmont-Karabin & Karabin, 2013). Estos resultados coinciden completamente con los resultados obtenidos en este estudio.

Por lo que respecta a la variación del tamaño corporal de copépodos, con el aumento del estado trófico tampoco dio resultados estadísticamente significativos; a pesar de ello, se observó un leve descenso del tamaño corporal de calanoides y un aumento de ciclopoideos; este último resultado coincide con el estudio de Jeppesen *et al.* (2011), en el que se observaba que el tamaño corporal del zooplancton estaba muy afectado por el estado trófico en los dos lagos estudiados, igual que observaron también otros autores (Haberman & Künnap, 2002; Haberman & Laugaste, 2003). La razón por la que en nuestro estudio no hemos obtenido resultados significativos, probablemente se deba a que las riquezas de especies de copépodos de nuestros embalses son muy bajas (dos especies de copépodos calanoides y tres de copépodos ciclopoideos), por lo que no podemos detectar una sucesión de especies hacia tamaños menores (y viceversa) con la eutrofización con tanta claridad.

En algunos trabajos se ha planteado la idea de que las especies de mayor tamaño son reemplazadas por otras más pequeñas cuando aumenta la eutrofización (Gliwicz, 1969; Gulati, 1990); en nuestros resultados este patrón no se aprecia con claridad. Pejler (1983) atribuyó las preferencias de las especies

a lo largo del gradiente trófico al tamaño y naturaleza del alimento particulado y encontró que las especies de rotíferos asociadas con las condiciones eutróficas son comedores de pequeñas partículas (en particular bacterias, por ejemplo, el género *Brachionus*), las especies indicadoras de condiciones mesotróficas y oligotróficas son filtradores de partículas algales más grandes, y los de condiciones ultraoligotróficas (por ejemplo, *Conochilus*) comedores de pequeñas partículas algales (Duggan *et al.*, 2001a y 2002) o de pequeños tamaños de seston (Armengol *et al.*, 2001). Por lo que, en general, la abundancia de rotíferos refleja la disponibilidad de un amplio rango de partículas sestónicas naturales de alimento, que estos animales pueden consumir (Pourriot, 1977; Dumont, 1977; Starweather, 1980; Gulati, 1990). En cualquier caso, no podemos olvidar las relaciones con el resto de grupos, ya que los rotíferos establecen competencia con los demás filtradores y herbívoros (como los cladóceros) y son depredadas por los carnívoros (como los copépodos).

3.4. Evaluación de índices basados en el zooplancton como indicadores de eutrofización en embalses: índice de estado trófico de Maëmets (1980) e índices de Ejsmont-Karabin (2012) y de Ejsmont-Karabin & Karabin (2013)

El estado trófico ha sido considerado un importante factor que afecta la distribución de las especies zooplanctónicas (por ejemplo, Sprules, 1977; Whitman *et al.*, 2004; Jeppesen *et al.*, 2011). En algunos casos, ciertas especies de zooplancton, especialmente de rotíferos, pueden tener cierto valor indicador (por ejemplo, Hakkari, 1972; Haberman & Haldna, 2014), por lo que los índices basados en especies podrían ser eficaces. Hemos querido comparar nuestros resultados con el índice E de Mäemets (1980), uno de los primeros utilizados. Aquel autor demostró una clara relación entre la composición de la comunidad de zooplancton, el tipo de lago y el estado trófico.

Al aplicar el índice a nuestros datos, no obtenemos un patrón claro entre la valoración del estado trófico y el índice de estado trófico E; no se cumplen los rangos que determinó su autor, siendo en muchos casos superiores a lo que cabría esperar cuando los niveles de eutrofia son bajos; y más bajos de lo predecible en muchos casos, cuando los valores del estado trófico son muy elevados. Por tanto, no sería un buen índice aplicable a nuestro tipo de sistema;

aún así, al igual que los otros indicadores, indica un cambio brusco al pasar a hipertrofia.

En el caso de los múltiples índices ideados por Ejsmont-Karabin (2012) y Ejsmont-Karabin & Karabin (2013) sucede algo parecido, estos índices, cuando se basan en la idea de especies indicadoras, requieren que exista una lista elaborada de las mismas para cada emplazamiento o conjunto de ecosistemas; de hecho sólo cuando usamos las especies consideradas indicadoras por los análisis realizados en el conjunto de embalses que aquí se tratan, se consigue que la información que ofrecen refleje la clasificación de embalses en base a las categorizaciones de las variables ambientales que hemos empleado. Esta especificidad de los índices para los lugares en los que fueron probados inicialmente, se observa también en las incongruencias de los mismos cuando su formulación incluye la presencia de grupos en el denominador de parte de sus fórmulas que puede que en otros lugares no aparezca, como se ha demostrado en los embalses.

Realmente, se puede decir que en el caso de los embalses que nos ocupan serían útiles el índice basado en la densidad de rotíferos (TSI_{ROT1}) y el que necesita únicamente la densidad total de crustáceos (TSI_{CR1}); ambas variables (densidad de rotíferos y de crustáceos) son relativamente fáciles de conseguir, sin necesitar grandes conocimientos de taxonomía y además no se precisan las medidas corporales para obtener sus biomásas, de modo que podríamos recomendarlos, aunque sabemos que la varianza que explican no supera mucho el 50%.

3.5. Relación Z:F como indicador de estado trófico

Tradicionalmente el estado trófico del agua se ha evaluado a partir de las medidas de la concentración de nutrientes (sobre todo, fósforo y nitrógeno), de la producción primaria (concentración de clorofila a , biomasa de fitoplancton,... o bien la turbidez como medida indirecta de la producción). Estas medidas siempre han considerado que los sistemas acuáticos que se estaban evaluando presentaban un control “bottom-up” (desde abajo) de la pirámide trófica.

Para explicar el patrón del modelo trófico de la biomasa de cada nivel trófico, hay teorías basadas tanto en la influencia de la disponibilidad de recursos (recurso-dependiente, Arditi & Ginzburg, 1989) como en la intensidad de depredación que se ejerce sobre este nivel trófico (depredación-dependiente, Hairston *et al.*, 1960). El modelo dependiente de recursos (“bottom-up”) predice que la biomasa en cada nivel trófico responde positivamente y de manera proporcional al aumento de la disponibilidad de los mismos (Arditi & Ginzburg, 1989). Según el modelo depredador-dependiente (“top-down”), si la productividad de los sistemas es alta, aumentará la densidad de los consumidores y los productores primarios estarán regulados por ellos (Ginzburg & Akçakaya, 1992).

Numerosos estudios muestran que los patrones del modelo trófico en comunidades de fitoplancton y zooplancton están controlados por las diferencias en el sistema de producción y en la estructura de la comunidad de depredadores (Sarvala *et al.*, 1998; Rubão *et al.*, 2000; Baranyi *et al.*, 2002; Huszar *et al.*, 2006). Rognerud & Kjellberg (1984) señalaron que tanto la densidad del zooplancton y la densidad de fitoplancton se correlacionan positivamente con la adición de nutrientes en sistemas lacustres que se caracterizan por diferentes niveles de productividad. Carpenter *et al.* (1996) demostraron en estudios experimentales que la biomasa de algas se ve regulada por la densidad de zooplancton y que la eficiencia de pastoreo depende de las clases de tamaño dominantes. Cuando la comunidad de zooplancton está dominada por pequeñas formas con una baja eficiencia de pastoreo de fitoplancton, la comunidad de fitoplancton se desarrolla libremente; cuando el zooplancton está dominado por las grandes especies con una alta eficiencia de pastoreo, la biomasa de fitoplancton estará controlada por esta depredación del zooplancton (Brooks & Dodson, 1965; Lampert, 1987).

La relación positiva entre la densidad de algas verdes promedio de la columna de agua y la concentración de fósforo total muestra la dependencia de la producción de algas para este nutriente (Smith & Shapiro, 1981). Sin embargo, hay múltiples situaciones que se alejan del ajuste de regresión; es en estas situaciones cuando se hace necesario un estudio de la comunidad completa, incluyendo el zooplancton, para explicar lo que está sucediendo en el ecosistema. Como hemos dicho, los cambios en el zooplancton pueden ocasionar un efecto cascada en el fitoplancton (Jeppesen *et al.*, 2011), por lo que

también se ha estudiado el cociente de biomasa de zooplancton frente al fitoplancton (Z:F) como un indicador de los efectos de cascada del zooplancton sobre el fitoplancton (Jeppesen *et al.*, 2000). En nuestro estudio, la razón Z:F varía entre 0,06 y 43, lo que supone que en muchas ocasiones, tanto la biomasa de fitoplancton como la de zooplancton son muy elevadas una con respecto a la otra. Todos los análisis de correlación muestran una relación negativa entre el cociente Z:F y el estado trófico del sistema, es decir, a mayor eutrofización se encuentra una mayor proporción de biomasa de fitoplancton con respecto al zooplancton. La presión de depredación del zooplancton generalmente tiene mayor control sobre la biomasa del fitoplancton en aguas oligotróficas que en las eutróficas. Como resultado, las eficiencias de conversión depredador-presa tienden a disminuir con la eutrofización (Welch, 1992).

Otros estudios realizados sobre la relación de fitoplancton y zooplancton durante del gradiente trófico muestran que los lagos más eutróficos (en relación con los menos fertilizados) tienen un menor cociente Z:F y una menor eficiencia en la conversión de energía (Hillbrich-Ilkowska, 1972; Gliwicz & Hillbricht-Ilkowska, 1972; Gliwicz, 1975; Pederson *et al.*, 1976). En la tabla mostrada en Hillbrich-Ilkowska (1972) se muestra que en las aguas más eutróficas el zooplancton es de menor tamaño corporal (como ya ha sido comentado) y no es capaz de establecer un control “top-down” del fitoplancton. La tasa de filtración de los herbívoros aumenta desde la ultraoligotrofia a la mesotrofia, pero disminuye en los lagos eutróficos (Gliwicz, 1975). La biomasa de zooplancton aumenta hasta la mesotrofia, pero detiene su aumento en los lagos eutróficos; así, la eficiencia del “aclaramiento” de fitoplancton es baja con la eutrofia, aumentando de este modo la cantidad de nanoplancton (microalgas) en la red planctónica (Hillbrich-Ilkowska, 1972).

Un cociente Z:F menor que 1 ocurre, por ejemplo, cuando la biomasa de fitoplancton es muy elevada, pero debida a crecimientos masivos de cianobacterias o formas coloniales y filamentos que resultan problemáticos para los herbívoros filtradores (Welch, 1992). Los filamentos son demasiado largos para ser consumidos, o interfieren con el mecanismo de filtración, produciendo un mayor coste de energía que reduce el crecimiento y la supervivencia del zooplancton (Porter, 1972 y 1977; Porter & McDonough, 1984; Infante & Abella, 1985; Burns, 1987). También la toxicidad producida por las cianobacterias se ha visto que inhibe el crecimiento y la reproducción del zooplancton (Arnold, 1971;

Lampert, 1981a y 1981b). Sin embargo, en nuestro estudio observamos que en la mayoría de los casos con valores muy elevados de fitoplancton (1500-3500 $\mu\text{gPS/l}$) y Z:F menor a 1, la comunidad fitoplanctónica está dominada por clorofíceas y criptofíceas, es decir, se trata de algas comestibles para el zooplancton herbívoro (Gliwicz, 1975). En estos casos, el crecimiento de la comunidad zooplanctónica no se encuentra controlado por el fitoplancton, ya que la mayoría de las microalgas son comestibles para el zooplancton, sino que es el propio zooplancton el que controla su crecimiento, siendo su especie dominante *Acanthocyclops americanus*, un copépodo voraz carnívoro que depreda sobre otras poblaciones zooplanctónicas, incluso sobre la suya misma (García-Chicote *et al.*, 2007). También encontramos valores inferiores a uno del cociente Z:F siendo la biomasa fitoplanctónica muy baja (entre los 150 y 200 $\mu\text{gPS/l}$), pero sin que la de zooplancton supere los 25 $\mu\text{gPS/l}$. En todos estos casos, se observó que la comunidad de fitoplancton estaba dominada por diatomeas comestibles para el zooplancton y, por su parte, el zooplancton no presentaba una población claramente dominante. Probablemente la causa de esta situación sea que en el momento de muestreo se está produciendo el crecimiento de las poblaciones-recurso (diatomeas) cuando aún no ha comenzado a medrar a su costa el consumidor: es el desfase depredador-presa tantas veces descrito (Ortega-Mayagoitia *et al.*, 2000; Lampert & Sommer, 1997). Y también podría deberse a un control del zooplancton por su propio depredador, los peces planctívoros (Mehner & Thiel, 1999; Hansson *et al.*, 2004; Moss *et al.*, 2004; Nicolle *et al.*, 2011; Hansson *et al.*, 2007a); se predice que cuando la densidad de peces zooplanctívoros es alta, el sistema se caracteriza por un equilibrio estable dominado por algas, donde el zooplancton está sobreexplotado permanentemente por los peces (Scheffer *et al.*, 1997; Brodersen *et al.*, 2008).

Si se analizan las posibles razones para encontrar valores de Z:F superiores a 1, también debemos hacerlo ante dos circunstancias diferentes. Una es con elevadas concentraciones de fitoplancton y una comunidad de consumidores que parece no crecer en consonancia, bien por limitaciones propias o bien porque las algas dejan de ser comestibles. Pero también hemos encontrado esta razón superior a 1 con muy escaso fitoplancton; son casos donde había grandes filtradores consumiendo nanoplancton, es decir, estábamos muy probablemente ante casos de aclarado. Una tasa elevada de

pastoreo por parte de los grandes herbívoros, sobre todo cladóceros, puede reducir la biomasa de algas considerablemente durante la primavera; sin embargo, el hambre tras haber consumido sus recursos, seguido de baja fecundidad, es una de las posibles causas para que después de estos periodos suceda una caída de zooplancton (Threlkeld, 1979; Lampert *et al.*, 1986; Luecke *et al.*, 1990; Scheffer *et al.*, 1997).

Por último, dentro de este mismo apartado en el que se han estudiado las relaciones tróficas entre producción primaria y secundaria, queremos añadir que no podemos dejar de lado la fauna ictiológica, ya que ella también condiciona la abundancia del zooplancton sobre el que puede causar una presión de depredación que reduzca su abundancia. Chu Koo (2000) mostró que en los lagos amazónicos los peces planctívoros imponen una alta presión de depredación de zooplancton y esto podría ser una evidencia para entender por qué el control clásico de fitoplancton por zooplancton grande no se ejerce. La depredación de peces recién nacidos sobre el zooplancton es alta (sobre todo a finales de primavera), lo que puede ser una explicación alternativa a la dramática caída de la comunidad de zooplancton en algunas ocasiones (Gliwicz & Pijanowska, 1989; Mehner & Thiel, 1999; Hansson *et al.*, 2007a). La importancia de la depredación de peces recién nacidos es objeto de controversia y, aunque algunos estudios muestran una clara relación entre la abundancia de peces juveniles y el declive del zooplancton (Mills & Forney, 1983; Cryer *et al.*, 1986; Hansson *et al.*, 2007a), otros no lo hacen (Wu & Culver, 1994). Sería muy interesante poder incorporar datos de la comunidad de peces para poder abordar este tema en un futuro.

Por otra parte, otro de los componentes de la comunidad que no puede pasar desapercibido son los ciliados. En los estudios de control de calidad de aguas de la CHJ, sí se incluía el estudio de estos organismos, por lo que sí que hemos contado con valores de densidad de este grupo para este estudio. Sin embargo, los análisis realizados para estudiar la relación entre los ciliados y las variables ambientales no dieron resultados claros. Esto puede deberse a que los ciliados entrarían en las redes tróficas via bucle microbiano y sus interacciones no las hemos estudiado con suficiente profundidad. Mayer *et al.* (1997) demostraron que el zooplancton posee una relación más estrecha con bacterias y ciliados, como fuente de alimento, que con el fitoplancton. Es predecible que la cadena trófica microbiana puede tener una contribución clave en la

producción secundaria del lago (Rubão *et al.*, 2002), aunque nosotros no hayamos encontrado patrones claros en ese sentido.

Actualmente está comúnmente aceptado que las fuerzas tanto “bottom-up” como “top-down” afectan de manera simultánea a las comunidades ecológicas (Nicolle *et al.*, 2011) y la intensidad relativa de cada una de ellas se ha evaluado particularmente en las cadenas tróficas acuáticas (Carpenter *et al.*, 1985 y 1987; Lampert, 1988; McQueen *et al.*, 1989; Moss *et al.*, 2004; Gruner *et al.*, 2008; Nicolle *et al.*, 2011). Por ello, el estudio del zooplancton, junto con el fitoplancton, permite obtener una visión más integradora y representativa del estado real de las aguas y de las condiciones ambientales en que se desarrolla (Premazzi & Chiaudani, 1992; Monteoliva & Muñoz, 2000).

Este trabajo pone de manifiesto que existe una marcada relación entre el zooplancton y el estado trófico de nuestros embalses. Esta relación puede estudiarse de forma simple, pues la densidad y biomasa del zooplancton están, en general, directamente relacionadas con el nivel trófico, de modo que este tipo de medidas simples sirven como un primer indicador del estado trófico. Pero, en combinación con la biomasa del fitoplancton sirven para completar los posibles errores debidos a una excesiva depredación (control “bottom-up”) por parte del zooplancton, lo que puede dar lugar a escaso fitoplancton y mucho zooplancton; o a situaciones en que falla el control por parte del zooplancton, siendo este escaso y el fitoplancton abundante. En estos casos, interpretar sólo el zooplancton o sólo el fitoplancton, nos llevaría a equívocos al inferir el nivel trófico del sistema. Además, se ha comprobado la importancia que pueden tener algunas poblaciones y algunos grupos zooplanctónicos como indicadores de situaciones de eutrofia o de oligotrofia. Lo que no debemos olvidar es que el zooplancton es un conjunto dinámico de organismos en el que varía la proporción entre los diferentes grupos y también su relación con el fitoplancton, por lo que en ocasiones, una visión puntual realizada en un momento concreto puede resultar engañosa. En términos generales se constata que la comunidad de zooplancton en su conjunto es un buen indicador del estado trófico de un embalse; y, sería importante monitorear este grupo en los estudios de calidad del agua realizados en embalses y en otros tipos de sistemas lénticos, pues por sí mismos son importantes, pero además, sirven de complemento para las otras métricas.

Resumen y conclusiones

Este estudio ha pretendido caracterizar la comunidad de zooplancton en un conjunto de embalses de la Confederación hidrográfica del Júcar y abordar la idoneidad del uso del zooplancton como indicador del estado trófico de estos embalses desde múltiples perspectivas, en la línea de lo que vienen reivindicando grandes especialistas como Jeppesen o Ejsmont-Karabin. Para ello se ha contado con el trabajo de campo y laboratorio de la “Red de control de calidad” de 20 embalses del ámbito de actuación de la CHJ, durante cuatro años.

1. Desde un punto de vista metodológico destacamos que trabajar con la biomasa no es mucho mejor que hacerlo con la densidad poblacional y esta última es bastante más fácil de obtener. Así mismo, se comprueba que el estudio estacional no aporta gran información en cuanto a la relación con el nivel trófico cuando los gradientes tróficos son tan evidentes, así mismo el estudio interanual sí que aporta información pues existe una notable variación interanual en estos sistemas. También se recomienda el uso de la profundidad o capacidad del embalse, como medidas del tamaño del sistema debido a la fluctuante hidrología mediterránea.
2. Hemos elaborado una clasificación trófica de los embalses compendiando ocho métricas de la OCDE, Carlson y Wilén. En ningún caso la valoración del estado trófico fue la misma, lo que pone de manifiesto la dificultad de categorizar una compleja variable continua a partir de distintos indicadores. Ningún embalse fue ultraoligotrófico, 10 embalses estuvieron entre la oligotrofia y la mesotrofia, 6 entre la mesotrofia y la eutrofia y 4 fueron hipertróficos.
3. Se han identificado un total de 64 especies de rotíferos. *Keratella cochlearis* var. *typica* y *Polyarthra vulgaris-dolichoptera* fueron las de mayor frecuencia y abundancia, dominando generalmente entre los rotíferos; en los embalses más eutróficos, hubo dominancia de *Keratella tropica*, *Filinia opoliensis*,

Pompholyx sulcata y *Brachionus angularis*. Algunas especies de los géneros *Ascomorpha*, *Asplanchna*, *Hexarthra*, *Notholca* y *Synchaeta* también fueron destacadas por su abundancia y frecuencia. Por último, hay que reseñar la aparición de numerosos taxones propios del litoral, aunque en bajas densidades.

4. Se encontraron 21 especies de cladóceros. Entre ellas, *Bosmina longirostris* fue la de mayor frecuencia y densidad global, sobre todo en los embalses más eutróficos. También destacables fueron *Daphnia galeata*, presente en la mayoría de los embalses, *Diaphanosoma mongolianum* (generalmente dominante en verano) y el género *Ceriodaphnia* (con tres especies).
5. Se identificaron 5 especies de copépodos: 3 ciclopoideas y 2 calanoides (ningún harpacticoide). *Acanthocyclops americanus* fue la única especie encontrada en todos los embalses y, además, la más abundante. Los otros dos ciclopoideas fueron *Cyclops* cf. *abyssorum* y *Tropocyclops prasinus*. En cuanto a los calanoides, debo destacar que *Copidodiaptomus numidicus* y *Neolovenula alluaudi* tuvieron una distribución alopatrica, es decir, no coincidieron en los mismos sistemas.
6. Una revisión de la limnología general de los embalses mostró que los embalses de cabecera y tramo medio en los Sistemas Júcar y Turia, así como Guadalest del Sistema Sur, tenían una buena calidad del agua. El sistema Mijares, con excepción de Sitjar, junto con Amadorio del Sistema Sur, presentaron peor calidad del agua. Los embalses de cauces que se incorporan al Júcar en su tramo final, como Bellús y Forata, además de Beniarrés y Tibi del sistema Sur, presentaron muy mala calidad del agua.
7. Los embalses localizados a mayor latitud y altitud presentan menor conductividad, pH y turbidez, estas son variables que caracterizan a los embalses menos contaminados y oligotróficos, en comparación con aquellos situados en las zonas más pobladas e industriales, con elevadas cargas de nutrientes y materia en suspensión.
8. Se ha podido relacionar la abundancia de zooplancton con el estado trófico del embalse, de modo que los más oligotróficos presentaron poco zooplancton, una densidad promedio de 70 ind/l (47 µgPS/l de biomasa promedio); en los embalses mesotróficos y eutróficos se consignaron promedios de 330 y 440 ind/l (230 y 364 µgPS/l), respectivamente, y en los

hipertróficos la densidad zooplanctónica promedio fue muy elevada: 4070 ind/l (biomasa promedio de 1060 µgPS/l).

9. En cuanto a la composición específica, hemos demostrado su relación con múltiples factores que interactúan, como los propios del estado trófico, de la situación geográfica y de la estacionalidad, así como las condiciones ambientales y la conectividad o la distancia entre ellos.
10. Pero, sin lugar a dudas, lo más destacable es su relación con la eutrofia. Los embalses más eutróficos comparten especies de zooplancton, de modo que estos embalses son más similares entre sí y distintos al resto. La ordenación de las especies encontradas en función del estado trófico y una revisión crítica de la información de otros autores, muestran que el copépodo *Acanthocyclops americanus*, los cladóceros *Moina micrura* y *Bosmina longirostris* y los rotíferos *Brachionus calyciflorus* y *B. angularis*, *Polyarthra vulgaris-dolichoptera*, *Keratella cochlearis* y *K. tropica* son propios de lugares eutróficos. Nos parece muy destacable que no aparezca ninguna especie muy relacionada con la oligotrofia.
11. En el mismo sentido, al relacionar la densidad o biomasa de las especies con los descriptores abióticos se destacó la eutrofia como el factor estructurador más potente. Una mayor concentración de nutrientes y una mayor producción primaria suponen mayor abundancia de zooplancton, pero también una menor riqueza, un peor reparto de abundancia entre las especies y, por ende, una menor diversidad.
12. Y además hemos descubierto que la beta diversidad regional se mantiene gracias a los embalses que están próximos dentro de una cuenca o entre ellas, pero sin estar conectados; ya que la mayor similitud entre comunidades se observó entre los embalses conectados.
13. También hemos podido destacar que algunas especies estenotermas, las propias de muestras de verano, eran *Diaphanosoma mongolianum* y *Hexarthra oxyuris*, y las propias de invierno resultaron *Synchaeta oblonga* y el género *Notholca*. Algunas especies aparecen relacionadas positivamente con la conductividad, como *Keratella tropica* y *Brachionus plicatilis*.
14. Hemos podido constatar cómo los grupos de zooplancton han mostrado tendencias diferentes ante la eutrofización: los rotíferos y los copépodos

ciclopoides aumentan su abundancia absoluta y relativa, mientras que los cladóceros aumentan su abundancia absoluta pero disminuyen la relativa. Por último, los copépodos calanoides disminuyen su abundancia tanto absoluta como relativa, incluso desapareciendo en la hipertrofia.

15. Utilizando la información de este trabajo, una evaluación de los índices de estado trófico basados en el zooplancton y propuestos por diversos autores (Maëmets, Ejsmont-Karabin y Ejsmont-Karabin & Karabin), demuestra su relativa falta de eficacia en los ecosistemas aquí estudiados, lo cual probablemente se debe al carácter local de estos índices y a las diferencias ecológicas entre los lagos y embalses.
16. La razón “biomasa de zooplancton frente a la del fitoplancton” es inversa a la eutrofización, demostrando que un aumento de la eutrofia propicia la relajación del control desde arriba sobre el productor primario, de tal modo que se daría un efecto sinérgico en el sentido de que cuantas más microalgas, menos herbivoría. Este efecto no es deseable en la conservación de la calidad del agua de los embalses.

Y, por todo lo antedicho, nos gustaría destacar que:

- a) Como ha quedado demostrado, algunas métricas de la comunidad zooplanctónica se ajustan bien a los indicadores de eutrofia y otras no, por tanto, la dialéctica sobre su uso extensivo se debería centrar ya en las variables apropiadas para comenzar los calibrados entre resultados de diferentes cuencas de Europa. Tras este esfuerzo realizado, aconsejamos el estudio del zooplancton por su covariación con el estado ecológico de los embalses y su fácil obtención. Concretamente, proponemos como métricas la riqueza y diversidad de taxones, la abundancia total de zooplancton y la abundancia relativa de microcrustáceos herbívoros.
- b) Ahora bien, sabemos que desde antaño buscamos las especies cuya presencia nos cuente cómo es el ambiente y, por eso, se sigue insistiendo en la idea del organismo indicador; este es el hecho que propicia las listas de especies indicadoras. El estado trófico está definido por una compleja interacción de condiciones y recursos, incluso su categorización depende de la métrica utilizada; de modo que la presencia o no de poblaciones de

un grupo tan ubicuo como el zooplancton, se debe a múltiples factores, además de la selección ambiental. De tal modo se obtienen listas de especies indicadoras del estado trófico a escala local y no siempre extrapolables a otros sistemas, haciéndolas útiles para el seguimiento y gestión de ecosistemas concretos, pero infructuosas como indicadores globales del estado trófico. Además, aquellas especies que suelen destacar en la eutrofia son en realidad ubicuas y no siempre están presentes en embalses eutróficos.

- c) Hemos pretendido llegar a las métricas más útiles para evaluar el estado de los embalses a través del minucioso estudio ecológico del zooplancton encontrado y, utilizando diferentes enfoques, esto nos ha permitido constatar lo fragmentario y escaso que es el conocimiento que se tiene al respecto, tanto desde una perspectiva ecológica de metacomunidades, como desde el punto de vista aplicado. Por eso entendemos que, si bien ya se puede comenzar a utilizar determinadas métricas en la gestión, como hemos recomendado, el siguiente paso es el estudio macroecológico de estos organismos en embalses para hacer cada vez más globales los patrones de distribución que emergen de la investigación en cuencas concretas.

Referencias bibliográficas

- ABRAMS, P. A. 1995. Monotonic or unimodal diversity-productivity gradients: what does competition theory predict? *Ecology*, 76: 2019-2027.
- ABRANTES, N., A. NOGUEIRA, F. GONÇALVES. 2009. Short-term dynamics of cladocerans in a eutrophic shallow lake during a shift in the phytoplankton dominance. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*, 45(4): 237-245.
- AFSHAR, A., M. A. MARIÑO & M. SAADATPOUR. 2011. Fuzzy TOPSIS multi-criteria decision analysis applied to Karun reservoirs system. *Water Resources Management*, 25: 545-563.
- AHLSTROM, E. H. 1943. A revision of the Rotatorian genus *Keratella* with descriptions of three new species and five new varieties. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 80: 413-457.
- ALCARAZ, C. & E. GARCÍA-BERTHOU. 2007. Food of an endangered cyprinodont (*Aphanius iberus*): ontogenetic diet shift and prey electivity. *Environmental Biology of Fishes*, 78: 193-207.
- ALFONSO, G., G. BELMONTE, F. MARRONE & L. NASELLI-FLORES. 2010. Does lake age affect zooplankton diversity in Mediterranean lakes and reservoirs? A case study from southern Italy. *Hydrobiologia*, 653: 149-164.
- ALFONSO, G. & G. BELMONTE. 2013. *Neolovenula alluaudi* (Guerne and Richard, 1890) (Calanoida: Diaptomidae: Paradiaptominae): first record in Italy and review of geographical distribution. *Journal of Limnology*, 72(2): 251-261.
- ALFONSO, M. T. 1996. *Estudio de las comunidades zooplanctónicas del Parc Natural de la Albufera de Valencia*. Tesis Doctoral. Universitat de Valencia. España.
- ALIMOV, A. F. 2001. Studies on biodiversity in the plankton, benthos, and fish communities, and the ecosystems of freshwater bodies differing in productivity. *Biology Bulletin*, 28: 75-83.
- ALONSO, M., 1985. *Las lagunas de la España peninsular: taxonomía, ecología y distribución de los Cladóceros*. Tesis doctoral. Universidad de Barcelona. España.
- ALONSO, M. 1996. *Crustacea, Branchiopoda. Fauna Ibérica, vol. 7*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC. Madrid, España.
- ALONSO, M. 1998. Las lagunas de la España peninsular. *Limnetica*, 15: 1-176.
- ÁLVAREZ-COBELAS, M., J. CATALÁN & D. GARCÍA DE JALÓN. 2006. Impactos sobre los ecosistemas acuáticos continentales. In: *Evaluación preliminar de los impactos en España por efecto del cambio climático*. J. M. Moreno Rodríguez (ed.): 113-146. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, España.

Referencias bibliográficas

- AMOROS, C. 1984. Crustacés cladocères. Introduction pratique à la Systématique des organismes des eaux continentales françaises. *Bulletin mensuel de la Société Linnéenne de Lyon*, 53(3): 72-107; 53(4): 120-144.
- ANDERSEN, J. M. 1975. Influence of pH on release of phosphorus from lake sediments. *Archiv für Hydrobiologie*, 76: 17-32.
- ANDERSON, R. S. 1967. Diaptomid copepods from two mountain ponds in Alberta. *Canadian Journal of Zoology*, 45: 1043-1047.
- ANTÓN-PARDO, M. & X. ARMENGOL. 2012. Effects of salinity and water temporality on zooplankton community in coastal Mediterranean ponds. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 114: 93-99.
- ANTÓN-PARDO, M. & X. ARMENGOL. 2014. Aquatic invertebrate assemblages in ponds from coastal Mediterranean wetlands. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*, 50: 217-230.
- ARDITI, R. & L. R. GINZBURG. 1989. Coupling in predator-prey dynamics: ratio-dependence. *Journal of Theoretical Biology*, 139: 311-326.
- 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: 47-78.
- ARMENGOL, J. 1982. Ecología del zooplancton de los embalses. *Mundo científico*, 2(11): 168-178.
- 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*, 21: 2245-2261.
- ARMENGOL, X. & M. R. MIRACLE. 2000. Diel vertical movements of zooplankton in Lake La Cruz (Cuenca, Spain). *Journal of Plankton Research*, 22: 1683-1703.
- ARMENGOL, J. & N. PRAT. 1979. Els embassaments. *Quaderns D'Ecologia Aplicada*, 4: 69-85.
- ARMENGOL, X., A. ESPARCIA, E. VICENTE & M. R. MIRACLE. 1993. Vertical distribution of planktonic rotifers in a karstic meromictic lake. *Hydrobiologia*, 255/256: 381-388.
- ARMENGOL, X., A. ESPARCIA & M. R. MIRACLE. 1998. Rotifer vertical distribution in a strongly stratified lake: a multivariate analysis. *Hydrobiologia*, 387/388: 161-170.
- ARMENGOL, X., L. BORONAT, A. CAMACHO & W. A. WURTSBAUGH. 2001. Grazing by a dominant rotifer *Conochilus unicornis* Rousselet in a mountain lake: in situ measurements with synthetic microspheres. *Hydrobiologia*, 446/447: 107-114.
- ARMENGOL, X., W. A. WURTSBAUGH, A. CAMACHO & M. R. MIRACLE. 2012. Pseudo-diel vertical migration in zooplankton: a whole-lake ¹⁵N tracer experiment. *Journal of Plankton Research*, 34: 976-986.
- ARNOLD, D. 1971. Ingestion, assimilation, survival and reproduction by *Daphnia pulex* fed seven species of bluegreen algae. *Limnology and Oceanography*, 16: 906-920.
- ARNOTT, S. E., J. J. MAGNUSON & N. D. YAN. 1998. Crustacean zooplankton species richness: single- and multiple-year estimates. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55: 1573-1582.

- ARROYO BUSTOS, G. A. M., E. LÓPEZ LÓPEZ & D. VOLTOLINA. 2008. Planktonic crustacean assemblages of three reservoirs from the Mexican Central Plateau: relationships with biotic and abiotic factors. *Hidrobiológica*, 18(1): 75-83.
- ATTAYDE, J. L. & R. L. BOZELLI. 1998. Assessing the indicator properties of zooplankton assemblages to disturbance gradients by canonical correspondence analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 55: 1789-1797.
- AVAKYAN, A. B. & V. B. IAKOVLEVA. 1998. Status of global reservoirs: The position in the late twentieth century. *Lake & Reservoirs: Research & Management*, 3: 45-52.
- BAIÃO, C. & M. J. BOAVIDA. 2005. Rotifers of Portuguese reservoirs in river Tejo catchment: Relations with trophic state. *Limnetica*, 24(1-2): 103-114.
- BALVAY, G. & M. LAURENT. 1990. Evolution quantitative à long terme des rotifères au cours de l'eutrophisation du Lac Léman. *Aquatic Sciences*, 52: 162-175
- BARANYI, C., T. HEIN, C. HOLAREK, S. KECKEIS & F. SCHIEMER. 2002. Zooplankton biomass and community structure in a Danube River floodplain system: effects of hydrology. *Freshwater Biology*, 47: 473-482.
- BARBOUR, C. D. & J. H. BROWN. 1974. Fish species diversity in lakes. *The American Naturalist*, 108: 473-489.
- BARNETT, A. & B. E. BEISNER. 2007. Zooplankton biodiversity and lake trophic state: explanation invoking resource abundance and distribution. *Ecology*, 88 (7): 1675-1686.
- BARÓN-RODRÍGUEZ, M. M. 2007. *Zooplancton de los embalses de la Confederación Hidrográfica del Júcar: Relación con el estado trófico*. Memoria de Trabajo de Investigación. Universidad de Valencia, España.
- BATES, B., Z. W. KUNDZEWICZ, S. WU & J. P. PALUTIKOF. 2008. *Climate Change and Water*. Intergovernmental Panel on Climate Change Secretariat. Geneva. Switzerland.
- BAYS, J. S. & T. L. CRISMAN. 1983. Zooplankton and trophic State Relationships in Florida Lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 40: 1813-1819.
- BEAVER, J. R. & T. L. CRISMAN. 1982. The trophic response of ciliated protozoans in freshwater lakes. *Limnology and Oceanography*, 27: 246-253.
- BEAVER, J. R. & T. L. CRISMAN. 1990. Use of microzooplankton as an early indicator of advancing cultural eutrophication. *Verhandlungen der internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, 24: 532-537.
- BEGON, M., J. L. HARPER & C. R. TOWNSEND. 1999. *Ecología. Individuos, poblaciones y comunidades*. Editorial Omega. Barcelona. España.
- BENZIE, J. A. H. 2005. Cladocera: the genus *Daphnia* (including *Daphniopsis*) (Anomopoda: Daphniidae). In: *Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world*, 21. H. J. F. Dumont (ed). Kenobi Productions, Ghent, Belgium and Backhuys Publishers, Leiden, Netherlands.
- BERNARDI, R., G. GIUSSANI & M. MANCA. 1987. Cladocera: Predators and prey. *Hydrobiologia*, 145: 225-243.
- BERZINS, B. & B. PEJLER. 1987. Rotifer occurrence in relation to pH. *Hydrobiologia*, 147: 107-116.
- BERZINS, B. & J. BERTILSSON. 1989. On limnic micro-crustaceans and trophic degree. *Hydrobiologia*, 185: 95-100.

Referencias bibliográficas

- BERZINS, B. & B. PEJLER. 1989a. Rotifer occurrence in relation to temperature. *Hydrobiologia*, 175: 223-231.
- BERZINS, B. & B. PEJLER. 1989b. Rotifer occurrence and trophic degree. *Hydrobiologia*, 182: 171-180.
- BERZINS, B. & B. PEJLER. 1989c. Rotifer occurrence in relation to oxygen content. *Hydrobiologia*, 183: 165-172.
- BIEMANS, H., I. HADDLELAND, P. KABAT, F. LUDWIG, R. W. A. HUTJES, J. HEINKE, W. VON BLOH & D. GERTEN. 2011. Impact of reservoirs on river discharge and irrigation water supply during the 20th century. *Water Resources Research*, 47: W03509.
- BLAND, J. M. & D. G. ALTMAN. 1995. Multiple significance tests - the Bonferroni method. *British Medical Journal*, 310: 170-170.
- BLANCHER, E. C. 1984. Zooplankton-trophic state relationship in some north and central Florida lakes. *Hydrobiologia*, 109: 251-263.
- BOIX, D., S. GASCÓN, J. SALA, M. MARTINOY, J. GIFRE & X. D. QUINTANA. 2005. A new index of water quality assessment in Mediterranean wetlands based on crustacean and insect assemblages: the case of Catalunya (NE Iberian peninsula). *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 15: 635-651.
- BOIX, D., J. SALA, S. GASCÓN, M. MARTINOY, J. GIFRE, S. BRUCET, A. BADOSA, R. LÓPEZ-FLORES & X. D. QUINTANA. 2007. Comparative diversity of crustacean and aquatic insects from various water body types in coastal Mediterranean wetlands. *Hydrobiologia*, 584: 347-359.
- BOON, P. I. & J. SHIEL. 1990. Grazing on bacteria by zooplankton in Australian billabongs. *Marine & Freshwater Research*, 41: 247-257.
- BORECKY, G. W. 1956. Population density of the limnetic Cladocera of Pymatuning Reservoir. *Ecology*, 37: 719-727.
- BORONAT, M. D. 2003. *Distribución de los microcrustáceos en lagunas de Castilla-La Mancha. Ciclos estacionales y migración vertical en lagunas cársticas estratificadas*. Tesis doctoral. Universidad de Valencia, España.
- BORONAT, L., M. R. MIRACLE & X. ARMENGOL. 2001. Cladoceran assemblages in a mineralization gradient. *Hydrobiologia*, 442: 75-88.
- BORUTZKY, E. V., L. A. STEPANOVA & M. S. KOS. 1991. *Key of freshwater Calanoida of the USSR*. Nauka. St. Petersburg, USSR.
- BOSCH, C., A. OLIVAREZ, M. FARIA, J. M. NAVAS, I. DEL OLMO, J. O. GRIMALT, B. PINA & C. BARATA. 2009. Identification of water soluble and particle bound compounds causing sublethal effects. A field study on sediments affected by a chlor-alkali industry. *Aquatic Toxicology*, 94: 16-27.
- 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. *Norwegian Journal of Zoology*, 24: 319-456.
- BOXSHALL, G. A. & S. H. HALSEY. 2004. *An introduction to Copepod diversity*. Ray Society Publ. London. UK.
- BRAIONI, M. G. & D. GELMINI. 1983. *Guide per il riconoscimento delle specie animali delle acque interne italiane. Rotiferi Monogononti*. Consiglio Nazionale delle Ricerche. Italy.

- BRANCO, W. C. C., M. I. A. ROCHA, F. S. P. PINTO, G. A. GÔMARA & R. DE FILIPPO. 2002. Limnological features of Funil Reservoir (RJ, Brazil) and indicator properties of rotifers and cladocerans of zooplankton community. *Lakes & Reservoir: Research and Management*, 7: 87-92.
- BRENDONCK, L. & B. J. RIDDOCH. 1999. Wind-borne short-range egg dispersal in anostracans (Crustacea : Branchiopoda). *Biological Journal of the Linnean Society*, 67: 87-95.
- BRODERSEN, J., E. ÅDAHL, C. BRÖNMARK & L. A. HANSSON. 2008. Ecosystem effects of partial fish migration in lakes. *Oikos*, 117 (1): 40-46.
- BROOKS, J. L. & S. I. DODSON. 1965. Predation, body size and composition of plankton. *Science*, 150: 28-35.
- BROWN, J. H. 1981. Two decades of homage to Santa Rosalia: toward a general theory of diversity. *American Zoologist*, 21: 877-888.
- BROWNE, R. A. 1981. Lakes as islands: the biogeographic distribution, turnover rates, and species composition in the lakes of central New York. *Journal of Biogeography*, 8: 75-83.
- BRUCET, S., D. BOIX, S. GASCÓN, J. SALA, X. D. QUINTANA, A. BADOSA, M. SØNDERGAARD, T. L. LAURIDSEN & E. JEPPESEN. 2009. Species richness of crustacean zooplankton and trophic structure of brackish lagoons in contrasting climate zones: north temperate Denmark and Mediterranean Catalonia (Spain). *Ecography*, 32: 692-702.
- BURNS, C. W. 1987. Insights into zooplankton-cyanobacteria interactions derived from enclosure studies. *New Zealand Journal of Marine Freshwater Research*, 21: 477-482.
- CAIRNS, J., P. V. MC CORMICK & B. R. NIEDERLEHNER. 1993. A proposed framework for developing indicators of ecosystem health. *Hydrobiologia*, 263: 1-44.
- CAMACHO, A., E. VICENTE & M. R. MIRACLE. 2000. Spatio-temporal distribution and growth dynamics of phototrophic sulfur bacteria populations in the sulfide-rich Lake Arcas. *Aquatic Sciences*, 62: 334-349.
- 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 the food web. *Aquatic Sciences*, 63: 91-106.
- CAMACHO, A., W. A. WURTSBAUGH, M. R. MIRACLE, X. ARMENGOL & E. VICENTE. 2003. Nitrogen limitation of phytoplankton in a Spanish karst lake with a deep chlorophyll maximum: a nutrient enrichment bioassay approach. *Journal of Plankton Research*, 25: 397-404.
- CARAMUJO, M. J. & M. J. BOAVIDA. 1998. *Acanthocyclops robustus* external morphology : How many morphs? *Verhandlungen der internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, 26 : 1904-1912.
- CARAMUJO, M. J. & M. J. BOAVIDA. 1999. Characteristics of the reproductive cycles and development times of *Copidodiaptomus numidicus* (Copepoda: Calanoida) and *Acanthocyclops robustus* (Copepoda: Cyclopoida). *Journal of Plankton Research*, 21(9): 1765-1778.

Referencias bibliográficas

- CARAMUJO, M. J. & M. J. BOAVIDA. 2000a. The crustacean communities of river Tagus reservoirs. Zooplankton structure as reservoir trophic state indicator. *Limnetica*, 18: 37-56.
- CARAMUJO, M. J. & M. J. BOAVIDA. 2000b. The seasonal dynamics of *Copidodiaptomus numidicus* (Gurney, 1909) and *Thermocyclops dybowskii* (Lande, 1890) in Castelo-do-Bode Reservoir. *Aquatic Ecology*, 34(2): 143-153.
- CARLSON, R. E. 1977. A Trophic State Index for Lakes. *Limnology and Oceanography*, 22: 361-369.
- CARONI, R. & K. IRVINE. 2010. The potential of zooplankton communities for ecological assessment of lakes: redundant concept or political oversight?. *Biology and Environment: Proceeding of the Royal Irish Academy*, 110(1): 35-53.
- CARPENTER, S. R., J. F. KITCHELL & J. R. HODGSON. 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. *Bioscience*, 35: 634-639.
- CARPENTER, S. R., J. F. KITCHELL, J. R. HODGSON, P. A. COCHRAN, J. J. ELSER, M. M. ELSER, D. M. LODGE, D. KRETCHMER, X. HE & C. N. VON ENDE. 1987. Regulation of lake primary productivity by food web structure. *Ecology*, 68: 1863-1876.
- CARPENTER, S. R., H. E. KITCHELL, K. COTTINGHAM, D. E. SCHINDLER, D. L. CHRISTENSEN, D. M. POST & N. VOTCHICK. 1996. Chlorophyll variability, nutrient input, and grazing: evidence from whole-lake experiments. *Ecology*, 77: 725-735.
- CARPENTER, S. R., N. F. CARACO, D. L. CORRELL, R. W. HOWARTH, A. N. SHARPLEY & V. H. SMITH. 1998. Nonpoint pollution of surface waters with phosphorus and nitrogen. *Ecological Applications*, 8: 559-568.
- CARTER, J. C. H., M. J. DADSWELL, J. C. ROFF & W. G. SPRULES. 1980. Distribution and zoogeography of planktonic Crustaceans and Dipterans in glaciated Eastern North America. *Canadian Journal of Zoology*, 58: 1355-1387.
- CASTILHO-NOLL, M. S. M., C. F. CÂMARA, M. F. CHICONE, É. H. SHIBATA & L. R. STEPHAN. 2012. Copepods (Crustacea, Maxillopoda) from shallow reservoirs. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 24(2): 149-159.
- ČEIRĀNS, A. 2007. Zooplankton indicators of trophy in Latvian lakes. *Acta Universitatis Latviensis, Biology*, 723: 61-69.
- CHANDLER, D. C. 1940. Limnological Studies of Western Lake Erie. I. Plankton and Certain Physical-Chemical Data of the Bass Islands Region, from Sept., 1938, to Nov., 1939. *Ohio Journal of Science*, 40 (6): 291-336.
- CHAO, B. F., Y. H. WU & Y. S. LI. 2008. Impact of artificial reservoir water impoundment on global sea level. *Science*, 320 (5873): 212-214.
- CHASE, J. M. & M. A. LEIBOLD. 2002. Spatial scale dictates the productivity-biodiversity relationship. *Nature*, 416: 427-430.
- CHASE, J. M. & W. A. RYBERG. 2004. Connectivity, scale-dependence, and the productivity-diversity relationship. *Ecology Letters*, 7: 676-683.
- CHERBI, M. 1984. *Contribution à l'étude du peuplement zooplanctonique de trois lacs de barrage: Hamiz, Boughzoul et Ghrib*. Tesis doctoral. Université d'Alger, Algérie.
- CHERBI, M., S. LEK-ANG, S. LEK & A. ARAB. 2008. Distribution of zooplankton community in Mediterranean-climate lakes. *Comptes rendus biologiques*, 331: 692-702.
- CHENGALATH, R., C. H. FERNANDO & M. G. GEORGE. 1971. Planktonic rotifera of Ontario with keys to genera and species. *University of Waterloo biology*, 2: 5-35.

- CHOW-FRASER, P. & W. G. SPRULES. 1986. Inhibitory effect of *Anabaena* sp. on *in situ* filtering rates of *Daphnia*. *Canadian Journal of Zoology*, 64: 1831-1834.
- CHU KOO, F. W. 2000. *Estudo das interações peixes/zooplâncton no lago Camaleão, um lago de várzea da Amazônia Central, Brasil*. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Fundação Universidade do Amazonas. Manaus, Brasil.
- CIRÓS-PÉREZ, J., A. GÓMEZ & M. SERRA. 2001. On the taxonomy of three sympatric sibling species of the *Brachionus plicatilis* (Rotifera) complex from Spain, with the description of *B. ibericus* n. sp. *Journal of Plankton Research*, 23(12): 1311-1328.
- COMERMA, M., J. C. GARCÍA, M. ROMERO, J. ARMENGOL & K. ŠIMEK. 2003. Carbon flow dynamics in the pelagic community of the Sau Reservoir (Catalonia, NE Spain). *Hydrobiologia*, 504(1-3): 87-98.
- CONDE-PORCUNA, J. M. 2000. Relative importance of competition with *Daphnia* (Cladocera) and nutrient limitation on *Anuraeopsis* (Rotifera) population dynamics in a laboratory study. *Freshwater Biology*, 44: 423-430.
- CONDE-PORCUNA, J. M. & S. DECLERCK. 1998. Regulation of rotifer species by invertebrate predators in a hypertrophic lake: Selective predation on egg-bearing females and induction of morphological defences. *Journal of Plankton Research*, 20: 605-618.
- CONDE-PORCUNA, J. M., R. MORALES-BAQUERO & L. CRUZ-PIZARRO. 1994. Effects of *Daphnia longispina* on rotifer populations in a natural environment: relative importance of food limitation and interference competition. *Journal of Plankton Research*, 16: 691-706.
- CONDE-PORCUNA, J. M., E. RAMOS-RODRÍGUEZ & C. PÉREZ-MARTÍNEZ. 2002. Correlations between nutrient limitation and zooplankton populations in a mesotrophic reservoir. *Freshwater Biology*, 47: 1463-1473
- CONDE-PORCUNA, J. M., E. RAMOS-RODRÍGUEZ & R. MORALES-BAQUERO. 2004. El zooplancton como integrante de la estructura trófica de los sistemas acuáticos lénticos. *Ecosistemas*, 13(2): 23-29.
- CONNOR, E. F. & E. D. MCCOY. 1979. The statistics and biology of the species-area relationship. *American Naturalist*, 113: 791-833.
- CORNELL, H. V. & J. H. LAWTON. 1992. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology*, 61: 1-12.
- COTÍN, J., M. GARCÍA-TARRASÓN, L. JOVER & C. SANPERA. 2012. Are the toxic sediments deposited at Flix reservoir affecting the Ebro river biota? Purple heron eggs and nestlings as indicators. *Ecotoxicology*, 21(5): 1391-402.
- CRISPIM, M. C. 1997. *Study of the impact of reservoir emptying on zooplankton community in Maranhão Reservoir: Main biotic relationships controlling cladocerans*. Tesis doctoral. University of Lisboa, Portugal.
- CRYER, M., G. PEIRSON & C. R. TOWSEND. 1986. Reciprocal interactions between roach (*Rutilus rutilus*) and zooplankton in a small lake: prey dynamics and fish growth and recruitment. *Limnology and Oceanography*, 31: 1022-1038.
- CURRIE, D. J. 1991. Energy and large-scale patterns of animal- and plant-species richness. *The American Naturalist*, 137: 27-49.
- CURRIE, D. J. & V. PAQUIN. 1987. Large-scale biogeographical patterns of species richness of trees. *Nature*, 329: 326-327.

Referencias bibliográficas

- DAVIDSON, T., A. H. BENNION, E. JEPPESEN, G. H. CLARKE, C. SAYER, D. MORLEY, B. V. ODGAARD, P. RASMUSSEN, R. RAWCLIFFE, J. SALGADO, G. L. SIMPSON & S. L. AMSINCK. 2011. The role of cladocerans in tracking long-term change in shallow lake trophic status. *Hydrobiologia*, 676: 299-315.
- DAS, R., N. R. SAMAL, P. K. ROY & D. MITRA. 2006. Role of electrical conductivity as an indicator of pollution in shallow lakes. *Asian Journal of Water, Environment and Pollution*, 3: 143-146.
- DASÍ, M. J., M. R. MIRACLE, A. CAMACHO, J. M. SORIA & E. VICENTE. 1998. Summer phytoplankton assemblages across trophic gradients in hardwater reservoirs. *Hydrobiologia*, 369/370: 27-43.
- DAVIS, C. C. 1962. The plankton of the Cleveland Harbor area of Lake Erie in 1956-57. *Ecological Monographs*, 32: 209-247.
- DAWES, C. J., B. C. COWELL, W. E. GARDINER & S. M. SCHEDA. 1987. Limnological characteristics of two eutrophic and four mesotrophic lakes in west-central Florida. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, 72: 171-203.
- DECLERCK, S. A. J., E. S. BAKKER, B. VAN LITH, A. KERSBERGEN & E. VAN DONK. 2011. Effects of nutrient additions and macrophyte composition on invertebrate community assembly and diversity in experimental ponds. *Basic and Applied Ecology*, 12: 466-475.
- DE MANUEL, J. 1997. *Rotífers dels embassaments espanyols peninsulars: ecologia i aspectes sistemàtics i biogeogràfics*. Tesis doctoral. Universitat de Barcelona. España.
- DE MANUEL, J. & J. ARMENGOL. 1993. Rotifer assemblages: a contribution to the typology of Spanish reservoirs. *Hydrobiologia*, 255/256: 421-428.
- DE MANUEL, J. 2000. The rotifers of Spanish reservoirs: ecological, systematical and zoogeographical remarks. *Limnetica*, 19: 91-167.
- DEMOTT, W. R., Q. X. ZHANG & W. W. CARMICHAEL. 1991. Effects of toxic cyanobacteria and purified toxins on the survival and feeding of a copepod and three species of *Daphnia*. *Limnology and Oceanography*, 36: 1346-1357.
- DE PAGGI, J. 2002. Family Asplanchnidae Eckstein, 1883. In: *Rotifera 6. Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World 12*. T. Nogrady & H. Segers (eds). Backhuys Publishers. Leiden, Netherlands.
- DODSON, S. 1992. Predicting crustacean zooplankton species richness. *Limnology and Oceanography*, 37: 848-856.
- DODSON, S. I., S. E. ARNOTT & K. L. COTTINGHAM. 2000. The relationship in lake communities between primary productivity and species richness. *Ecology*, 81: 2662-2679.
- DODSON, S., W. EVERHART, A. JANDL & S. KRAUSKOPF. 2007. Effect of watershed land use and lake age on zooplankton species richness. *Hydrobiologia*, 579: 393-399.
- DOJLIDO, J. & G. A. BEST. 1993. *Chemistry of water and water pollution*. Ellis Horwood, New York. USA.
- DONALD, D. B., R. D. VINEBROOKE, R. S. ANDERSON, J. SYRGIANNIS & M. D. GRAHAM. 2001. Recovery of zooplankton assemblages in mountain lakes from the effects of introduced sport fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58: 1822-1830.

- DONNER, J. 1965. *Ordnung Bdelloidea (Rotifera, Rädertiere)*. Akademie Verlag. Berlin. Germany.
- DOWNING, J. A., M. PERUSSE & Y. FRENETTE. 1987. Effect of interreplicate variance on zooplankton sampling design and data analysis. *Limnology and Oceanography*, 32: 673-680.
- DUFFY, M. A., L. J. PERRY, C. M. KEARNS & L. J. WEIDER. 2000. Paleogenetic evidence for a past invasion of Onondaga Lake, New York, by exotic *Daphnia curvirostris* using mtDNA from dormant eggs. *Limnology and Oceanography*, 45: 1409-1414.
- DUGGAN, I. C., J. D. GREEN & R. J. SHIEL. 2001a. Distribution of rotifers in North Island, New Zealand, and their potential use as bioindicators of lake trophic state. *Hydrobiologia*, 446/447: 155-164.
- DUGGAN, I. C., J. D. GREEN & K. THOMASSON. 2001b. Do rotifers have potential as bioindicators of lake trophic state? *Verhandlungen der internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, 27: 3497-3502.
- DUGGAN, I. C., J. D. GREEN & R. J. SHIEL. 2002. Distribution of rotifers in North Island, New Zealand lakes: Relationships to environmental and historical factors. *Freshwater Biology*, 47: 195-206.
- DUMONT, H. J. 1977. Biotic factors in the population dynamics of rotifers. *Archiv für Hydrobiologie—Beiheft Ergebnisse der Limnologie*, 8: 98-122.
- DUMONT, H. J. 1979. *Limnologie van Sahara en Sahel*. Tesis Doctoral. Rijksuniversiteit. Ghent, Belgium.
- DUMONT, H. J. 2009. *The Nile. Origin, Environments, Limnology and Human Use*. Series: Monographiae Biologicae, Vol. 89. Springer. Dordrecht. Netherlands.
- 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. H. 1966. *Limnologie - L'étude des eaux continentales*. Gauthier-Villars. Paris. France.
- DUSSART, B. 1967a. *Les copépodes des eaux continentales d'Europe Occidentale. I. Calanoïdes et Harpacticoïdes*. Nérée Boubée et Cie. Paris. France.
- DUSSART, B. 1967b. Contribution à l'étude des Copépodes d'Espagne. *Publicaciones del Instituto de Biología Aplicada de Barcelona*, 42: 87-105.
- DUSSART, B. 1969. *Les Copépodes des eaux continentales. II. Cyclopoïdes et Biologie*. Nérée Boubée et Cie. Paris. France.
- DUSSART, B. 1979. Sur quelques Copépodes des Pyrénées espagnoles. *Memorie Dell'Istituto Italiano Di Idrobiologia*, 37: 105-110.
- DUSSART, B. 1989. Crustacés Copépodes Calanoïdes des eaux intérieures africaines. *Crustaceana*, 15: 1-205.
- DUSSART, B. & D. DEFAYE. 2002. *World directory of calanoida copepoda of inland waters. I. Calaniformes*. Backhuys Publishers. Leiden. Netherlands.
- DZWAIRO, B., Z. HOKO, D. LOVE & E. GUZHA. 2006. Assessment of the impacts of pit latrines on groundwater quality in rural areas: A case study from Marondera district, Zimbabwe. *Physics and Chemistry of the Earth*, 31(15-16): 779-788.
- EDMONDSON, W. T. & A. H. LITT. 1982. *Daphnia* in Lake Washington. *Limnology and Oceanography*, 27: 272-293.

Referencias bibliográficas

- EINSLE, U. 1993. *Crustacea Copepoda. Calanoida und Cyclopoida. Süßwasserfauna Mitteleuropas*, 8/4-1. Gustav Fisher Verlag. Stuttgart, Germany.
- EINSLE, U. 1996. Copepoda: Cyclopoida. Genera *Cyclops*, *Megacyclops*, *Acanthocyclops*. In: *Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World 10*. Dumont, H. J. F., (ed.). SPB Academic Publishing bv. Amsterdam, Netherlands.
- EJSMONT-KARABIN, J. 1974. Studies on the feeding of planktonic polyphage *Asplanchna priodonta* Gosse (Rotatoria). *Ekologia polska*, 22: 311-317.
- EJSMONT-KARABIN, J. 1995. Rotifer occurrence in relation to age, depth and trophic state of quarry lakes. *Hydrobiologia*, 313/314: 21-28.
- EJSMONT-KARABIN, J. 2012. The usefulness of zooplankton as lake ecosystem indicators: rotifer trophic state index. *Polish Journal of Ecology*, 60: 339-350.
- EJSMONT-KARABIN, J. & A. KARABIN. 2013. The suitability of zooplankton as lake ecosystem indicators: crustacean trophic state index. *Polish Journal of Ecology*, 61(3): 561-573
- ELVIRA, B. 1995. Native and exotic freshwater fishes in Spanish basins. *Freshwater Biology*, 33: 103-108.
- ESCRIVÀ, A., J. ARMENGOL & F. MEZQUITA. 2009. Estudio comparativo de la limnología de dos lagunas de montaña de Teruel, con especial referencia al zooplancton y los ostrácodos. *Teruel*, 92(1): 166-192.
- ESCRIVÀ, A., J. ARMENGOL & F. MEZQUITA. 2010. Microcrustaceans and Rotiferan communities of two close mediterranean mountain ponds, laguna de Bezas and Rubiales (Spain). *Journal of Freshwater Ecology*, 25 (3): 427-435.
- ESCRIVÀ, A., J. RUEDA, X. ARMENGOL & F. MESQUITA-JOANES. 2014. Artificial dam lakes as suitable habitats for exotic invertebrates: Ostracoda ecology and distribution in reservoirs of the Eastern Iberian Peninsula. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 412: 09.
- 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. España.
- EVANS, M. S. 1986. Lake Huron rotifer and crustacean zooplankton, April–July 1980. *Journal of Great Lakes Research*, 12: 281-292.
- FADDA, A., S. MARKOVÁ, P. KOTLÍK, A. LUGLIÈ, B. PADEDDA, P. BUSCARINU, N. SECHI & M. MANCA. 2011. First record of planktonic crustaceans in Sardinian reservoirs. *Biologia*, 66(5): 856-865.
- FADER, M., S. ROST, C. MÜLLER, A. BONDEAU & D. GERTEN. 2010. Virtual water content of temperate cereals and maize: Present and potential future patterns. *Journal Hydrology*, 384(3-4): 218-231.
- FAITH, D. P., P. R. MINCHIN & L. BELBIN. 1987. Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance. *Vegetatio*, 69: 57-68.
- FERNÁNDEZ, M. A., C. ALONSO, M. J. GONZÁLEZ & L. M. HERNÁNDEZ. 1999. Occurrence of organochlorine insecticides, PCBs, and PCB congeners in waters and sediments of the Ebro River (Spain). *Chemosphere*, 38(1): 33-43.
- FERNÁNDEZ-ROSADO, M. J. & J. LUCENA. 2001. Space-time heterogeneities of the zooplankton distribution in La Concepción reservoir (Istán, Málaga; Spain). *Hydrobiologia*, 455: 157–170.

- FISHER, R. A., A. S. CORBET & C. B. WILLIAMS. 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *Journal of Animal Ecology*, 12(1): 42-58.
- FLÖSSNER, D. & K. KRAUS. 1986. On the taxonomy of the *Daphnia hyalina-galeata* complex (Crustacea: Cladocera). *Hydrobiologia*, 137: 97-115.
- FLUG, M., L. H. SEITZ & J. F. SCOTT. 2000. Multicriterial decision analysis applied to Glen Ganyon Dam. *Journal of Water Resources Planning Management-ASCE*, 126(5): 270-276.
- FONTANETO, D., G. F. FICETOLA, R. AMBROSINI & C. RICCI. 2006. Patterns of diversity in microscopic animals: are they comparable to those in protists or in larger animals? *Global Ecology and Biogeography*, 15: 153-162.
- FONTANETO D., E. A. HERNIOU, T. G. BARRACLOUGH & C. RICCI. 2007. On the global distribution of microscopic animals: new worldwide data on bdelloid rotifers. *Zoological Studies*, 46: 336-346.
- FONTANETO, D., T. G. BARRACLOUGH, K. CHEN, C. RICCI & E. A. HERNIOU. 2008. Molecular evidence for broad-scale distributions in bdelloid rotifers: everything is not everywhere but most things are very widespread. *Molecular Ecology*, 17: 3136-3146.
- FRAILE H., E. ORIVE & J. POZO. 1995. Evaluación del estado trófico y comparación de modelos relativos al fósforo en los embalses de Cernadilla y Valparaíso (Río Tera, Zamora). *Limnetica*, 11(2): 29-37.
- FRAILE, H., J. M. LEONARDO, B. G. BIKUÑA & I. LARUMBE. 2008. Seguimiento de la calidad de un embalse de abastecimiento de agua potable según las directrices de la Directiva Marco (embalse del Añarbe. Cuenca Norte). *Limnetica*, 27 (2): 211-226.
- FRENCH, T. D. & E. L. PETTICREW. 2007. Chlorophyll *a* seasonality in four shallow eutrophic lakes (northern British Columbia, Canada) and the critical roles of internal phosphorus loading and temperature. *Hydrobiologia*, 575: 285-299.
- FRISCH, D., K. COTTENIE, A. BADOSA & A. J. GREEN. 2012. Strong spatial influence on colonization rates in a pioneer zooplankton metacommunity. *Plos One*, 7(7): e40205.
- FRYER, G. 1957a. Freelifving freshwater Crustacea from Lake Nyasa and adjoining waters. Part I. Copepoda. *Archiv für Hydrobiologie*, 53: 62-86.
- FRYER, G. 1957b. The food of some freshwater cyclopoid copepods and its ecological significance. *Journal of Animal Ecology*, 26: 263-286.
- FRYER, G. 1985a. An ecological validation of a taxonomic distinction: the ecology of *Acanthocyclops vernalis* and *A. robustus* (Crustacea: Copepoda). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 84(2): 165-180.
- FRYER, G. 1985b. Crustacean diversity in relation to the size of water bodies: some facts and problems. *Freshwater Biology*, 15: 347-361.
- FULLER, D. R., R. S. STEMBERGER & J. E. GANNON. 1977. Limnetic rotifers as indicators of trophic change. *Journal of Elisha Mitchell Scientific Society*, 93: 104-113.
- FULTON, R. S. & H. W. PAERL. 1987a. Effects of coloniality on zooplankton utilization of resources during blue-green algal *Microcystis aeruginosa* blooms. *Limnology and Oceanography*, 32: 634-644.

Referencias bibliográficas

- FULTON, R. S. & H. W. PAERL. 1987b. Toxic and inhibitory effects of the blue-green alga *Microcystis aeruginosa* on herbivorous zooplankton. *Journal of Plankton Research*, 9: 837-855.
- FULTON, R. S. 1988. Grazing on filamentous algae by herbivorous zooplankton. *Freshwater Biology*, 20: 263-271.
- FUSSMANN, G. 1993. Abundance, succession and morphological variation of planktonic rotifers during autumnal circulation in a hypertrophic lake (Heiligensee, Berlin). *Hydrobiologia*, 255/256: 353-360.
- GANNON, J. E. & R. S. STEMBERGER. 1978. Zooplankton (especially crustaceans and rotifers) as indicators of water quality. *Transactions of the American Microscopical Society*, 97: 16-35.
- GARCÍA-BERTHOUE, E. 1999. Food of introduced mosquitofish: ontogenetic diet shift and prey selection. *Journal of Fish Biology*, 55: 135-147.
- GARCÍA-CHICOTE, J., C. ROJO & M. A. RODRIGO. 2007. Alimentación de *Acanthocyclops robustus*: Un caso de canibalismo. *Limnetica*, 26(2): 265-276.
- GARCÍA-CHICOTE, J., X. ARMENGOL, M. M. BARÓN-RODRÍGUEZ & C. ROJO. 2009. Rotifers and water quality of 25 reservoirs in a Mediterranean semi-arid area (Spain). *Rotifera XII Symposium*. 16-agosto, 2009. Berlín, Alemania.
- GARCÍA-CHICOTE, J., C. ROJO, X. ARMENGOL, S. BORT & A. PIÑÓN. 2010. Rotifers and water quality of 20 reservoirs from several mediterranean basins in Spain in relation with trophic state. *XV Congress of the Iberian Association of Limnology*, 5-julio, 2010. Ponta Delgada, Portugal.
- GARCÍA-CHICOTE, J., C. ROJO, M. SEGURA & J. ARMENGOL. 2011. Zooplankton de 20 embalses de las cuencas semiáridas mediterráneas de España: relación con variables ambientales y estado trófico *VIII Congreso de la Sociedad Chilena de Limnología*. 24-octubre, 2011. Valdivia, Chile.
- GARCÍA-CHICOTE, J., C. ROJO, A. PIÑÓN & J. ARMENGOL. 2013. Patrones y determinantes de la riqueza y diversidad del zooplankton en embalses del ámbito de actuación de la Confederación Hidrográfica del Júcar. *IV Congreso de Biodiversidad*. 6-febrero, 2013. Bilbao, España.
- GARCÍA-CHICOTE, J., C. ROJO, A. PIÑÓN & J. ARMENGOL. 2014a. Bases to include zooplankton in the ecological quality assesment of reservoirs: the case of zooplankton in Spanish Mediterranean reservoirs. *XVII Congress of the Iberian Association of Limnology*. 6-julio, 2014. Santander, España.
- GARCÍA-CHICOTE, J., C. ROJO, A. PIÑÓN & J. ARMENGOL. 2014b. Zooplankton in Mediterranean reservoirs in accordance to diversity-production paradigm. *XVII Congress of the Iberian Association of Limnology*. 6-julio, 2014. Santander, Spain.
- GASCÓN, S. 2004. *Estructura i dinàmica del sistema bentònic en llacunes costaneres dels aiguamolls de l'Empordà*. Tesis doctoral. Universitat de Girona, Spain.
- GASTON, K. J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405: 220-227.
- GEORGE, D. G. & R. W. EDWARDS. 1974. Population dynamics and production of *Daphnia hyalina* in a eutrophic reservoir. *Freshwater Biology*, 4: 445-465.
- GEORGE, M. G. & C. H. FERNANDO. 1970. Diurnal migration in three species of rotifers in Sunfish Lake, Ontario. *Limnology and Oceanography*, 15(2): 218-233.

- GERALDES, A. M. & M. J. BOAVIDA. 2004. What factors affect the pelagic cladocerans of the meso-eutrophic Azibo Reservoir? *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*, 40(2): 101-111.
- GERALDES, A. M. & C. GEORGE. 2012. Limnological variations of a deep reservoir in periods with distinct rainfall patterns. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 24(4): 417-436.
- GILBERT, J. J. 1974. Dormancy in rotifers. *Transactions of the American Microscopical Society*, 93: 490-513.
- GILBERT, J. J. 1983. Rotifera. In: *Reproductive biology of invertebrates. Vol. I: oogenesis, oviposition and oosorption*. K. G. Adiyodi & R.G. Adiyodi (eds). Wiley and Sons. New York, USA.
- GILBERT, J. J. & K. G. BOGDAN. 1984. Rotifer grazing: in situ studies on selectivity and rates. In: *Trophic Interactions Within Aquatic Ecosystem*. D. G. Meyer & J. R. Strickler (eds): 97-133. Westview. Boulder. Colorado. USA.
- GINZBURG, L. R. & H. R. AKCAKAYA. 1992. Consequences of ratio-dependent predation for steady-state properties of ecosystems. *Ecology*, 73: 1536-1543.
- GLIWICZ, Z. 1969. Studies on the feeding of pelagic zooplankton in lakes with varying eutrophy. *Ekologia Polska Seria A*, 17: 663-708.
- GLIWICZ, Z. M. 1975. Effect of zooplankton grazing on photosynthetic activity and composition of phytoplankton. *Verhandlungen der internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, 19: 1490-1497.
- GLIWICZ, Z. M. 1986. Predation and the evolution of vertical migration in zooplankton. *Nature*, 320: 746-748.
- GLIWICZ, Z. M. & A. HILLBRICHT-ILKOWSKA. 1972. Efficiency of the utilization of nanoplankton primary production by communities of filter feeding animals measured *in situ*. *Verhandlungen der internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, 18: 197-203.
- GLIWICZ, Z. M. & J. PIJANOWSKA. 1989. The role of predation in zooplankton succession. In: *Succession in plankton communities*. U. Sommer (ed.): 253-296. Springer-Verlag, Berlin. Germany.
- GOMEZ, A., & T. W. SNELL. 1996. Sibling species and cryptic speciation in the *Brachionus plicatilis* species complex (Rotifera). *Journal Evolutionary Biology*, 9: 953-964.
- GÓMEZ, N., J. L. RIERA & S. SABATER. 1995. Ecology and morphological variability of *Aulacoseira granulata* (bacillariophyceae) in Spanish reservoirs. *Journal of Plankton Research*, 17(1): 1-16.
- GONZÁLEZ, E. J., M. L. MATOS, C. PEÑAHERRERA & S. MERAYO. 2011. Zooplankton Abundance, Biomass and Trophic State in some Venezuelan Reservoirs. In: *Biomass and Remote Sensing of Biomass*. I. Atazadeh (ed.): 57-74. Intech, Rijeka. Croatia.
- GRACE, J. B. 1999. The factors controlling species density in herbaceous plant communities: an assessment. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2: 1-28.
- GRAF, W. L. 2006. Downstream hydrologic and geomorphic effects of large dams on American rivers. *Geomorphology*, 79: 336-360.
- GREEN, J. D. & R. J. SHIEL. 1992. A dissection method for determining the gut contents of calanoid copepods. *Transactions of The Royal Society of South Australia*, 116: 129-132.

Referencias bibliográficas

- GREEN, J. D. & R. J. SHIEL. 1995. Calanoid copepods as rotifer taxonomists. *Quekett Journal of Microscopy*, 37: 491-492.
- GROSS, K. L., M. R. WILLIG, L. GOUGH, R. INOUE & S. B. COX. 2000. Patterns of species density and productivity at different spatial scales in herbaceous plant communities. *Oikos*, 89: 417-427.
- GRUNER, D. S., J. E. SMITH, E. W. SEABLOOM, S. A. SANDIN, J. T. NGAI, H. HILLEBRAND, W. S. HARPOLE, J. J. ELSER, E. E. CLELAND, M. E. S. BRACKEN, E. T. BORER & B. M. BOLKER. 2008. A cross-system synthesis of consumer and nutrient resource control on producer biomass. *Ecology Letters*, 11: 740-755.
- GUERNE, J. & J. RICHARD. 1891. Synonymie et distribution géographique de *Diatomus Alluaudi*. *Bulletin de la Societe Zoologique de France*, 16: 213-217.
- GUISET, A. 1977. Stomach contents in *Asplanchna* and *Ploesoma*. *Archiv für Hydrobiologie - Beiheft Ergebnisse der Limnologie*, 8: 126-129.
- GULATI, R. D. 1983. Zooplankton and its grazing as indicators of trophic status in Dutch lakes. *Environmental Monitoring and Assessment*, 3: 343-354.
- GULATI, R. D. 1990. Zooplankton structure in the Loosdrecht lakes in relation to trophic status and recent restoration measures. *Hydrobiologia*, 191: 173-188.
- GUO, Q., J. H. BROWN & B. J. ENQUIST. 1998. Using constraint lines to characterize plant performance. *Oikos*, 83: 237-245.
- GURNEY, R. 1933. *British fresh-water Copepoda. III*. The Ray Society. London. UK.
- HABERMAN, J. & M. HALDNA. 2014. Indices of zooplankton community as valuable tools in assessing the trophic state and water quality of eutrophic lakes: long term study of Lake Võrtsjärv. *Journal of Limnology*, 73(2): 1-23.
- HABERMAN, J. & H. KÜNNAP. 2002. Mean zooplankton weight as a characteristic feature of an aquatic ecosystem. *Proceedings of the Estonian Academy of Science: Biology, Ecology*, 51: 26-44.
- HABERMAN, J. & R. LAUGASTE. 2003. On characteristics reflecting the trophic state of large and shallow Estonian lakes (L. Peipsi, L. Võrtsjärv). *Hydrobiologia*, 506/509: 737-744.
- HAMILTON, D. P. & S. F. MITCHELL. 1988. Effects of wind on nitrogen, phosphorus, and chlorophyll in a small New Zealand lake. *Verhandlungen der internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, 23: 624-628.
- HAIRSTON, N. G., F. E. SMITH & L. B. SLOBODKIN. 1960. Community structure, population control, and competition. *American Naturalist*, 94: 421-425.
- HAKKARI, L. 1972. Zooplankton species as indicators of environment. *Aqua Fennica*, 1: 46-54.
- HAMILTON, D. P. & S. F. MITCHELL. 1988. Effects of wind on nitrogen, phosphorus, and chlorophyll in a small New Zealand lake. *Verhandlungen der internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, 23: 624-628.
- HAN, B. P., J. ARMENGOL, J. C. GARCÍA & M. COMERMA. 2000. The thermal structure of Sau Reservoir (NE: Spain): a simulation approach. *Ecological Modelling*, 125: 109-122.
- HANAZATO, T. 1992. Direct and indirect effects of low-oxygen layers on lake zooplankton communities. *Archiv für Hydrobiologie-Beiheft Ergebnisse der Limnologie*, 35: 87-98.
- HANSKI, I. & M. E. GILPIN. 1996. *Metapopulation biology: ecology, genetics, and evolution*. Academic Press. London. UK.

- HANSSON, L. A., M. GYLLSTRÖM, A. STÅHL-DELBANCO & M. SVENSSON. 2004. Responses to fish predation and nutrients by plankton at different levels of taxonomic resolution. *Freshwater Biology*, 49: 1538-1550.
- HANSSON, L. A., A. NICOLLE, J. BRODERSEN, P. ROMARE, P. A. NILSSON & C. BRÖNMARK. 2007a. Consequences of fish predation, migration and juvenile ontogeny on zooplankton spring dynamics. *Limnology and Oceanography*, 52: 696-706.
- HANSSON, L., S. GUSTAFSSON, K. RENGEFORS & L. BOMARK. 2007b. Cyanobacterial chemical warfare affects zooplankton community composition. *Freshwater Biology*, 52: 1290-1301.
- HARMAN, C. D., D. R. BAYNE & M. S. WEST. 1995. Zooplankton trophic state relationships in four Alabama-Georgia reservoirs. *Lake and Reservoir Management*, 11 (4): 299-309.
- HATTON-ELLIS, T. 2008. The hitchhiker's guide to the Water Framework Directive. *Aquatic Conservation: Marine Freshwater Ecosystems*, 18: 111-116.
- HAWKINS, P. & W. LAMPERT. 1989. The effect of *Daphnia* body size on filtering rate inhibition in the presence of a filamentous cyanobacterium. *Limnology and Oceanography*, 34: 1084-1089.
- HAVEL, J. E., C. E. LEE & M. J. V. ZANDEN. 2005. Do reservoirs facilitate invasions into landscapes? *Bioscience*, 55: 518-525.
- HEBERT, P. D. N. & B. J. HANN. 1986. Patterns in the composition of Arctic tundra pond microcrustacean communities. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 43: 1416-1425.
- HECKY, R. E. & P. KILHAM. 1988. Nutrient limitation of phytoplankton in freshwater and marine environments: a review of recent evidence on the effects of enrichment. *Limnology and Oceanography*, 33: 796-822.
- HILLBRICHT-ILKOWSKA, A. 1972. Interlevel energy transfer efficiency in planktonic food chains. *Proceedings of International Biological Programme*, Section PH. December 13, Reading England.
- HILLBRICHT-ILKOWSKA, A. 1977. Trophic relations and energy flow in pelagic plankton. *Polish Ecological Studies*, 3: 3-98.
- HILLBRICHT-ILKOWSKA, A., I. SPODNIIEWSKA & T. WĘGLEŃSKA. 1979. Changes in the phytoplankton-zooplankton relationship connected with the eutrophication of lakes. *Symposium Biologica Hungaria*, 19: 59-75.
- HILLEBRAND, H., C. DÜRSELEN, D. KIRSCHTEL, U. POLLINGHER & T. ZOHARI. 1999. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of Phycology*, 35: 403-424.
- HISATUGO, K. F., A. S. MANSANO, L. H. HAYASHI & M. H. REGALI-SELEGHIM. 2014. Ingestion of bacteria in a eutrophic subtropical reservoir pond with food web mainly controlled by zooplankton grazing. *Limnologica*, 44: 98-106.
- HOFMANN, W. 1983. Interactions between *Asplanchna* and *Keratella cochlearis* in the Plußsee (North Germany). *Hydrobiologia*, 104: 363-365.
- HOFMANN, W. 1985. Nahrungswahl einer überwiegend phytophagen Population des Planktonrotators *Asplanchna priodonta* Gosse (Großer Pönitzer See, Ostholstein). *Faunistisch-Ökologische Mitteilungen*, 5: 365-373.
- HOFMANN, W. 1987. Population dynamics of hypolimnetic rotifers in the Pluss-see (North Germany). *Hydrobiologia*, 147: 197-201.

Referencias bibliográficas

- HOFMANN, W. 1996. Empirical relationships between cladoceran fauna and trophic state in thirteen northern German lakes: analysis of surficial sediments. *Hydrobiologia*, 318: 195-201.
- HOLM, N. P & J. SHAPIRO. 1984. An examination of lipid reserves and the nutritional status of *Daphnia pulex* fed *Aphanizomenon flos-aquae*. *Limnology and Oceanography*, 29: 1137-1140.
- 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.
- HOWARTH, W. 2006. The progress towards ecological quality standards. *Journal of Environmental Law*, 18: 3-35.
- HRBÁČEK, J. 1987. Systematics and biogeography of *Daphnia* species in the Northern temperate region. *Memorie dell' Istituto Italiano de Idrobiologia*, 45: 37-76.
- HRBÁČEK J. & M. NOVOTNÁ-DVOŘÁKOVÁ. 1965. Plankton of four backwaters related to their size and fishstock. *Rozpravy ČSAV. Řada matem. a přírodních věd*, 72: 1-116.
- HSIEH, C. H., Y. SAKAI, S. BAN, K. ISHIKAWA, T. ISHIKAWA, S. ICHISE, N. YAMAMURA & M. KUMAGAI. 2011. Eutrophication and warming effects on long-term variation of zooplankton in Lake Biwa. *Biogeosciences*, 8: 593-629.
- HUSTON, M. A. 1994. *Biological Diversity: The Coexistence of Species in Changing Landscapes*. Cambridge University Press. Cambridge. UK.
- HUSZAR, V. E. M., N. F. CARACO, F. ROLAND & J. COLE. 2006. Nutrient-chlorophyll relationships in tropical-subtropical lakes: do temperate models fit? *Biogeochemistry*, 79: 239-250.
- HUTCHINSON, G. E. 1965. *The ecological theater and the evolutionary play*. Yale University Press. New Haven. USA.
- HUTCHINSON, G. E. 1967. *A Treatise on Limnology. Volume II. Introduction to Lake Biology and the Limnoplankton*. John Wiley and Sons Inc. New York. USA.
- HYNES, H. B. N. 1970. *The Ecology of Running Waters*. University of Toronto Press, Toronto.
- ICOLD (International Commission of Large Dams). 2007. *World Register of Dams. International Commission of Large Dams*. Paris. France. Disponible en www.icold-cigb.net
- INFANTE, A., & S. E. B. ABELLA. 1985. Inhibition of *Daphnia* by *Oscillatoria* in Lake Washington. *Limnology and Oceanography*, 30: 1046-1052.
- ISCHREY, G. 1926. Untersuchungen an *Bosmina longirostris* Müller. *Archiv für Hydrobiologie*, 17: 521-544.
- JACCARD, P. 1912. The distribution of the flora of the alpine zone. *New Phytologist*, 11: 37-50.
- JACK, J. D. & J. J. GILBERT. 1994. Effects of *Daphnia* on microzooplankton communities. *Journal of Plankton Research*, 16: 1499-1512.
- JACOBY, J. M., D. D. LYNCH, E. B. WELCH & M. A. PERKINS. 1982. Internal phosphorus loading in a shallow eutrophic lake. *Water Research*, 16: 911-919.
- JANUS, L. L. & R. A. VOLLENWEIDER. 1981. *The OECD Cooperative Programme on Eutrophication: Summary Report - Canadian Contribution*. Inland Waters Directorate Scientific Series No. 131. Environment Canada. Burlington. Canada.

- JARVIS, A. C. 1986. Zooplankton community grazing in a hypertrophic lake (Hartbespoort Dam, South Africa). *Journal of Plankton Research*, 8: 1065-1078.
- JARVIS, A. C., R. C. HART & S. COMBRINK. 1987. Zooplankton feeding on size fractionated *Microcystis* colonies and *Chlorella* in a hypertrophic lake (Hartbespoort Dam, South Africa): Implications to resource utilization and zooplankton succession. *Journal of Plankton Research*, 9: 1231-1249.
- JAUME, D. 1989-1990. Calanoides (Crustacea: Copepoda) de les aigües continentals Baleariques. *Bolletí de la Societat d'Història Natural de les Balears*, 33: 207-219.
- JAUME, D. 1991. The genus *Diaphanosoma*. Ctenopoda: Sididae in Spain. *Hydrobiologia*, 225: 23-35.
- JAUME, D. 1993. *Estudio ecológico de las comunidades de crustáceos planctónicos de los embalses españoles*. Tesis doctoral. Universitat de Barcelona. España.
- JENKINS, D. G. & M. O. UNDERWOOD. 1998. Zooplankton may not disperse readily in wind, rain, or waterfowl. *Hydrobiologia*, 388: 15-21.
- JENSEN, T. C., I. DIMANTE-DEIMANTOVICA, A. K. SCHARTAU & B. WALSING. 2013. Cladocerans respond to differences in trophic state in deeper nutrient poor lakes from Southern Norway. *Hydrobiologia*, 715(1): 101-112.
- JEPPESEN, E., M. SØNDERGAARD, E. KANSTRUP, B. PETERSEN, R. B. ERIKSEN, M. HAMMERSHØJ, E. MORTENSEN, J. P. JENSEN & A. HAVE. 1994. Does the impact of nutrients on the biological structure and function of brackish and freshwater lakes differ? *Hydrobiologia*, 275/276 (1): 15-30.
- JEPPESEN, E., M. SØNDERGAARD, B. KRONVANG, J. P. JENSEN, L. M. SVENDSEN & T. LAURIDSEN. 1999. Lake and catchment management in Denmark. *Hydrobiologia*, 395/396: 419-432.
- JEPPESEN, E., P. JENSEN, M. SØNDERGAARD, T. LAURIDSEN & F. LANDKILDEHUS. 2000. Trophic structure, species richness biodiversity in Danish lakes: changes along phosphorus gradient. *Freshwater Biology*, 45: 201-218.
- JEPPESEN, E., J. P. JENSEN, C. JENSEN, B. FAAFENG, D. O. HESSEN, M. SØNDERGAARD, T. LAURIDSEN, P. BRETTUM & C. CHRISTOFFERSEN. 2003. The impact of nutrient state and lake depth on top-down control in the pelagic zone of lakes: A Study of 466 Lakes from the temperate zone to the Arctic. *Ecosystems*, 6: 313-325
- JEPPESEN, E., M. SØNDERGAARD, A. R. PEDERSEN, K. JÜRGENS, A. STRZELCZAK, T. L. LAURIDSEN & L. S. JOHANSSON. 2007. Salinity induced regime shift in shallow brackish lagoons. *Ecosystems*, 10: 47-57.
- JEPPESEN, E., P. NOGES, T. A. DAVIDSON, J. HABERMAN, T. NOGES, TIINA, K. BLANK, T. L. LAURIDSEN, M. SØNDERGAARD, C. SAYER, R. LAUGASTE, L. S. JOHANSSON, R. BJERRING & S. L. AMSINCK. 2011. Zooplankton as indicators in lakes: a scientific-based plea for including zooplankton in the ecological quality assessment of lakes according to the European Water Framework Directive (WFD). *Hydrobiologia*, 676(1): 279-297.
- JIANG, X., Q. LI, H. LIANG, S. ZHAO, L. ZHANG, L. ZHANG, Y. ZHAO, L. CHEN, W. YANG, X. XIANG. 2013. Clonal variation in growth plasticity within a *Bosmina longirostris* population: The potential for resistance to toxic cyanobacteria. *Plos One*, 8(9): e73540.

Referencias bibliográficas

- JONES, H. R., T. J. LACK & C. S. JONES. 1979. Population dynamics and production of *Daphnia hyalina* var. *lacustris* in Farmoor I, a shallow eutrophic reservoir. *Journal of Plankton Research*, 1: 45-65.
- KABAT, P., M. CLAUSSEN, P. A. DIRMEYER, J. H. C. GASH, L. BRAVO DE GUENNI, M. MEYBECK, R. A. PIELKE SR., C. I. VÖRÖSMARTY, R. W. A. HUTJES & S. LÜTKEMEIER. 2004. *Vegetation, Water, Humans and the Climate: A New Perspective on an Interactive System*. Springer. Berlin. Germany.
- KALFF, J. 2002. *Limnology: Inland Water Ecosystems*. Prentice Hall. New Jersey. USA.
- KAPPES, H., C. MECHEINICH & U. SINSCH. 2000. Long-term dynamics of *Asplanchna priodonta* in Lake Windsborn with comments on the diet. *Hydrobiologia*, 432(1-3): 91-100.
- KARABIN, A. 1983. Ecological characteristics of lakes in North-Eastern Poland versus their trophic gradient. VII. Variations in the quantitative and qualitative structure of pelagic zooplankton (Rotatoria and Crustacea) in 42 lakes. *Ekologia Polska*, 31: 383-409.
- KARABIN, A. 1985a. Pelagic zooplankton (Rotatoria + Crustacea) variation in the process of lake eutrophication. I. Structural and quantitative features. *Ekologia Polska*, 33: 567-616.
- KARABIN, A. 1985b. Pelagic zooplankton (Rotatoria + Crustacea) variation in the process of lake eutrophication. II. Modifying effect of biotic agents. *Ekologia Polska*, 33: 617-644.
- KARABIN A. & J. EJSMONT-KARABIN. 1993. Zooplankton communities versus lake trophy in Suwałki Landscape Park (North-eastern Poland). *Ekologia Polska*, 41: 237-268.
- KAUSHIK, S. & D. N. SAKSENA. 1995. Trophic status and rotifer fauna of certain water bodies in Central India. *Journal of Environmental Biology*, 16: 283-291.
- KELLER, W. & M. CONLON. 1994. Crustacean zooplankton communities and lake morphometry in Precambrian Shield lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 51: 2424-2434.
- KERFOOT, W. C. 1978. Combat between predatory copepods and their prey: *Cyclops*, *Epischura*, and *Bosmina*. *Limnology and Oceanography*, 23: 1089-1102.
- KIEFER, F. 1958. Diptomiden (Crustacea Copepoda) aus dem Gebiet von Tassili n'Ajjer (Zentral-Sahara). *Travaux de l'Institut de Recherches Sahariennes*, 3: 111-126.
- KIEFER, F. 1978a. *Das Zooplankton der Binnengewässer. Freilebende Copepoda. Die Binnengewässer*. Schweizerbart'sche Verlagbuchhandlung. Stuttgart. Germany.
- KIEFER, F. 1978b. Zur Kenntnis der Copepodenfauna aegyptischer Binnengewässer. *Archiv für Hydrobiologie*, 84: 480-499.
- KLEPPEL, G. S. 1993. On the diets of calanoid copepods. *Marine Ecology Progress Series*, 99: 183-195.
- KOEHL, M. A. R. & J. R. STRICKLER. 1981. Copepod feeding currents: food capture at low Reynolds number. *Limnology Oceanography*, 26: 1062-1073.
- KOLISKO, A. 1938. Über die Nahrungsaufnahme von *Anapus testudo* (*Chromogaster testudo* Lauterb.). *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, 37: 296-305.
- KOMAROVSKY, B. 1959. The plankton of Lake Tiberias. *Bulletin Sea Fisheries Research Station, Haifa*, 25: 1-94.

- KOROVCHINSKY, N. M. 2006. The Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) as a relict group. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 147: 109-124.
- KOSTE, W. 1978. *Rotatoria. Die Rädertiere Mitteleuropas*. Begründet von Max Voigt. Borntraeger. Berlin. Germany.
- KROL, M. S., M. VRIES, P. R. OEL & J. C. ARAÚJO. 2011. Sustainability of small reservoirs and large scale water availability under current conditions and climate change. *Water Resources Management*, 25: 3017-3026.
- LAMPERT, W. 1981a. Inhibitory and toxic effects of blue-green algae on *Daphnia*. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, 66: 285-298.
- LAMPERT, W. 1981b. Toxicity of the blue-green *Microcystis aeruginosa*: Effective defence mechanism against grazing pressure by *Daphnia*. *Verhandlungen der internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, 21: 1436-1440.
- LAMPERT, W. 1982. Further studies on the inhibitory effect of the toxic blue-green *Microcystis aeruginosa* on the filtering rate of zooplankton. *Archiv für Hydrobiologie*, 95: 207-220.
- LAMPERT, W. 1987. Predictability in lake ecosystems: the role of biotic interactions in ecological studies. In: *Ecological Studies*. E. D. Schulze and H. Zwolfer (eds.): 333-346. Springer Publishers, Berlin. Germany.
- LAMPERT, W. 1988. The relative importance of food limitation and predation in the seasonal cycle of two *Daphnia* species. *Verhandlungen der internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, 23: 713-718.
- LAMPERT, W. 1989. The adaptive significance of diel vertical migration of zooplankton. *Functional Ecology*, 3: 21-27.
- LAMPERT, W. & K. O. ROTHHAUPT. 1991. Alternating dynamics of rotifers and *Daphnia magna* in a shallow lake. *Archiv für Hydrobiologie*, 120: 447-456.
- LAMPERT, W. & U. SOMMER. 1997. *Limnoecology. The ecology of lakes and streams*. Oxford University Press. New York. USA.
- LAMPERT, W., W. FLECKNER, H. RAI & B. E. TAYLOR. 1986. Phytoplankton control by grazing zooplankton: a study on the spring clear water phase. *Limnology and Oceanography*, 31: 478-490.
- LAPESA, S., T. W. SNELL, D. FIELDS & M. SERRA. 2004. Selective feeding of *Arctodiaptomus salinus* (Copepoda, Calanoida) on co-occurring sibling rotifer species. *Freshwater Biology*, 49: 1053-1061.
- LASPOUMADERES, C., B. MODENUTTI & E. BALSEIRO. 2010. Herbivory versus omnivory: linking homeostasis and elemental imbalance in copepod development. *Journal of Plankton Research*, 32(11): 1573-1582.
- LAWRENCE, S. G., D. F. MALLEY, W. J. FINDLAY, M. A. MACIVER & I. L. DELBAERE. 1987. Method for estimating dry weight of freshwater planktonic crustaceans from measures of length and shape. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 44: 264-274.
- LEIBOLD, M. A. 1999. Biodiversity and nutrient enrichment in pond plankton communities. *Evolutionary Ecology Research*, 1: 73-95.
- LIEBE, J., N. VAN DE GIESON & M. ANDREINI. 2005. Estimation of small reservoir storage capacities in a semi-arid environment: a case study in the Upper East Region of Ghana. *Physics and Chemistry of Earth*, 30: 448-454.

Referencias bibliográficas

- LIEBL, D. S. 2009. *Total suspended Solids: the Hows and Whys of controlling Runoff Pollution*. University of Wisconsin, Cooperative Extension. USA.
- LINDBERG, K. 1957. Cyclopidés (Crustacés Copépodes) de la Côte d'Ivoire. *Bulletin de l'Institut Français d'Afrique Noire*, 19(1): 134-179.
- LÓPEZ, P., J. DOLZ, M. ARBAT & J. ARMENGOL. 2012. Physical and chemical characterisation of superficial sediment of the Ribarroja Reservoir (River Ebro, NE Spain). *Limnetica*, 31(2): 327-340.
- LOUGHEED, V. L. & P. CHOW-FRASER. 2002. Development and use of a zooplankton index of wetland quality in the Laurentian Great Lakes Basin. *Ecological Applications*, 12(2): 474-486.
- LUECKE, C., M. J. VANNI, J. J. MAGNUSON, J. F. KITCHELL & P. T. JACOBSON. 1990. Seasonal regulation of *Daphnia* populations by planktivorous fish: Implications for the spring clear-water phase. *Limnology and Oceanography*, 35: 1718-1733.
- LUKASZEWSKI, Y., S. H. ARNOTT & T. M. FROST. 1999. Regional versus local processes in determining zooplankton community composition of Little Rock Lake, Wisconsin, USA. *Journal of Plankton Research*, 21: 991-1003.
- LUND, J. W. G., C. KIPLING & E. D. LE CREN. 1958. The inverted method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimation by counting. *Hydrobiologia*, 11: 143-170.
- MACARTHUR, R. H. & E. O. WILSON. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press. New Jersey. USA.
- MÄEMETS, A. 1980. *Izmenenija zooplanktona. Antropogennoe vozdeistvije na malye ozera* [Changes of zooplankton. Anthropogenic impact to small lakes]. Leningrad, 54-64 (in Russian).
- MÄEMETS, A. 1983. Rotifers as indicators of lake types in Estonia. *Hydrobiologia*, 104: 357-361.
- MAGURRAN, A. E. 1988. *Ecological Diversity and its Measurement*. Princeton University Press, Princeton. New Jersey. USA.
- MAIER, G. 1990. Coexistence of the predatory cyclopid *Acanthocyclops robustus* (Sars) and *Mesocyclops leuckarti* (Claus) in a small eutrophic lake. *Hydrobiologia*, 198: 185-203.
- MAIER, G. 1998. Differential success of cyclopoid copepods in the pelagic zone of eutrophic lakes. *Journal of Marine Systems*, 15: 135-138.
- MALLEY, D. F., S. G. LAWRENCE, M. A. MACIVER & W. J. FINDLAY. 1989. Range of variation in the estimates of dry weight for planktonic crustacea and rotifera from temperate North American lakes. *Canadian Data Report of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1666: 1-49.
- MAÑOSA, S., R. MATEO & R. GUITART. 2001. A review of the effects of agricultural and industrial contamination on the Ebro Delta biota and wildlife. *Environmental Monitoring and Assessment*, 71(2): 187-205.
- MARCÉ, R., M. COMERMA, J. C. GARCÍA, J. GOMÀ & J. ARMENGOL. 2005. The zooplankton community in a small, hypertrophic Mediterranean reservoir (Foix reservoir, NE Spain). *Limnetica*, 24: 275-294.
- MARGALEF, R. 1953. *Los crustáceos de las aguas continentales ibéricas*. *Biología de las aguas continentales*, X. Instituto Forestal de Investigaciones y Experiencias. Ministerio de Agricultura. Madrid. España.

- MARGALEF, R. 1958. Information theory in ecology. *International Journal of General Systems*, 3: 36-71.
- MARGALEF, R. 1965. *Los organismos indicadores en la limnología. Biología de las aguas continentales, XII*. Instituto Forestal de Investigaciones y Experiencias Ministerio de Agricultura. Madrid. España.
- MARGALEF, R. 1974. *Ecología*. Omega. Barcelona. España
- MARGALEF, R. 1975. Typology of reservoirs. *Verhandlungen der internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, 19: 1841-1848.
- MARGALEF, R. 1983. *Limnología*. Omega. Barcelona. España.
- MARGALEF, R., D. PLANAS, J. ARMENGOL, J. TOJA, A. GUISET & A. VIDAL. 1973. Plankton production and water quality in Spanish reservoirs. First report on a research project. In: *International Commission on Large Dams*. XI Congress. June 11-15, 1973. Madrid, Spain.
- MARGALEF, R., D. PLANAS, J. ARMENGOL, A. VIDAL, N. PRAT, A. GUISET, J. TOJA & M. ESTRADA. 1976. *Limnología de los embalses españoles*. Dirección General de Obras Hidráulicas. Ministerio de Obras Públicas. Madrid. España.
- MARINONE, M. C. & H. E. ZARAGASE. 1991. A field and laboratory study on factors affecting polymorphism in the rotifer *Keratella tropica*. *Oecologia*, 86: 372-377.
- MARK WELCH, D. B. & M. MESELSON. 2000. Evidence for the evolution of bdelloid rotifers without sexual reproduction or genetic exchange. *Science*, 288: 1211-1215.
- MATSUMURA-TUNDISI, T., A. RIETZLER & J. G. TUNDISI. 1989. Biomass (dry weight and carbon content) of plankton crustacea from Broa reservoir (São Carlos, S.P. - Brazil) and its fluctuation across one year. *Hydrobiologia*, 179 (3): 229-236.
- MATVEEVA, L. K. 1991. Planktonic rotifers as indicators of trophic state. *Bulletin of the Moscow Naturalist's Society, Biology Section*, 96(1): 54-62.
- MAY, L. & M. O'HARE. 2005. Changes in rotifer species composition and abundance along a trophic gradient in Loch Lomond, Scotland, UK. *Hydrobiologia*, 546: 397-404.
- MAYER, J., M. T. DOKULIL, M. SALBRECHTER, M. BERGER, T. POSCH, G. PFISTER, A. K. T. KIRSCHNER, B. VELIMIROV, A. STEITZ & T. ULBRICHT. 1997. Seasonal successions and trophic relations between phytoplankton, zooplankton, ciliate and bacteria in a hypertrophic shallow lake in Vienna, Austria. *Hydrobiologia*, 342/343: 165-174.
- MCQUEEN, D. J., J. R. POST & E. L. MILLS. 1986. Trophic relationships in freshwater pelagic ecosystems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 43: 1571-1581.
- MCQUEEN, D. J., M. R. S. JOHANNES, J. R. POST, T. J. STEWART & D. R. S. LEAN. 1989. Bottom-up and top-down impacts on freshwater pelagic community structure. *Ecological Monographs*, 59: 289-309.
- MEHNER, T. & R. THIEL. 1999. A review of predation impact by 0+ fish on zooplankton in fresh and brackish waters of the temperate Northern hemisphere. *Environmental Biology of Fishes*, 56: 169-181.
- MELÃO, M. G. G. & O. ROCHA. 2004. Life history, biomass and production of two planktonic cyclopoid copepods in a shallow subtropical reservoir. *Journal of Plankton Research*, 26(8): 909-923.
- MICHELS, E., K. COTTENIE, L. NEYS & L. DE MEESTER. 2001. Zooplankton on the move: first results on the quantification of dispersal in a set of interconnected ponds. *Hydrobiologia*, 442: 117-126.

Referencias bibliográficas

- MIECZAN, T. & M. TARKOWSKA-KUKURYK. 2008. Influence of water chemistry on the structure of planktonic ciliate communities across a freshwater ecotone in the eutrophic dam reservoir (Eastern Poland). *Archives of Environmental Protection*, 34(4): 63-70.
- MIEIRO, C. L., J. A. CABRAL & J. C. MARQUES. 2001. Predation pressure of introduced mosquitofish (*Gambusia holbrooki* Girard), on the native zooplankton community. A case-study from representative habitats in the lower Mondego river Valley (Portugal). *Limnetica*, 20: 279-292.
- MIKSCHI, E. 1989. Rotifer distribution in relation to temperature and oxygen content. *Hydrobiologia*, 186/187: 209-214.
- MILLER, R. G. 1981. *Simultaneous Statistical Inference*. 2nd ed. Springer-Verlag. New York. USA.
- MILLS, E. L. & J. L. FORNEY. 1983. Impact on *Daphnia pulex* of predation by young yellow perch in Oneida Lake, New York. *Transactions of the American Fisheries Society*, 112: 154-161.
- MIRACLE, M. R. 1976. Distribución en el espacio y en el tiempo de las especies del zooplancton del lago Banyoles. *Icona Monografias. Ministerio de Agricultura*, 5: 1-270.
- MIRACLE, M. R. 1982. Biogeography of the freshwater zooplankton communities of Spain. *Journal of Biogeography*, 9: 445-467.
- MIRACLE, M. R. & X. ARMENGOL. 1995. Populations dynamics of oxiclinal species in lake Arcas-2. *Hydrobiologia*, 313/314: 291-301.
- MIRACLE, M. R., V. ALEKSEEV, V. MONCHENKO, V. SENTANDREU & E. VICENTE. 2013. Molecular-genetic-based contribution to the taxonomy of the *Acanthocyclops robustus* group. *Journal of Natural History*, 47(5-12): 863-888.
- MITTELBACH, G. G., C. F. STEINER, S. M. SCHEINER, K. L. GROSS, H. L. REYNOLDS, R. B. WAIDE, M. R. WILLIG, S. I. DODSON & L. GOUGH. 2001. What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology*, 82: 2381-2396.
- MLECZKO, A. 1965. The surface distribution of zooplankton in the Goczałkowice Reservoir in the years 1957-1959. *Acta Hydrobiologica Krakow*, 7: 341-361.
- MOLINA-NAVARRO, E., S. MARTÍNEZ-PÉREZ, A. SASTRE-MERLÍN & D. MARTÍN DEL POZO. 2012. The limnological characteristics and zooplankton community of a newly created site: The Pareja limno-reservoir. *Limnetica*, 31(1): 95-106.
- MONTEOLIVA, A. P. & C. MUÑOZ. 2000. La gestión limnológica y el mantenimiento de la integridad ecológica en los embalses. *La Gestión del Agua*, 51: 60-69.
- MORALES, R. 1987. Distribución de los rotíferos de la zona litoral de las lagunas de alta montaña de Sierra Nevada, España. *Limnetica*, 3: 73-80.
- MORALES-BAQUERO, R., P. CARRILLO & L. CRUZ-PIZARRO. 1989. Patterns in the composition of the rotifer communities from high mountain lakes and ponds in Sierra Nevada (Spain). *Hydrobiologia*, 186/187: 215-221.
- MORALES-BAQUERO, R., P. CARRILLO & 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.

- MORALES-BAQUERO, R. & J. M. CONDE-PORCUNA. 2000. Effect of the catchment areas on the abundance of zooplankton in high mountain lakes of Sierra Nevada (Spain). *Verhandlungen der internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, 27: 1-5.
- MORENO., C. 2001. *Métodos para medir la biodiversidad*. M&T Manuales y Tesis. Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA). Zaragoza. España.
- MORENO, J. M. 2005. *Evaluación preliminar de los impactos en España por efectos del cambio climático*. Proyecto ECCE-Ministerio de Medio Ambiente. España.
- MORGUÍ, J. A., J. ARMENGOL & J. L. RIERA. 1990. Evaluación limnológica del estado de los embalses españoles: composición iónica y nutrientes. *Comunicaciones de las Terceras Jornadas de Presas*. Comité Nacional Español de Grandes Presas. Junio, 1990. Barcelona, España: 652-668.
- MOSS, B. 1994. Brackish and freshwater shallow lakes - different systems or variations on the same theme? *Hydrobiologia*, 275/276: 1-14.
- MOSS, B. 1998. *Ecology of fresh waters*. 3rd ed. Blackwell Science. Oxford. UK.
- MOSS, B. 2007. Shallow lakes, the water framework directive and life. What should it all be about? *Hydrobiologia*, 584: 381-394.
- MOSS, B. 2010. *Ecology of freshwaters: A View for the Twenty-First Century*. 4th ed. Wiley-Blackwell. Oxford. UK.
- MOSS, B., D. STEPHEN, D. M. BALAYLA, E. BÉCARES, S. E. COLLINGS, C. FERNÁNDEZ-ALÁEZ, M. FERNÁNDEZ-ALÁEZ, C. FERRIOL, P. GARCÍA, J. GOMÁ, M. GYLLSTRÖM, L. A. HANSSON, J. HIETALA, T. KAIRESALO, M. R. MIRACLE, S. ROMO, J. RUEDA, V. RUSSELL, A. STÅHL-DELBANCO, M. SVENSSON, K. VAKKILAINEN, M. VALENTÍN, W. J. VAN DE BUND, E. VAN DONK, E. VICENTE & M. J. VILLENA. 2004. Continental-scale patterns of nutrient and fish effects on shallow lakes: synthesis of a pan-European mesocosm experiment. *Freshwater Biology*, 49: 1633-1649.
- MOYÁ, G. & G. RAMÓN. 1987. Disco de Secchi y clorofila "a" en dos embalses de aguas mineralizadas. *Limnetica*, 3: 165-170.
- MUSTAPHA, A., A. Z. ARIS, M. F. RAMLI & H. JUAHIR. 2012. Spatial-temporal variation of surface water quality in the downstream region of the Jakara River, north-western Nigeria: A statistical approach. *Journal of environmental science and health. Part A, Toxic/hazardous substances & environmental engineering*, 47(11): 1551-60.
- NASELLI-FLORES, L. 2003. Man-made lakes in Mediterranean semi-arid climate: The strange case of Dr Deep Lake and Mr Shallow Lake. *Hydrobiologia*, 506/509: 13-21.
- NASELLI-FLORES, L. & R. BARONE. 1994. Relationship between trophic state and plankton community structure in 21 Sicilian dam reservoirs. *Hydrobiologia*, 275/276: 197-205.
- NASELLI-FLORES, L., R. BARONE & M. ZUNINO, 1998. Distribution patterns of freshwater zooplankton in Sicily (Italy). *Verhandlungen der internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, 26: 1973-1980.
- NAUMANN, E. 1923. Spezielle Untersuchungen iiber die Ernährungsbiologie des tierischen Limnoplanktons. II. Über die Nahrungserwerb und die natürliche Nahrung der Copepoden und der Rotiferen des Limnoplanktons. *Lunds Universitets Årsskrift*, 19: 1-17.
- NAUWERCK, A. 1963. Die Beziehungen zwischen Zooplankton und Phytoplankton im See Erken. *Symbolae Botanicae Upsalienses*, 17(5): 1-163.

Referencias bibliográficas

- NAVARRO, E., E. GARCÍA-BERTHOU & J. ARMENGOL. 2010a. La calidad ecológica de los embalses. *Investigación y Ciencia*, 401: 80-87.
- NAVARRO, A., R. TAULER, S. LACORTE & D. BARCELÓ. 2010b. Occurrence and transport of pesticides and alkylphenols in water samples along the Ebro River Basin. *Journal of Hydrology*, 383(1-2): 18–29.
- NICOLLE, A., L. A. HANSSON, J. BRODERSEN, P. ANDERS-NILSSON & C. BRÖNMARK. 2011. Interactions between predation and resources shape zooplankton population dynamics. *Plos One*, 6 (1): e16534.
- NIZAN, S., C. DIMENTMAN & M. SHILO. 1986. Acute toxic effects of the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* on *Daphnia magna*. *Limnology and Oceanography*, 31: 497-502.
- NOGRADY, T., R. I. WALLACE & T. W. SNELL. 1993. *Rotifera Vol. 1. Biology, Ecology and Systematics*. SBP Academic Puiblisher bv. The Hague. Netherlands.
- NOGRADY, T. & H. SEGERS. 2002. Vol. 18: Rotifera 6: Asplanchnidae, Gastropodidae, Lindiidae, Microcodidae, Synchaetidae, Trochosphaeridae and Filinia. In: *Guides for the Identification of the microinvertebrates of continental waters of the world*. H. Dumont (ed.). SBP Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands.
- OECD (Organisation for Economic Co-operation and Development). 1982. *The List of Social Indicators*. Head of Publication Service OCDE. Paris. France.
- OHMAN, M. D., J. A. RUNGE, E. G. DURBIN, D. B. FIELD & B. NIEHOFF. 2002. On birth and death in the sea. *Hydrobiologia*, 480: 55-68.
- OLTRA, R. 1993. *Estudio del zooplancton de dos lagunas litorales mediterraneas: El Estany de Cullera y la Albufera de Valencia*. Tesis Doctoral. Universidad de Valencia, España.
- OLTRA, R. & X. ARMENGOL-DÍAZ. 1999. Limnología de los humedales valencianos susceptibles de albergar Samaruc y Fartet: (II) Zooplancton. In: *Peces ciprinodóntidos ibéricos Fartet y Samaruc*. M. Planelles-Gomis (ed.): 79-97. Consellería de Medio Ambiente, Generalitat Valenciana, Valencia, España.
- OLTRA, R. & M. R. MIRACLE. 1992. Seasonal succession of zooplankton populations in the hypertrophic lagoon Albufera of Valencia (Spain). *Archiv für Hydrobiologie*, 124: 187-204.
- OLTRA, R. & M. R. MIRACLE. 2000. Variación espacio-temporal de las poblaciones de rotíferos de la laguna meromítica Estany de Cullera (Valencia). *Limnetica*, 19: 39-52.
- OLTRA, R., M. T. ALFONSO, M. SAHUQUILLO & M. R. MIRACLE. 2001. Increase of rotifer diversity after sewage diversion in the hypertrophic lagoon, Albufera of Valencia, Spain. *Hydrobiologia*, 446/447: 213–220.
- ORDÓÑEZ, J., J. ARMENGOL, E. MORENO-OSTOS, L. CAPUTO, J. C. GARCÍA & R. MARCÉ. 2010. On non-Eltonian methods of hunting Cladocera, or impacts of the introduction of planktivorous fish on zooplankton composition and clear-water phase occurrence in a Mediterranean reservoir. *Hydrobiologia*, 653(1): 119-129.
- ORLOVA-BIENKOWSKAJA, M. Y. 2001. Cladocera: Anomopoda. Daphniidae: Genus *Simocephalus*. In: *Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental water of the World, Vol. 17*. H. J. Dumont, (ed.), Backhuys, The Hague, Netherlands.

- ORTEGA-MAYAGOITIA, E., X. ARMENGOL & C. ROJO. 2000. Structure and dynamics of zooplankton in a semi-arid wetland, the National Park Las Tablas de Daimiel (Spain). *Wetlands*, 20: 629-638.
- ORTELLS, R., C. OLMO & X. ARMENGOL. 2012. Colonization in action: genetic characteristics of *Daphnia magna* Strauss (Crustacea, Anomopoda) in two recently restored ponds. *Hydrobiologia*, 689: 37-49.
- OSTOJIĆ, A. 2000. Effect of eutrophication on changes in the composition of zooplankton in the Grošnica Reservoir (Serbia, Yugoslavia). *Hydrobiologia*, 436: 171-178.
- O'SULLIVAN, P. E. & C. S. REYNOLDS. 2004. *The Lakes Handbook: Limnology and limnetic Ecology*. Blackwell. Oxford. UK.
- OUYANG, Y., P. NKEDI-KIZZA, Q. T. WU, D. SHINDE & C. H. HUANG. 2006. Assessment of seasonal variations in surface water quality. *Water Research*, 40: 3800-3810.
- PACE, M. L. 1986. An empirical analysis of zooplankton community size structure across lake trophic gradients. *Limnology and Oceanography*, 31: 45-55.
- PACE, M. L., S. E. G. FINDLAY & D. LINTS. 1992. Zooplankton in advective environments: The Hudson River community and a comparative analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49: 1060-1069.
- PALMER, M. A., S. L. BELL & I. BUTTERFIELD. 1992. A botanical classification of standing waters in Britain: applications for conservation and monitoring. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 2: 125-143.
- PANT, B. R. 2011. Ground water quality in the Kathmandu valley of Nepal. *Environmental Monitoring and Assessment*, 178: 477-485.
- PARK, G. S. & H. G. MARSHALL. 2000. Estuarine relationships between zooplankton community structure and trophic gradients. *Journal of Plankton Research*, 22(1): 121-135.
- PATALAS, K. 1956. Seasonal changes in a community of pelagic Crustacea in the Zamkowe Lake on the background of therm-oxygen conditions. *Polskie Archiwum Hydrobiologii*, 3: 259-276.
- PATALAS, K. 1972. Crustacean plankton and the eutrophication of St. Lawrence Great Lakes. *Journal of Fisheries Research Board of Canada*, 29: 1451-1462.
- PAULI, H. R. 1990. Seasonal succession of rotifers in large lakes. In: *Large lakes; ecological structure and function*. M. M. Tilzer & C. Serruya (eds.): 459-474. Springer Verlag, Berlin.
- PEACOCK, A. 1981. *Responses of two coexisting Cyclopoid copepods to experimental manipulation of food and predators*. Tesis doctoral. University of British Columbia. Canada.
- PEACOCK, A. & W. J. P. SMYLY. 1983. Experimental studies on the factors limiting *Tropocyclops prasinus* (Fischer) 1860 in an oligotrophic lake. *Canadian Journal of Zoology*, 61(1): 250-265.
- PEDERSON, G. L., E. B. WELCH & A. H. LITT. 1976. Plankton secondary productivity and biomass: their relation to lake trophic state. *Hydrobiologia*, 50 (2): 129-144.
- PEJLER, B. 1956. Introgression in planktonic rotatoria with some points of view on its causes and conceivable results. *Evolution*, 10: 246-261.
- PEJLER, B. 1957. Taxonomical and ecological studies on planktonic Rotatoria from Northern Swedish Lappland. *Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar*, 4: 1-68.

Referencias bibliográficas

- PEJLER, B. 1965. Regional-ecological studies of Swedish freshwater zooplankton. *Zoologiska bidrag från Uppsala*, 36: 407-515.
- PEJLER, B. 1981. On the use of zooplankters as environmental indicators. In: *Some Approaches to saprobiological Problems*. M. Sudzuki (ed.): 9-12. Sansendo Co. Ltd., Tokyo.
- PEJLER, B. 1983. Zooplanktic indicators of trophy and their food. *Hydrobiologia*, 101: 111-114.
- PEJLER, B. & B. BERZINŠ. 1993. On choice of substrate and habitat in bdelloid rotifers. *Hydrobiologia*, 255/256: 333-338.
- PENALOZA, R., M. ROJAS, I. VILA & F. ZAMBRANO. 1990. Toxicity of a soluble peptide from *Microcystis* sp. to zooplankton and fish. *Freshwater Biology*, 24 (2): 233-240.
- PENNAK, R. W. 1978. *Freshwater Invertebrates of the United States: 2nd edition*. John Wiley & Sons, Inc. Canada.
- PEÑA, R. & R. SERRANO. 1994. Seguimiento del estado trófico de los embalses del alto Tajo por teledetección. *Limnetica*, 10(1): 69-81.
- PESCE, G. L. & D. MAGGI. 1981. Cyclopidés et calanoïdes des phréatiques de la Grèce meridionale et insulaire (Crustacea: Copepoda). *Ecologia Mediterranea*, 7: 163-182.
- PETKOVSKI, T. K. 1983. *Calanoïda (Crustacea - Copepoda)*. Fauna na Makedonija. V. Prirodonaučen Muzej na Makedonija. Skopje. Republic of Macedonia.
- PIELOU, E. C. 1975. *Ecological diversity*. John Wiley and Sons. New York. USA.
- PINEL-ALLOUL, B., T. NIYONSENGA & P. LEGENDRE. 1995. Spatial variation and environmental components of freshwater zooplankton structure. *Ecoscience*, 2: 1-19.
- PINTO-COELHO, R. M., J. F. BEZERRA-NETO & C. A. MORAIS JR. 2005a. Effects of eutrophication on size and biomass of crustacean zooplankton in a tropical reservoir. *Brazilian Journal of Biology*, 65: 325-33.
- PINTO-COELHO, R. M., B. PINEL-ALLOUL, G. METHOT & K. E. HAVENS. 2005b. Crustacean zooplankton in lakes and reservoirs of temperate and tropical regions: variation with trophic status. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62: 348-361.
- PODANI, J. 2000. *Introduction to the Exploration of multivariate biological data*. Backhuys Publishers. Leiden. Netherlands.
- POFF, N. L., J. D. OLDEN, D. M. MERRITT & D. M. PEPIN. 2007. Homogenization of regional river dynamics by dams and global biodiversity implications. *Proceedings of the National Academy of Science, USA*, 104(14): 5732-5737.
- POPP, A., K. D. HOAGLAND & G. L. HERGENRADER. 1996. Zooplankton community response to reservoir aging. *Hydrobiologia*, 339: 13-21.
- PORTER, K. G. 1972. A method for the *in situ* study of zooplankton grazing effects on algal species composition and standing crop. *Limnology and Oceanography*, 17: 913-917.
- PORTER, K. G. 1977. The plant-animal interface in freshwater ecosystems. *American scientist*, 65: 159-170.
- PORTER, K. G. & R. MCDONOUGH. 1984. The energetic cost of response to blue-green algae filaments by cladocerans. *Limnology and Oceanography*, 29: 365-369.
- PORTER, K. G. & J. D. ORCUTT. 1980. Nutritional adequacy, manageability, and toxicity as factors that determine the food quality of green and blue-green algae for *Daphnia*. *American Society of Limnology and Oceanography Special Symposium*, 3: 268-281.

- POURRIOT, R. 1977. Food and feeding habits of Rotifera. *Archiv Fur Hydrobiologie Beiheft Ergebnisse der Limnologie*, 8: 243-260.
- PRADHAN, P., T. ANCEV, R. DRYNAN & M. HARRIS. 2011. Management of water reservoirs (Embungs) in West Timor, Indonesia. *Water Resources Management*, 25(1): 339-356.
- PREMAZZI, G. & G. CHIAUDANI. 1992. *Ecological quality of surface waters: Quality assessment schemes for European Community lakes*. ECSC-EEC-EAEC. Brussels. Belgium.
- PRETUS, J. L. 1991. *Estudio taxonómico, biogeográfico y ecológico de los crustáceos epígeos e hipógeos de las Baleares (Branchiopoda, Copepoda, Mystacocarida y Malacostraca)*. Tesis Doctoral. Universitat de Barcelona, España.
- PROCTOR, V. W. 1964. Viability of crustacean eggs recovered from ducks. *Ecology*, 45: 656-658.
- PROCTOR, V. W. & C. R. MALONE. 1965. Further evidence of the passive dispersal of small aquatic organisms via the intestinal tracts of birds. *Ecology*, 46: 728-729.
- PROCTOR, V. W., C. R. MALONE & V. L. DEVLAMING. 1967. Dispersal of aquatic organisms: viability of disseminules recovered from the intestinal tract of captive killdeer. *Ecology*, 48: 672-676.
- QUINTANA, X., F. A. COMÍN & R. MORENO-AMICH. 1998. Nutrient and plankton dynamics in a Mediterranean salt marsh dominated by incidents of flooding. Part 2: Response of the zooplankton community to disturbances. *Journal of Plankton Research*, 20: 2109-2127.
- QUINTANA, X., F. A. COMÍN & R. MORENO-AMICH. 2002. Biomass-size spectra in aquatic communities in shallow fluctuating Mediterranean salt marshes (Empordà wetlands, NE Spain). *Journal of Plankton Research*, 24: 1149-1161.
- QUINTANA, X. D., D. BOIX, A. BADOSA, S. BRUCET, J. COMPTE, S. GASCÓN, R. LÓPEZ-FLORES, J. SALA & R. MORENO-AMISCH. 2006. Community structure in mediterranean shallow lentic ecosystems: size-based vs. taxon-based approaches. *Limnetica*, 25 (1-2): 303-320.
- RADWAN, S. 1973. Wrotki pelagiczne jezior Pojezierza Łęczyńsko-Włodawskiego. Studium faunistyczno-ekologiczne [Pelagic rotifers of the Łęczyńsko-Włodawskie Lakeland. Faunistic and ecological studies]. *Akademia Rolnicza Lublin, Rozprawy Naukowe*, 8: 1-57.
- RADWAN, S. & B. POPIOLEK. 1989. Percentage of rotifers in spring zooplankton in lakes of different trophy. *Hydrobiologia*, 186/187: 235-238.
- RAMOS-RODRÍGUEZ, E. & J. M. CONDE-PORCUNA. 2003. Variación espacio-temporal de la fecundidad de *Keratella cochlearis* (Rotifera) en un embalse meso-eutrófico: Importancia relativa del alimento y de la depredación por copépodos. *Limnetica*, 22(3-4): 9-18.
- RAYNER, N. A. 1999. Copepoda: Calanoida: Diaptomidae: Paradiaptominae. In: *Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world 15*. Backhuys Publishers, Leiden, Netherlands.
- RAYNER, N. A. 2000. Distribution and biogeography of the Paradiaptominae (Copepoda: Calanoida: Diaptomidae). *African Journal of Aquatic Science*, 25: 93-97.
- RICCI, C. 1984. Culturing of some bdelloid rotifers. *Hydrobiologia*, 112: 45-51.
- RICCI, C. 1987. Ecology of bdelloids: how to be successful. *Hydrobiologia*, 147: 117-127.

Referencias bibliográficas

- RICCI, C. 1992. Rotifers: parthenogenesis and heterogony. In: *Sex origin and evolution*. Dallai R. (Ed.): 329-341. Selected Symposia and Monographs U.Z.I. 6, Mucchi. Italy.
- RICCI, C. 1998. Anhydrobiotic capabilities of bdelloid rotifers. *Hydrobiologia*, 387/388: 321-326.
- RICCI, C. 2001. Dormancy patterns in rotifers. *Hydrobiologia*, 446/447: 1-11.
- RICCI, C., G. MELONE & E. J. WALSH. 2001. A carnivorous bdelloid rotifer, *Abrochtha carnivora* n.sp. *Invertebrate Biology*, 120: 136-141.
- RICCI, C., M. CAPRIOLI & D. FONTANETO. 2007. Stress and fitness in parthenogens: is dormancy a key feature for bdelloid rotifers? *BMC Evolutionary Biology*, 7(2): S9.
- RICHMAN, S. E. & S. I. DODSON. 1983. The effect of food quality on feeding and respiration by *Daphnia* and *Diaptomus*. *Limnology and Oceanography*, 28: 948-956.
- RIERA, T. & M. ESTRADA. 1985. Dimensions and allometry in *Tropocyclops prasinus*. Empirical relationships with environmental temperature. *Verhandlungen der internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, 22: 3159-3163.
- RIERA, J. L., D. JAUME, J. DE MANUEL, J. A. MORGUÍ & J. ARMENGOL. 1992. Patterns of variation in the limnology of Spanish reservoirs: A regional Study. *Limnetica*, 8: 111-123.
- RITCHIE, M. E. & H. OLFF. 1999. Spatial scaling laws yield a synthetic theory of biodiversity. *Nature*, 400: 557-560.
- ROCHA, O., S. SENDACZ & T. MATSUMURA-TUNDISI. 1995. Composition, biomass and productivity of zooplankton in natural lakes and reservoirs of Brazil, In: *Limnology in Brazil*. J. G. Tundisi, C. E. M. Bicudo & T. Matsumura-Tundisi (Eds.): 151-165. Brazilian Academy of Sciences, Brazilian Limnological Society, Rio de Janeiro, Brasil.
- RODRÍGUEZ, J. M. & J. LUCENA. 1984. Estudio ecológico del embalse de los Bermejales (Granada): Variación estacional de algunos parámetros físico-químicos y biológicos. *Limnetica*, 1: 273-278.
- RODRIGO, M. A. & W. COLOM. 1999. Limnología de los humedales valencianos susceptibles de albergar samaruc y fartet: (I) Físico-química. In: *Peces ciprinodóntidos ibéricos Fartet y Samaruc*. M. Planelles-Gomis (ed.): 59-77. Conselleria de Medio Ambiente, Generalitat Valenciana, Valencia, España.
- RODRIGO, M. A., M. R. MIRACLE & E. VICENTE. 2001. The meromictic Lake La Cruz (Central Spain). Patterns of stratification. *Aquatic Sciences*, 63: 406-416.
- RODRIGO, M. A., C. ROJO & X. ARMENGOL. 2003. Plankton biodiversity in a landscape of shallow water bodies (Mediterranean coast, Spain). *Hydrobiologia*, 506/509: 317-326.
- ROGNERUD, S. & G. KJELLBERG. 1984. Relationships between phytoplankton and zooplankton biomass in large lakes. *Verhandlungen der internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, 22: 666-671.
- ROJO, C. & M. ÁLVAREZ-COBELAS. 1993. Hypertrophic phytoplankton and the Intermediate Disturbance Hypothesis. *Hydrobiologia*, 249(1-3): 43-57.
- ROJO, C., M. A. RODRIGO, G. SALAZAR & M. ÁLVAREZ-COBELAS. 2008. Nitrate uptake rates in freshwater plankton: the effect of food web structure. *Marine and Freshwater Research*, 59: 717-725.

- ROJO C., M. ÁLVAREZ-COBELAS, J. BENAVENT-CORAI, M. M. BARÓN-RODRÍGUEZ & M. A. RODRIGO. 2012. Trade-offs in plankton species richness arising from drought: insights from long-term data of a National Park wetland (central Spain). *Biodiversity and Conservation*, 21: 2453-2476.
- ROSEN, R. A. 1981. Length-dry weight relationships of some fresh-water zooplankton. *Journal of Freshwater Ecology*, 1: 225-229.
- ROSENBERG, D. M., P. MCCULLY & C. M. PRINGLE. 2000. Global-scale environmental effects of hydrological alterations: Introduction. *BioScience*, 50 (9): 746-751.
- ROSENZWEIG, M. L. 1992. Species diversity gradients: we know more and less than we thought. *Journal of Mammalogy*, 73: 715-730.
- ROSENZWEIG, M. L. 1995. *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press. Cambridge. UK.
- ROTT, E. 1981. Some results from phytoplankton counting intercalibrations. *Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie*, 43: 34-62.
- ROTHHAUPT, K. O. 1990. Resource competition of herbivorous zooplankton: a review of approaches and perspectives *Archiv für Hydrobiologie*, 118: 1-29.
- RUBÃO, J., C. CHEN, J. W. BUDD, D. J. SCHWAD, D. BELETSKY, G. L. FAHNENSTIEL, T. H. JOHNGEN, H. VANDERPLOEG, B. EADIE, J. COTNER, W. GARDNER & M. BUNDY. 2002. Influences of suspend sediments on the ecosystem in Lake Michigan: a 3-D coupled bio-physical modeling experiment. *Ecological Modelling*, 152: 169-190.
- RUTTNER-KOLISKO, A. 1974. Planktonic Rotifers: biology and taxonomy. *Die Binnengewässer (Suplement)*, 26: 1-146.
- RUTTNER-KOLISKO, A. 1977. Suggestions for biomass calculation of planktonic rotifers. *Archiv für Hydrobiologie–Beiheft Ergebnisse der Limnologie*, 8: 71-6.
- RUTTNER-KOLISKO, R. 1989. Problems in taxonomy of rotifers, exemplified by the *Filinia longiseta-terminalis* complex. *Hydrobiologia*, 186/187: 291-298.
- RYLOV, W. M. 1935. *Das Zooplankton der Binnengewässer*. Stuttgart. Germany.
- SAKSENA, N. 1987. Rotifers as indicators of water quality. *Acta hydrochimica et hydrobiologica*, 15: 481-485.
- SALT, G. W. 1977. An analysis of the diets of five sympatric species of *Asplanchna*. *Archiv für Hydrobiologie–Beiheft Ergebnisse der Limnologie*, 8: 123-125.
- SAMPAIO, E. V., O. ROCHA, T. MATSUMURA-TUNDISI & J. G. TUNDISI. 2002. Composition and abundance of zooplankton in the limnetic zone of seven reservoirs of the Paranapanema River. *Brazilian Journal of Biology*, 62: 525-45.
- SANDERCOCK, G. A. & G. G. E. SCUDDER. 1994. *An introduction and key to the freshwater Calanoid Copepods (Crustacea) of British Columbia*. Department of Zoology. University of British Columbia. Vancouver. Canada.
- SARVALA, J., H. HELMINEN, V. SAARIKARI, S. SALONEN & K. VUORIO. 1998. Relations between planktivorous fish abundance, zooplankton and phytoplankton in three lakes of differing productivity. *Hydrobiologia*, 363: 81-95.
- SAUNDERS, J. F. & W. M. LEWIS. 1989. Zooplankton abundance in the lower Orinoco River, Venezuela. *Limnology and Oceanography*, 34: 397-409.
- SCHALLENBERG, M., C. J. HALL & C. W. BURNS. 2003. Consequences of climate-induced salinity increases on zooplankton abundance and diversity in coastal lakes. *Marine Ecology Progress Series*, 251: 181-189.

Referencias bibliográficas

- SCHARF, E. M., P. V. SPITTLER & J. A. OERTZEN. 1979: Zum Einfluss von *Microcystis aeruginosa* (Cyanophyta) auf das Populationswachstum von *Chydorus sphaericus* (Cladocera). *Wissenschaftliche Zeitschrift der Universität Rostock*, 28: 531-534.
- SCHEFFER, M., S. RINALDI, Y. A. KUZNETSOV & E. H. VAN NES. 1997. Seasonal dynamics of *Daphnia* and algae explained as a periodically forced predator-prey system. *Oikos*, 80: 519-532.
- SCHINDLER, D. W. 1968. Feeding, assimilation, and respiration rates of *Daphnia magna* under various environmental conditions and their relation to production studies. *Journal of Animal Ecology*, 37: 369-385.
- SCHINDLER, J. E. 1971. Food quality and zooplankton nutrition. *Journal of Animal Ecology*, 40: 589-595.
- SCHINDLER, D. W. 1997. Evolution of phosphorus limitation in lakes. *Science*, 195: 260-262.
- SCHINDLER, D. W., E. J. FEE & T. RUSZCZYNSKI. 1978. Phosphorus input and its consequences for phytoplankton standing crop and production in the Experimental Lakes Area and in similar lakes. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 35: 190-196.
- SEGERS, H. 1995. Rotifera 2. The Lecanidae (Monogononta). In: *Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World* 6. H. J. Dumont & T. Nogrady (eds.). SPB Academic Publishing BV, The Hague, Netherlands.
- SEGERS, H. 2002. The nomenclature of the Rotifera: annotated checklist of valid family -and genus- group names. *Journal of Natural History*, 36: 631-640.
- SEGERS, H. 2007. Annotated checklist of the rotifers (Phylum Rotifera), with notes on nomenclature, taxonomy and distribution. *Zootaxa*, 1564: 1-104.
- SEGERS, H. 2008. Global diversity of rotifers (Rotifera) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595: 49-59.
- SENDACZ, S., S. CALEFFI & J. SANTOS-SOARES. 2006. Zooplankton biomass of reservoirs in different trophic conditions in the State of São Paulo, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 66: 337-350.
- SERRANO, M. L., A. CAMACHO, E. VICENTE & R. PEÑA. 1997. Estudio por teledetección de la evolución del estado trófico de tres embalses del ámbito de la Confederación Hidrográfica del Júcar en el periodo estival de los años 1994 y 1995. *Limnetica*, 13(1): 5-14.
- SHANNON, C. E. & W. WEAVER. 1949. *The mathematical theory of communication*. University of Illinois Press. Urbana. USA.
- SHAPIRO, J., V. LAMARRA & M. LYNCH. 1975. Biomanipulation: an ecosystem approach to lake restoration. In: *Proceedings of a Symposium on Water Quality Management through Biological Control*. P. L. Brezonik & J. L. Fox (eds.): 85-96. University of Florida, Gainesville, USA.
- SHURIN, J. B., J. E. HAVEL, M. A. LEIBOLD & B. PINEL-ALLOUL. 2000. Local and regional zooplankton species richness: a scale-independent test for saturation. *Ecology*, 81: 3062-3073.
- SIEGFRIED, C. A., J. A. BLOMFIELD & J. W. SUTHERLAND. 1989. Planktonic rotifer community structure in Adirondack, New York, U.S.A. lakes in relation to acidity, trophic status and related water quality characteristics. *Hydrobiologia*, 175: 33-48.

- ŠIMEK, K., J. ARMENGOL, M. COMERMA, J. C. GARCÍA, T. H. CHRZANOWSKI, P. KOJECKÁ, M. MACEK, J. NEDOMA & V. STRAŠKRABOVÁ. 1999. Impacts of protistan grazing on bacterial dynamics and composition in reservoirs of different trophic. In: *Theoretical Reservoir Ecology and its Applications Location*. J. G. Tundisi & M. Straskraba (eds.): 267-282. International Institute of Ecology, São Carlos, Brazil.
- SIMPSON. E. H. 1949. Measurement of diversity. *Nature*, 163: 688.
- SMITH, V. H. & J. SHAPIRO. 1981. Chlorophyll-phosphorus relations in individual lakes: their importance to lake restoration strategies. *Environmental Science and Technology*, 15: 444-451.
- SMITH, V. H., G. D. TILMAN & J. C. NEKOLA. 1999. Eutrophication: impacts of excess nutrient inputs on freshwater, marine, and terrestrial ecosystems. *Environmental Pollution*, 100: 179-196.
- SMYLY, W. J. P. 1957. Distribution and seasonal abundance of Entomostraca in moorland ponds near Windermere. *Hydrobiologia*, 11(1): 59-72.
- SOKAL, R. R. & F. J. ROHLF. 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. W.H. Freeman and Company. New York. USA.
- SOKAL, R. R. & G. ROHLF. 1973. *Introduction to biostatistics*. Freeman & Co. New York. USA.
- SOMMER, U., Z. M. GLIWICZ, W. LAMPERT & A. DUNCAN. 1986. The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in freshwaters. *Archiv für Hydrobiologie*, 106: 433-471.
- SØNDERGAARD, M. 1988. Seasonal variations in the loosely sorbed phosphorus fraction of the sediment of a shallow and hypereutrophic lake. *Environmental Geology and Water Sciences*, 11(1): 115-121.
- SOROKIN, Y. I. 1968. The use of ¹⁴C in the study of nutrition of aquatic animals. *Mitteilung Internationale Vereinigung fuer Theoretische und Angewandte Limnologie*, 16: 1-41.
- SOTO, D. X., R. ROIG, E. GACIA & J. CATALÁN. 2011. Differential accumulation of mercury and other trace metals in the food web components of a reservoir impacted by a chlor-alkali plant (Flix, Ebro River, Spain): Implications for biomonitoring. *Environmental Pollution*, 159(6): 1481-1489.
- SPRULES, W. G. 1977. Crustacean zooplankton communities as indicators of limnological conditions: An approach using principal component analysis. *Fisheries Research Board*, 8: 962-976.
- STARKWEATHER, P. L. 1980. Aspects of the feeding behavior and trophic ecology of suspension feeding rotifers. *Hydrobiologia*, 73: 63-72.
- STASKO, A. D., T. PATENAUDE, A. L. STRECKER & S. E. ARNOTT. 2012. Portage connectivity does not predict establishment success of canoe-mediated dispersal for crustacean zooplankton. *Aquatic Ecology*, 46: 9-24.
- STEMBERGER, R. S. & J. J. GILBERT. 1984. Spine development in the rotifer *Keratella cochlearis*: induction cyclopoid copepods and *Asplanchna*. *Freshwater Biology*, 14: 639-648.
- STEMBERGER, R. S & J. M. LAZORCHAK. 1994. Zooplankton assemblage responses to disturbance gradients. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 51: 2435-2447.

Referencias bibliográficas

- STERZYŃSKI, W. 1979. Fecundity and body size of planktic rotifers in 30 Polish lakes of various trophic state. *Ekologia Polska*, 27: 307-321.
- STEVENS, G. C. 1986. Dissection of the species-area relationship among wood-boring insects and their host plants. *American Naturalist*, 128: 35-46.
- STODDARD, J. L. 1987. Microcrustacean communities of high-elevation lakes in the Sierra Nevada, California. *Journal of Plankton Research*, 9: 631-650.
- STOECKEL, J. A., L. CAMLIN, K. D. BLODGET & R. E. SPARKS. 1996. Establishment of *Daphnia lumholtzi* (an exotic zooplankton) in the Illinois River. *Journal of Freshwater Ecology*, 11: 377-379.
- STROSS, R. G., S. W. CHISHOLM & T. A. DOWNING. 1973. Causes of daily rhythms in photosynthetic rates of phytoplankton. *Biological Bulletin*, 145: 200-209.
- SWEDISH-EPA (ENVIRONMENTAL PROTECTION AGENCY). 2000. *Environmental quality criteria; Lakes and water courses. Report 5050*. Swedish Environmental Protection Agency Customer Services. Stockholm. Sweden.
- SYVITSKI, J. P. M., C. J. VÖRÖSMARTY, A. J. KETTNER & P. GREEN. 2005. Impact of humans on the flux of terrestrial sediment to the global coastal ocean. *Science*, 308(5720): 376-380.
- TACKX, M. L. M., P. J. M. HERMAN, S. GASPARINI, X. IRIGOIEN, R. BILLIONES & M. H. DARO. 2003. Selective feeding of *Eurytemora affinis* (Copepoda, Calanoida) in temperate estuaries: model and field observations. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 56: 305-311.
- TER BRAAK, C. J. F. 1990. Update notes: CANOCO version 3.10. *Agricultural Mathematics Group, Wageningen*, 35.
- TER BRAAK, C. J. F. & P. SMILAUER. 1998. *CANOCO Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination (version 4)*. Microcomputer Power. Ithaca. New York. USA.
- TERBORGH, J. W. & J. FAABORG. 1980. Saturation of bird communities in the West Indies. *American Naturalist*, 116: 178-195.
- TERRADAS, J. 2001. *Ecología de la Vegetación*. Editorial Omega. Barcelona. España.
- THACKERAY, S. J. 2007. Crustacean zooplankton species richness and productivity: to what extent do the conclusions depend upon the choice of metrics? *Oikos*, 116(4): 614-628.
- THELAUS, J., P. HAECKY, M. FORSMAN & A. ANDERSSON. 2008. Predation pressure on bacteria increases along aquatic productivity gradients. *Aquatic Microbial Ecology*, 52(1): 45-55.
- THOMPSON, J. M., A. J. D. FERGUSON & C. S. REYNOLDS. 1982. Natural filtration rates of zooplankton in a closed system: the derivation of a community grazing index. *Journal of Plankton Research*, 4: 545-560.
- THORNTON, J. A. & W. RAST. 1993. A test of hypotheses relating to the comparative limnology and assessment of eutrophication in semi-arid man-made lakes. In: *Comparative Reservoir Limnology and Water Quality Management*. M. Stragkraba (Ed.). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- THORP, J. H., A. R. BLACK & K. H. HAAG. 1994. Zooplankton assemblages in the Ohio River: seasonal, tributary, and navigation dam effects. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 51: 1634-1643.

- THRELKELD, S. T. 1979. The midsummer dynamics of two *Daphnia* species in Wintergreen Lake, Michigan. *Ecology*, 60: 165-179.
- TOLLINGER, M. A. 1911. Die geographische Verbreitung der Diptomiden und anderer Süß- und Brackwasser- Gattungen aus der Familie der Centropagiden. *Zoologische Jahrbücher Abteilung Systematik Geographie und Biologie der Tiere*, 30: 1-302.
- TREVISAN, G. V. & B. R. FORSBERG. 2007. Relationships among nitrogen and total phosphorus, algal biomass and zooplankton density in the central Amazonia lakes. *Hydrobiologia*, 586: 357-365.
- TRIFONOVA, I. S., N. V. IGNAT'eva, V. V. MASLEVCOV & T. A. OSTROVSKAYA. 1986. Zavisimost' pokazateley letnego planktona ot sodержaniya biogennykh elementov v malykh ozerakh Latgalii s raznym urovnem antropogennogo evtrofirovaniya. *Ekologiya*, 5: 31-38.
- VALLS, L., A. MESTRE, J. A. GIL-DELGADO & F. MESQUITA-JOANES. 2014. The shoemaker's son always goes barefoot: intercontinental dispersal of Ostracoda (Crustacea) by scientists attending an IBS excursion. *Frontiers of Biogeography*, 6(2): 89-91.
- VAN DEN BOSCH, F. & W. GABRIEL. 1991. The impact of cannibalism on the population dynamics of cyclopoid copepods. *Verhandlungen der internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, 24: 2848-2850.
- VAN DEN BRINK, F. W. B., M. M. VAN KATWIJK & G. VAN DER VELDE. 1994. Impact of hydrology on phyto- and zooplankton community composition in floodplain lakes along the Lower Rhine and Meuse. *Journal of Plankton Research*, 16: 351-373.
- VANDERPLOEG, H. A. & G. A. PAFFENHÖFER. 1985. Modes of algal capture by the freshwater copepod *Diatomus sicilis* and their relation to food-size selection. *Limnology and Oceanography*, 30(4): 871-885.
- VAN TONGEREN, O. F. R., L. VAN LIERE, R. D. GULATI, G. POSTEMA & P. J. BOESEWINKELDE BRUYN. 1992. Multivariate analysis of the plankton communities in the Loosdrecht lakes: relationship with the chemical and physical environment. *Hydrobiologia*, 233: 105-117.
- VANNOTE, R. L., G. W. MINSHALL, K. W. CUMMINGS, J. R. SEDELL & C. E. CUSHING. 1980. The River Continuum Concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37: 130-137.
- VELASCO, J. L. 1990. *Lista faunística y bibliográfica de los Rotíferos (Rotatoria) de la Península Ibérica e Islas Baleares y Canarias*. Asociación Española de Limnología, publicaciones Nº8. Madrid. España.
- VELASCO, J. L. 1996. Rotíferos. In: *Las Tablas de Daimiel. Ecología acuática y sociedad*. M. Álvarez-Cobelas & S. Cirujano (eds.): 147-152. Organismo Autónomo Parques Nacionales, Madrid, España.
- VELASCO, J. L., R. ARAUJO, M. ÁLVAREZ, M. COLOMER & A. BALTANÁS. 1999. Aportación al conocimiento limnológico de ocho lagos y lagunas de montaña de Asturias (España). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (sección biológica)*, 95: 183-193.
- VELASCO, J. L., M. ÁLVAREZ & M. G. SÁNCHEZ-COLOMER. 2005. Comunidades planctónicas de los lagos de montaña de Neila (Burgos, España). *Ecología*, 19: 75-94.

Referencias bibliográficas

- VITOUSEK, P. M., J. D. ABER, R. W. HOWARTH, G. E. LIKENS, P. A. MATSON, D. W. SCHINDLER, W. H. SCHLESINGER & D. G. TILMAN. 1997. Human alteration of the global nitrogen cycle: sources and consequences. *Ecological Applications*, 7: 737-750.
- VÖRÖSMARTY, C. J., M. MEYBECK, B. FEKETE, K. SHARMA, P. GREEN & J. P. M. SYVITSKI. 2003. Anthropogenic sediment retention: major global impact from registered river impoundments. *Global Planetary Change*, 39(1-2): 169-190.
- WAIDE, R. B., M. R. WILLING, C. F. STEINER, G. G. MITTELBACH, L. GOUGH, S. I. DODSON, G. P. JUDAY & R. PARMENTER. 1999. The relationship between productivity and species richness. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 30: 257-300.
- WALKER, K. F. 1981. A synopsis of ecological information on the saline lake rotifer *Brachionus plicatilis* Müller 1786. *Hydrobiologia*, 81: 159-167.
- WALSH, E. J., R. L. WALLACE & R. J. SHIEL. 2005. Toward a better understanding of the phylogeny of the Asplanchnidae (Rotifera). *Hydrobiologia*, 546: 71-80.
- WALZ, N. 1993. *Plankton Regulation Dynamics: Experiments and Models in Rotifer Continuous Cultures*. Springer-Verlag. Berlin, Germany; New York, USA.
- WALZ, N., H. J. ELSTER & M. MEZGER. 1987. The development of the rotifer community structure in Lake Constance during its eutrophication. *Archiv für Hydrobiologie*, 74: 452-487.
- WANG, S., P. XIE & H. GENG. 2010. The relative importance of physicochemical factors and crustacean zooplankton as determinants of rotifer density and species distribution in lakes adjacent to the Yangtze River, China. *Limnologia*, 40: 1-7.
- WATANABE, M. F., K. HARADA, W. W. CARMICHAEL & H. FUJIKI. 1995. *Toxic Microcystis*. CRC Press. Boca Raton. USA.
- WATERKEYN, A., B. VANSCHOENWINKEL, P. GRILLAS & L. BRENDONCK. 2010. Effect of salinity on seasonal community patterns of Mediterranean temporary wetland crustaceans: A mesocosm study. *Limnology and Oceanography*, 55: 1712-1722.
- WATSON, N. H. F. & J. B. WILSON. 1978. Crustacean zooplankton of Lake Superior. *Journal of the Great Lakes Research*, 4: 481-496.
- WATSON, S., E. MCCAULEY & J. A. DOWNING. 1992. Sigmoid relationships between phosphorus, algal biomass, and algal community structure. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49: 2605-2610.
- WATSON, S. B., E. MCCAULEY & J. A. DOWNING. 1997. Patterns in phytoplankton taxonomic composition across temperate lakes of differing nutrient status. *Limnology and Oceanography*, 42: 487-495.
- WCD (World Commission on Dams). 2000. *Dams and development: A new Framework for Decision-making, the Report of the Commission on Dams*. Earthscan Publications Ltd. London, UK ; Sterling, USA.
- WEBSTER, K. E. & R. H. PETERS, 1978. Some size-dependent inhibitions of larger cladoceran filters in filamentous suspensions. *Limnology and Oceanography*, 23: 1238-1245.
- WELCH, E. B. 1992. *Ecological Effects of Wastewater*. Chapman & Hall. London. UK.
- WETZEL, R. G. 2001. *Limnology: Lake and River Ecosystems*. Academic Press. San Diego. USA.

- WHITMAN, R. L., M. B. NEVERS, M. L. GOODRICH, P. C. MURPHY & B. M. DAVIS. 2004. Characterization of Lake Michigan coastal lakes using zooplankton assemblages. *Ecological Indicators*, 4: 277-286.
- WILLÉN, E. 2000. Phytoplankton in water quality assessment-An indicator concept. In: *Hydrological and limnological Aspects of Lake Monitoring*. P. Heinonen, G. Zigli, A. Van der Beken (eds.): 58-80. John Wiley & Sons, LTD, New York, USA.
- WILLIAMSON, C. E. 1987. Predator-prey interactions between omnivorous diaptomid copepods and rotifers: The role of prey morphology and behaviour. *Limnology and Oceanography*, 32(1): 167-177.
- WILLIAMSON, C. E. 1991. Copepoda, In: *Ecology and Classification of North American freshwater Invertebrates*. J.H. Thorp & A.P. Covich (eds.): 787-822. Academic Press, Inc., San Diego, USA.
- WILLIAMSON, C. E. & N. M. BUTLER. 1986. Predation on rotifers by the suspension feeding calanoid copepod *Diatomus pallidus*. *Limnology and Oceanography*, 31(2): 393-402.
- WILLIAMSON, C. E. & G. A. VANDERPLOEG. 1988. Predatory suspension-feeding in *Diatomus*: Prey defenses and the avoidance of cannibalism. *The Bulletin of Marine Science*, 43: 561-572.
- WONG, C. K. 1984. A study of the relationships between the mouthparts and food habits in several species of freshwater calanoid copepods. *Canadian Journal of Zoology*, 62: 1588-1595.
- WONG, C. K. & P. CHOW-FRASER. 1985. The food of three large freshwater calanoid copepods: *Limnocalanus macrurus* Sars, *Epischura lacustris* Forbes, and *Senecella calanoides* Juday. *Verhandlungen der internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, 22: 3190-3194.
- WRIGHT, D. & J. SHAPIRO. 1990. Refuge availability: a key to understand the summer disappearance of *Daphnia*. *Freshwater Biology*, 24: 43-62.
- WRIGHT, D. H., D. J. CURRIE & B. A. MAURER. 1993. Energy supply and patterns of species richness on local and regional scales. In: *Species Diversity in ecological Communities: historical and geographical Perspectives*. R. E. Ricklefs & D. Schluter (eds.): 66-74. University of Chicago Press, Chicago, USA.
- WRIGHT, J. F., D. W. SUTCLIFFE & M. T. FURSE. 2000. *Assessing the biological quality of fresh waters: RIVPACS and other techniques*. Freshwater Biological Association. Cumbria. UK.
- WU, L. & D. A. CULVER. 1994. *Daphnia* population dynamics in Western Lake Erie: regulation by food limitation and yellow perch predation. *Journal of Great Lakes Research*, 20: 537-545.
- XIONG, J., X. MEI & J. LIU. 2003. Comparative studies on community structure, biodiversity of plankton and zoobenthos in four lakes of different trophic states in China. *Asian Fisheries Science*, 16: 361-372.
- YAP, C. K. 2013. Variations of Electrical Conductivity between Upstream and Downstream of Langat River, Malaysia: Its Significance as a Single Indicator of Water Quality Deterioration. *Pertanika Journal of Tropical Agricultural Science*, 36(4): 299-310.
- YOSHIDA, T., J. URABE & J. J. ELSER. 2003. Assessment of 'top-down' and 'bottom-up' forces as determinants of rotifer distribution among lakes in Ontario, Canada. *Ecological Research*, 18: 639-650.

Referencias bibliográficas

- ZANKAI, P. N. & J. E. PONYI. 1986. Composition, density and feeding of crustacean zooplankton community in a shallow, temperate lake (Lake Balaton, Hungary). *Hydrobiologia*, 135: 131-147.
- ZHANG, B., X. SONG, Y. ZHANG, D. HAN, C. TANG, Y. YU & Y. MA. 2012. Hydrochemical characteristics and water quality assessment of surface water and groundwater in Songnen plain, Northeast China. *Water Research*, 46: 2737-2748.
- ZIMMERMAN, V. C. 1974. Die pelagischen Rotatorien des Sempachersees, mit spezieller Berücksichtigung der Brachioniden und der Ernährungsfrage. *Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie - Swiss Journal of Hydrology*, 36: 205-300.

Anexo 1. Limnología de embalses

En este anexo se describirán las variables limnológicas de cada uno de los embalses estudiados. Los embalses aparecen en el orden de situación por cuencas establecido en el capítulo 2:

SISTEMA JÚCAR:

1. Toba
2. Alarcón
3. Contreras
4. Cortes
5. Naranjero
6. Escalona
7. Tous
8. Bellús
9. Forata

SISTEMA TURIA:

10. Arquillo de San Blas
11. Benagéber
12. Loriguilla

SISTEMA MIJARES:

13. Arenós
14. Sitjar
15. María Cristina
16. Regajo

SISTEMA SUR:

17. Beniarrés
18. Guadalest
19. Amadorio
20. Tibi

1. LA TOBA:

Construido en el año 1925, está situado en el río Júcar, su presa está ubicada en el municipio de Uña, provincia de Cuenca, a 1155 m de altitud. El embalse está destinado fundamentalmente a producción de energía hidroeléctrica.

La máxima profundidad de la columna de agua en el punto de muestreo, cercano a la presa, se dio en enero de 2009, con 13 m, y en el verano de 2007 sólo presentó 7 m de profundidad. La conductividad medida estuvo entre 0,5 y 0,7 mS/cm, y el pH, entre 7,8 y 8,3.

La concentración de fósforo total fue elevada durante 2007 (verano e invierno), en torno a los 0,08 mg/l, y muy elevada en 2009, tanto en verano como en invierno, cuando ascendió hasta los 0,37 y 0,23 mg/l, respectivamente. Estos niveles de fósforo total, en promedio anual, corresponderían a dos periodos de mala calidad del agua, eutrófico en 2007 y 2008, e hipertrófico en 2009 (según *OECD*, 1982). En cuanto a la concentración de nitrógeno se mantuvo bastante estable sin alcanzar 1 mg/l de nitrógeno Kjeldahl y con 1 mg/l de nitrógeno total, hasta el verano de 2009, cuando, después del pico de fósforo, experimentó un importante incremento. Ambas variables referidas al nitrógeno presentaron una dinámica muy similar.

La biomasa de fitoplancton fue muy baja, superando sólo en un caso 1 mm³/l, biomasa supone un estado de calidad del agua del embalse de oligotrofia (Willén, 2000) durante todo el periodo de estudio, con la única excepción del primer muestreo, en el verano de 2006. La concentración de clorofila *a* máxima en todo el periodo de estudio fue de 2 µg/l, la cual según la *OECD* (1982) indicaría un estado claramente oligotrófico. En cuanto a las medidas de profundidad del disco de Secchi se destaca que en los veranos siempre se obtuvieron medidas mayores (de 1,5 a 3,0 m) que en invierno (de 0,5 a 1,5 m), aunque nunca fueran muy altas.

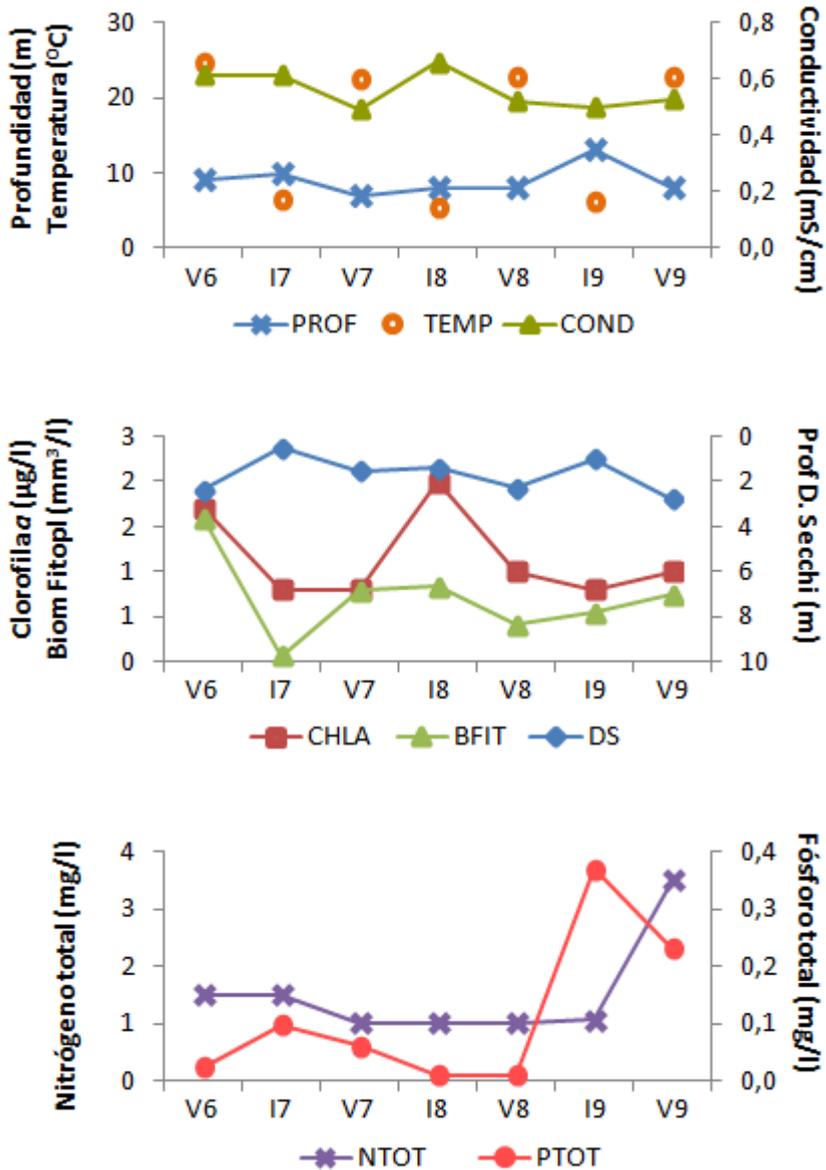


Figura 1. Variables descriptivas de la limnología del embalse de La Toba desde el verano de 2006 al verano de 2009. Abreviaturas, como en el Anexo 3. V=verano, I=invierno; 6=2006; 7=2007; 8=2008; 9=2009.

2. ALARCÓN:

Construido en el año 1955, está situado en el río Júcar; su presa está ubicada en el municipio de Alarcón, provincia de Cuenca, a 775 m de altitud. El embalse está destinado tanto a producción de energía hidroeléctrica como al riego y abastecimiento.

La máxima profundidad de la columna de agua en el punto de muestreo se dio en 2009 (verano e invierno), con 26 m, y la mínima se observó en enero de 2007, con 14 m de profundidad. La conductividad se situó entre los 0,6 y 0,8 mS/cm; y el pH, entre 7,9 y 8,5.

La concentración de fósforo total fue más elevada en los inviernos que en los veranos, observándose también un incremento a lo largo del periodo de estudio, hasta 2009, cuando en invierno y verano se obtuvieron concentraciones de 0,26 y 0,16 mg/l, respectivamente. Estos niveles de fósforo total corresponderían a un estado hipertrófico del agua (según la *OECD*, 1982). En cuanto a la concentración de nitrógeno, también fueron mayores los valores de invierno que los de verano, con un máximo en el invierno de 2009 de 2 mg/l de nitrógeno Kjeldahl y 4 mg/l de nitrógeno total.

La biomasa de fitoplancton fue menor en los inviernos, no superando en ningún caso $1 \text{ mm}^3/\text{l}$, biomasa que supone un estado de calidad del agua de oligotrofia (según Willén, 2000). En verano la mayoría de los valores de biomasa fueron inferiores a $2,5 \text{ mm}^3/\text{l}$ correspondientes a un estado de mesotrofia. La concentración de clorofila *a*, según la *OECD* (1982), indicaría siempre oligotrofia. En cuanto a las medidas de profundidad del disco de Secchi, se situaron entre los 2,0 y 3,5 m de profundidad.

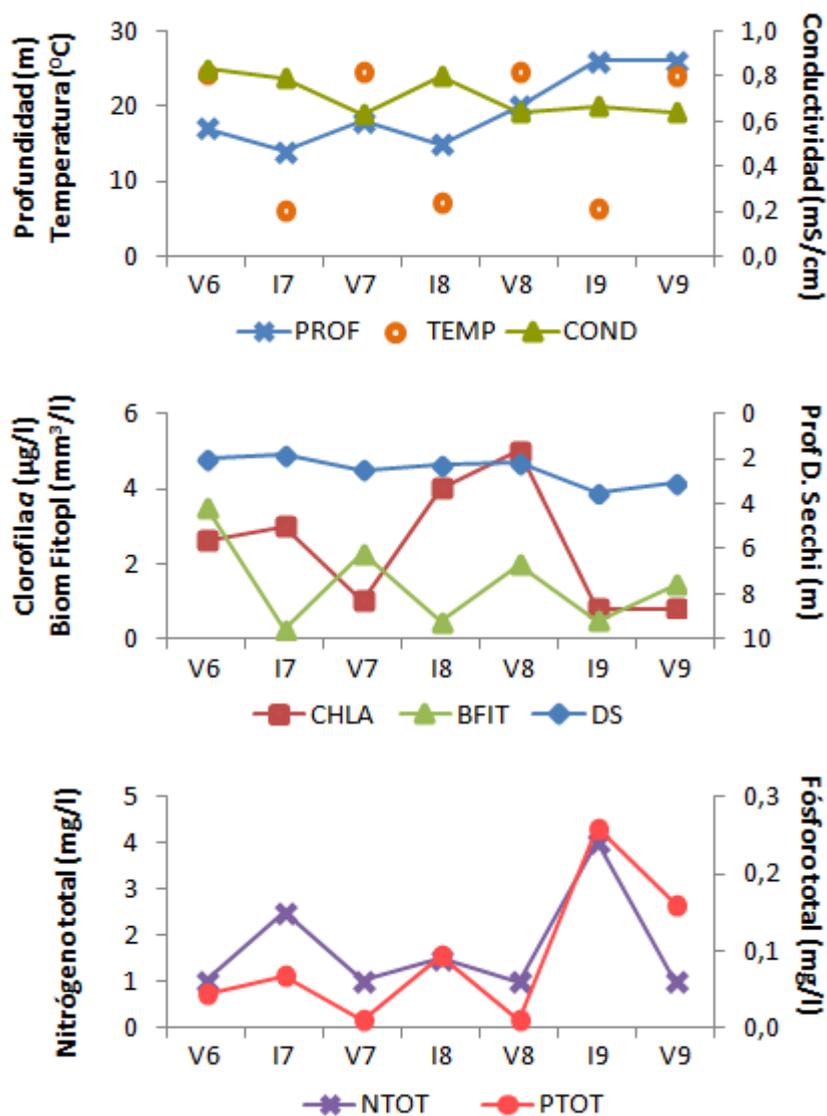


Figura 2. Variables limnológicas del embalse de Alarcón desde el verano de 2006 al verano de 2009. Abreviaturas, como en el Anexo 3. V=verano, I=invierno; 6=2006; 7=2007; 8=2008; 9=2009.

3. CONTRERAS:

Construido en 1974, recoge las aguas de los ríos Cabriel y Ojos de Moya; su presa está ubicada en los municipios de Villargordo del Cabriel (provincia de Valencia) y Minglanilla (Cuenca), a 610 m de altitud. El embalse está destinado tanto a la generación de energía hidroeléctrica como al riego y abastecimiento.

La máxima profundidad de la columna de agua en el punto de muestreo tuvo lugar en enero de 2009, con 38 m, y la mínima, en enero de 2008, con 22 m. La conductividad se situó entre 0,8 y 1,1 mS/cm; y el pH, entre 7,7 y 8,2.

La concentración de fósforo total tuvo tres picos (0,07 mg/l): invierno y verano de 2007 y en el verano de 2009, el resto del periodo de estudio se mantuvo dentro de valores relativamente bajos. Esta concentración de fósforo total, en promedio anual, correspondería a aguas eutróficas (según *OECD*, 1982). En cuanto a la concentración de nitrógeno llama la atención que las oscilaciones no estuvieran acompañadas por las del nitrógeno Kjeldahl, el cual se mantuvo muy bajo, con excepción del valor de 4 mg/l, en el invierno de 2009.

La biomasa de fitoplancton fue escasa, no superando en ningún caso 1 mm³/l; por tanto, oligotrófico (según Willén, 2000) durante todo el periodo de estudio, como también indica la concentración de clorofila *a* (*OECD*, 1982). En cuanto a las medidas de profundidad del disco de Secchi destaca que alcanzan valores cercanos a los 3 m, salvo en el verano de 2008, cuando se acercaron a los 5 m, coincidiendo con un máximo de concentración de clorofila *a*, aunque no de biovolumen de algas.

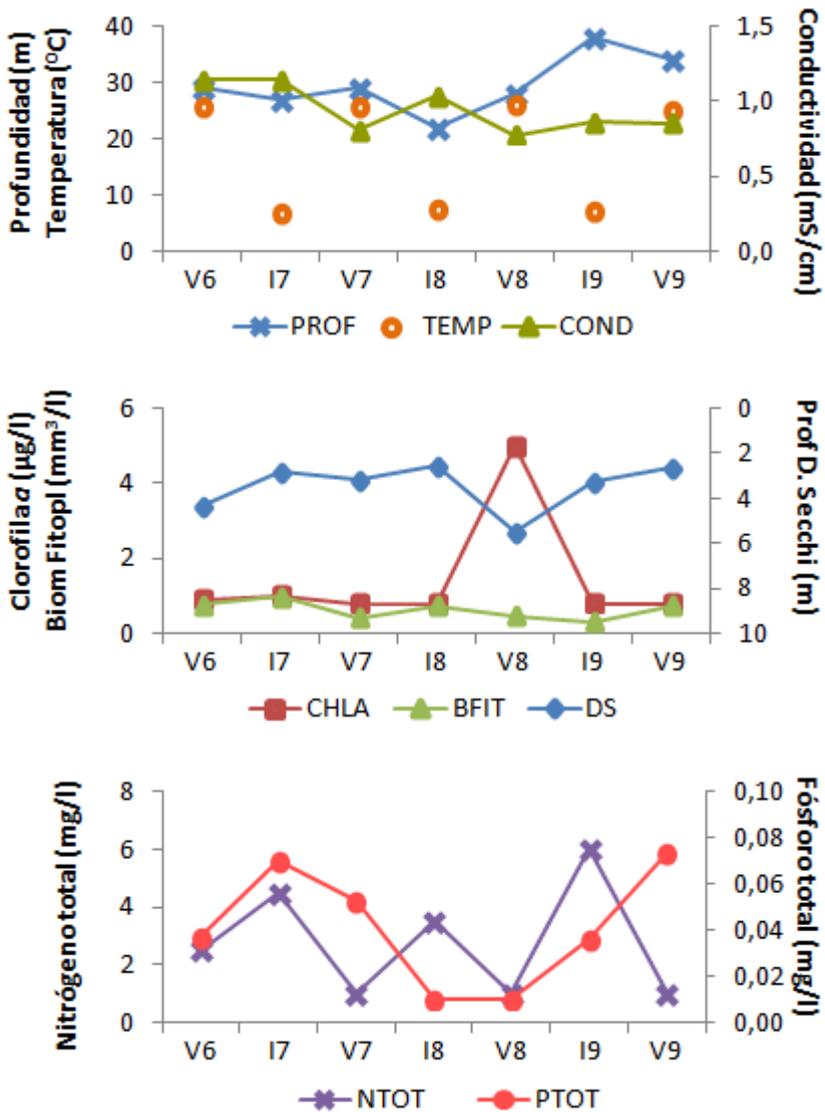


Figura 3. Variables limnológicas del embalse de Contreras desde el verano de 2006 al verano de 2009. Abreviaturas, como en el Anexo 3. V=verano, I=invierno; 6=2006; 7=2007; 8=2008; 9=2009.

4. CORTES:

Construido en el año 1988, está situado en el río Júcar; su presa está ubicada en el municipio de Cortes de Pallás, provincia de Valencia, a 324 m de altitud. El embalse está destinado fundamentalmente a generación de energía hidroeléctrica.

La máxima profundidad de la columna de agua en el punto de muestreo se dio en agosto de 2008, con 85 m y en el verano de 2006; tras el periodo de sequía había 59 m de profundidad. La conductividad se situó entre 0,9 y 1,2 mS/cm; y el pH, entre 7,4 y 8,2.

La concentración de fósforo total se mantuvo relativamente baja (alrededor de los 0,05 mg/l) hasta 2008 cuando experimentó un importante aumento, hasta un máximo de 0,30 mg/l en el verano de 2008, tras el cual disminuyó. Esos niveles de fósforo total corresponderían, en cuanto a su promedio anual, a un periodo (2006/07) oligotrófico-mesotrófico, seguido de otro (2008/09) eutrófico-hipertrófico. En cuanto a la concentración de nitrógeno, hay que destacar que el nitrógeno total presentó valores muy superiores (6-16 mg/l) a los del nitrógeno Kjeldahl, el cual se mantuvo muy bajo durante todo el periodo de estudio, con un único pico más elevado de 4 mg/l, coincidente con el máximo del fósforo total.

La biomasa de fitoplancton encontrada fue baja, superando sólo en dos ocasiones (veranos de 2006 y 2008) 1 mm³/l en unas décimas; por tanto, según el índice de biomasa fitoplanctónica (Willén, 2000), se consideraría un estado de calidad del agua del embalse de oligotrofia con cercanía a la mesotrofia. La concentración de clorofila *a*, siempre cercana a 1 µg/l, indicaría oligotrofia (OECD, 1982), aunque alcanzara el máximo de 5 µg/l en el verano de 2008. En cuanto a las medidas de profundidad del disco de Secchi, destaca la homogeneidad de los datos encontrados durante todo el periodo de estudio, estando todos cercanos a los 3,5 m de profundidad.

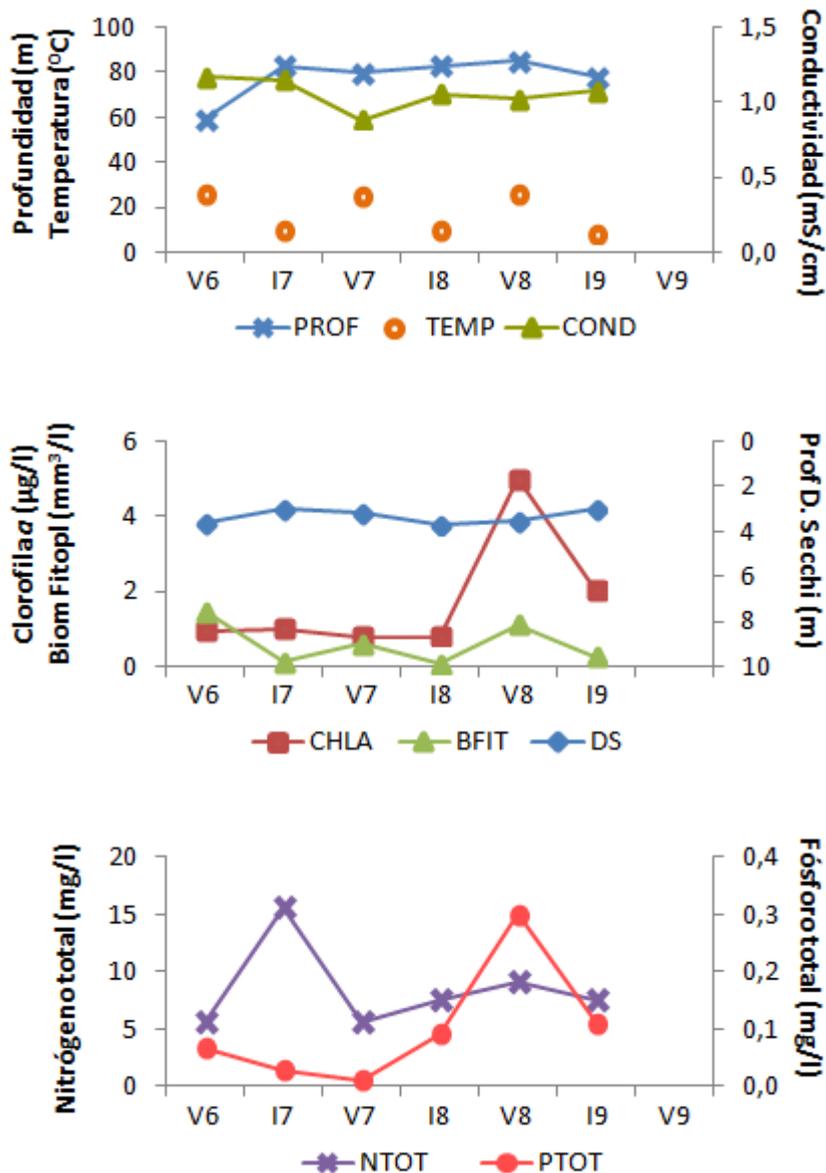


Figura 4. Variables limnológicas del embalse de Cortes desde el verano de 2006 al verano de 2009. Abreviaturas, como en el Anexo 3. V=verano, I=invierno; 6=2006; 7=2007; 8=2008; 9=2009.

5. EL NARANJERO:

Construido en el año 1989, está situado en el río Júcar; su presa está ubicada en los municipios de Cortes de Pallás y Dos Aguas, provincia de Valencia, a 234 m de altitud. El embalse está destinado a la generación de energía hidroeléctrica.

La máxima profundidad en el punto de muestreo se dio en enero de 2008 con 55 m y en el verano de 2006; tras el periodo de sequía sólo hubo 26 m de profundidad. La conductividad se situó entre 0,9 y 1,2 mS/cm; y el pH, entre 7,8 y 8,4.

La concentración de fósforo total experimentó un paulatino crecimiento durante el periodo de estudio desde valores inferiores a los 0,05 mg/l (2006/07), hasta un máximo de 0,26 mg/l en el verano de 2009. Estos niveles de fósforo total se corresponderían a un empeoramiento de la calidad del agua desde niveles meso-eutróficos hasta valores hipertróficos en 2009 (según *OECD*, 1982). En cuanto a la concentración de nitrógeno, hay que destacar que el nitrógeno total presentó valores muy superiores (6-9 mg/l) a los del nitrógeno Kjeldahl, el cual se mantuvo a concentraciones bajas durante todo el periodo, no superando en ningún caso 1 mg/l.

La biomasa encontrada de fitoplancton es escasa, no superando en ningún caso 1 mm³/l, lo que supone un estado de calidad del agua oligotrófico (según Willén, 2000), durante todo el periodo de estudio. La clorofila *a*, con concentraciones bajas, refleja el estado oligotrófico del embalse (*OECD*, 1982). En cuanto a las medidas de profundidad del disco de Secchi, son elevadas y destaca que en los veranos siempre se observaron mayores profundidades (de 6,0 a 8,0 m) que en invierno (de 3,0 a 5,0 m).

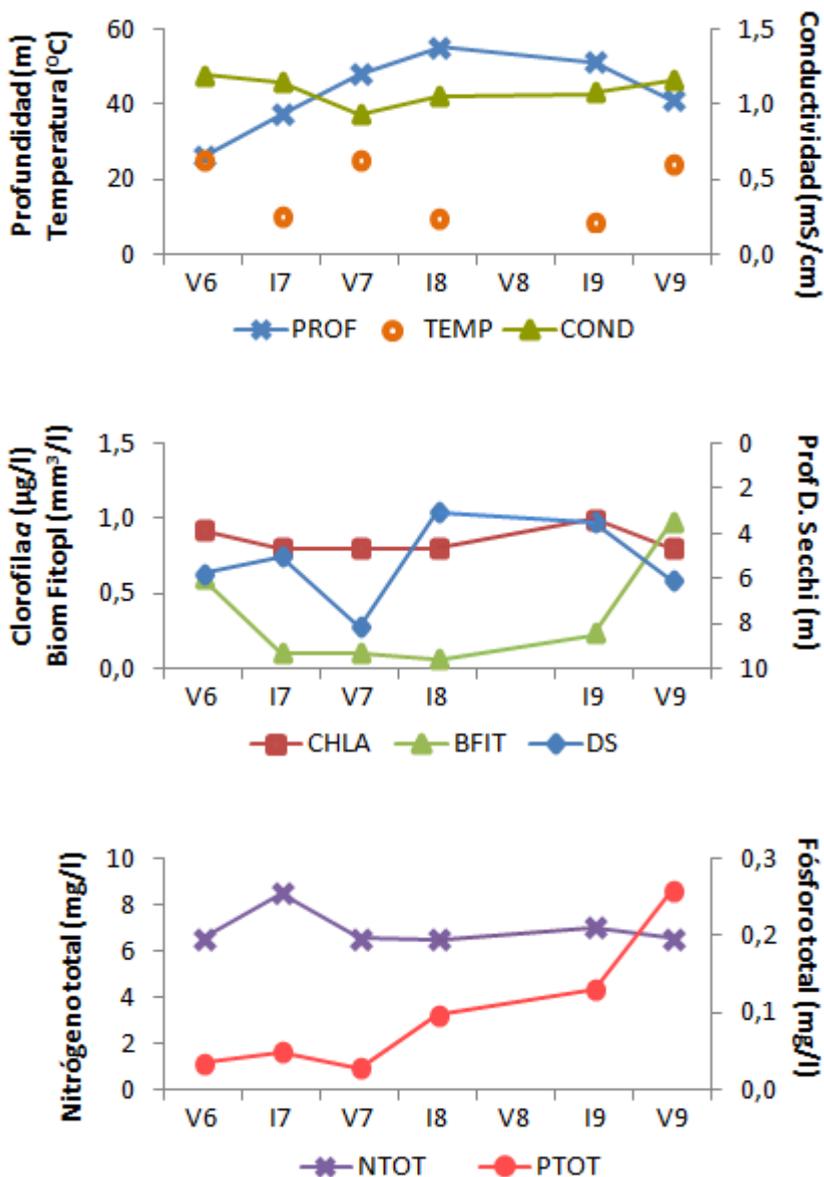


Figura 5. Variables limnológicas del embalse de El Naranjero desde el verano de 2006 al verano de 2009. Abreviaturas, como en el Anexo 3. V=verano, I=invierno; 6=2006; 7=2007; 8=2008; 9=2009.

6. ESCALONA:

Construido en el año 1995, está situado en el cauce del río Escalona; su presa está ubicada en el municipio de Navarrés, provincia de Valencia, a 142 m de altitud. El embalse está destinado fundamentalmente a la laminación de avenidas.

La máxima profundidad de la columna de agua en el punto de muestreo se dio en enero de 2008 con 18 m y en el verano de 2006; tras el periodo de sequía, se dio el mínimo, con 13 m de profundidad. La conductividad se situó entre 1,1 y 2,0 mS/cm; y el pH, entre 7,9 y 8,2.

La concentración de fósforo total se mantuvo elevada (alrededor de 0,08 mg/l) durante la mayoría del periodo de estudio, con excepción del año 2008, cuando se midieron valores mucho más bajos, de 0,01-0,02 mg/l. Estos elevados niveles de fósforo total corresponderían a un periodo (2008, invierno y verano) de oligo-mesotrofia entre los valores eutróficos del resto del periodo (según *OECD*, 1982). En cuanto a la concentración de nitrógeno hay que destacar que el nitrógeno total presentó valores muy superiores a las del nitrógeno Kjeldahl, el cual se mantuvo por debajo de los 2 mg/l durante todo el periodo. También llama la atención el descenso acusado del valor del nitrógeno total, hasta 1 mg/l, el cual coincidió con el momento con mínima concentración de fósforo total.

La biomasa de fitoplancton encontrada experimentó un crecimiento desde valores inferiores a 1 mm³/l (verano de 2006 e invierno de 2007), hasta un valor de casi 8 mm³/l en el último muestreo de verano de 2009. Estos valores suponen un empeoramiento de la calidad del agua del embalse durante el periodo de estudio, desde la oligotrofia a la eutrofia (según Willén, 2000). La concentración de clorofila *a* covarió con la de la biomasa, alcanzando los 6 µg/l. En cuanto a las medidas de profundidad del disco de Secchi, están en general entre los 2,0 y 3,0 m de profundidad.

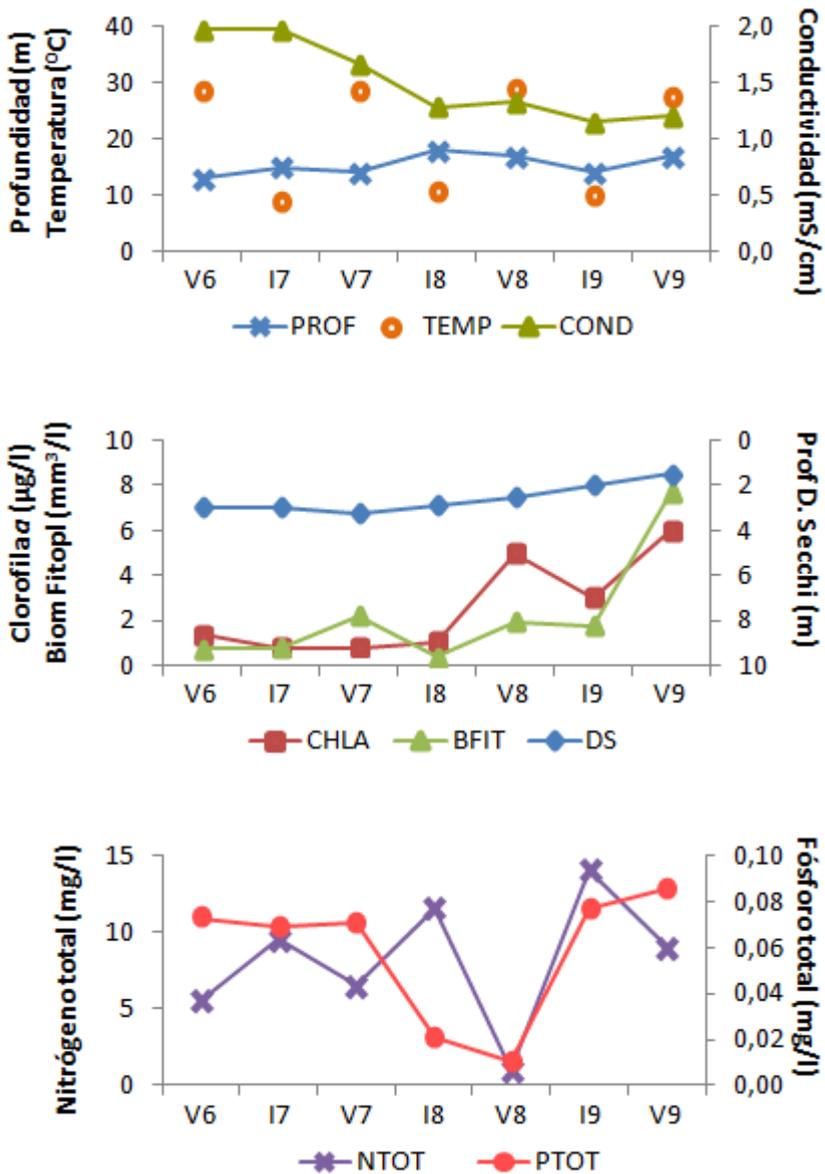


Figura 6. Variables limnológicas del embalse de Escalona desde el verano de 2006 al verano de 2009. Abreviaturas, como en el Anexo 3. V=verano, I=invierno; 6=2006; 7=2007; 8=2008; 9=2009.

7. TOUS:

Construido en el año 1996, está situado en el curso del río Júcar; su presa se halla en el municipio de Tous, provincia de Valencia, a 91 m de altitud. La función principal del embalse es la laminación de avenidas.

La máxima profundidad de la columna de agua en el punto de muestreo se dio en enero de 2008, con 34 m, y la mínima en el verano de 2006, con 18 m de profundidad. La conductividad se situó entre 0,9 y 1,1 mS/cm; y el pH, entre 7,7 y 8,3.

La concentración de fósforo total varió mucho durante el periodo de estudio. Ocurrieron tres picos superiores a 0,10 mg/l en el invierno de 2007 y en el año 2009 (invierno y verano); en el resto de los muestreos se midieron valores inferiores a 0,04 mg/l. Estos niveles de fósforo total corresponderían, según la *OECD* (1982), a años eutróficos (2007 y 2009) y a oligo-mesotróficos (2008). En cuanto a la concentración de nitrógeno, hay que destacar que el nitrógeno total presentó valores muy superiores (5-7 mg/l) a los del nitrógeno Kjeldahl, el cual se mantuvo muy bajo durante todo el periodo, con excepción de un ligero aumento de 2 mg/l, en el verano de 2009.

La biomasa de fitoplancton fue muy baja, no superando en ningún caso 1 mm³/l, biomasa que supone un estado de oligotrofia (según Willén, 2000), al igual que la indica la concentración de clorofila *a* (*OECD*, 1982), durante todo el periodo de estudio. En cuanto a las medidas de profundidad del disco de Secchi se encontró un máximo de visibilidad en enero de 2008 (7,0 m) y un mínimo de 1,0 m en enero de 2009, aunque por lo general fueron altas.

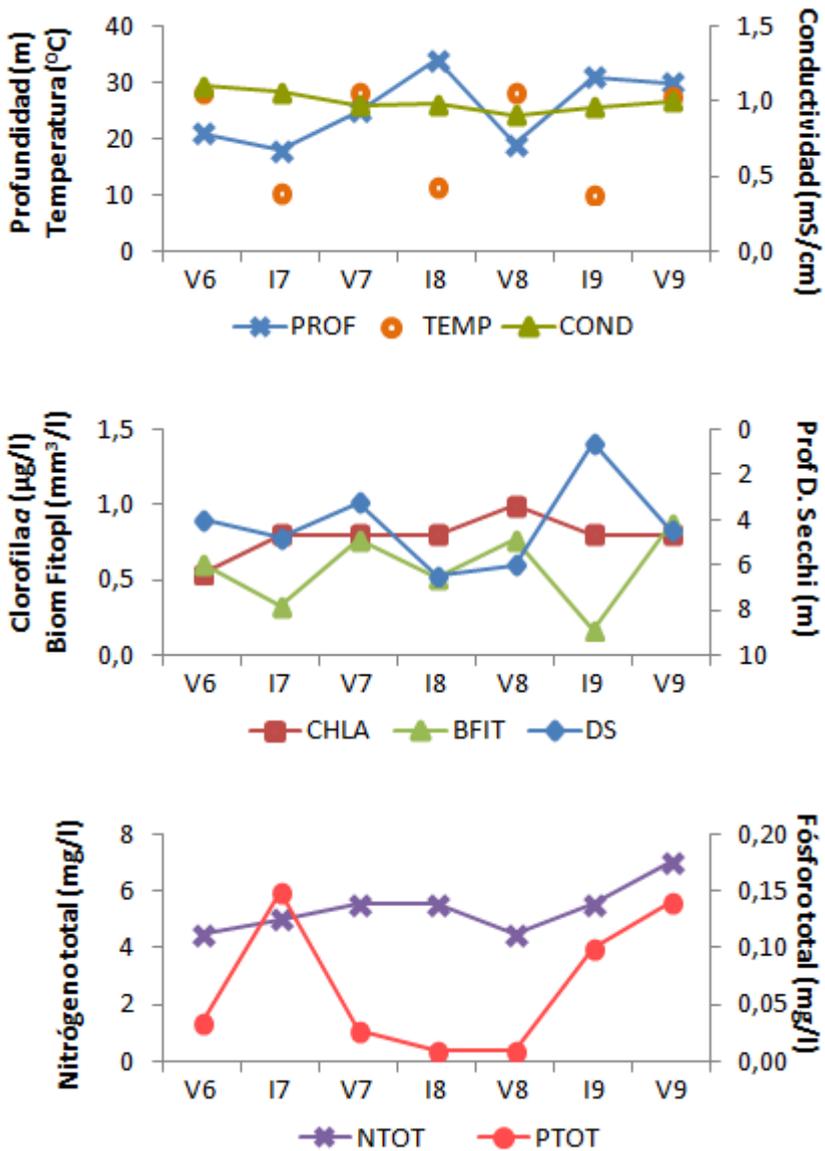


Figura 7. Variables limnológicas del embalse de Tous desde el verano de 2006 al verano de 2009. Abreviaturas, como en el Anexo 3. V=verano, I=invierno; 6=2006; 7=2007; 8=2008; 9=2009.

8. BELLÚS:

Construido en el año 1995, recoge las aguas de los ríos Albaida y Micena; su presa está ubicada en los municipios de Bellús y Benigánim, provincia de Valencia, a 138 m de altitud. Está destinado fundamentalmente al riego y laminación de avenidas.

La máxima profundidad de la columna de agua en el punto de muestreo se dio en enero de 2008 con 22 m y en el verano de 2006, tras el periodo de sequía sólo alcanzó 12 m de profundidad. La conductividad se situó entre 0,7 y 1,0 mS/cm; y el pH, entre 7,7 y 9,1.

La concentración de fósforo total fue muy elevada durante todo el periodo de estudio, con un promedio total de 0,40 mg/l, un mínimo de 0,10 mg/l en el invierno de 2008 y un máximo de 1,10 mg/l en el invierno de 2007. Estos niveles de fósforo total corresponderían a un estado hipertrófico del agua desde 2006 a 2009 (*OECD*, 1982). En cuanto a la concentración de nitrógeno, también fue muy elevada, se observa una dinámica de diente de sierra del nitrógeno total, con valores máximos en los inviernos de 17 y 23 mg/l (enero de 2007 y enero de 2009, respectivamente). El nitrógeno Kjeldahl se mantuvo alrededor de los 2-3 mg/l.

La biomasa de fitoplancton y la concentración de clorofila *a* fueron muy elevadas, superando en todos los casos los 2,5 mm³/l y los 20 µg/l respectivamente, valores que según Willén (2000) y la *OECD* (1982) suponen un estado de eutrofia durante todo el periodo de estudio. En cuanto a las medidas de profundidad del disco de Secchi, siempre han sido inferiores a un metro de profundidad.

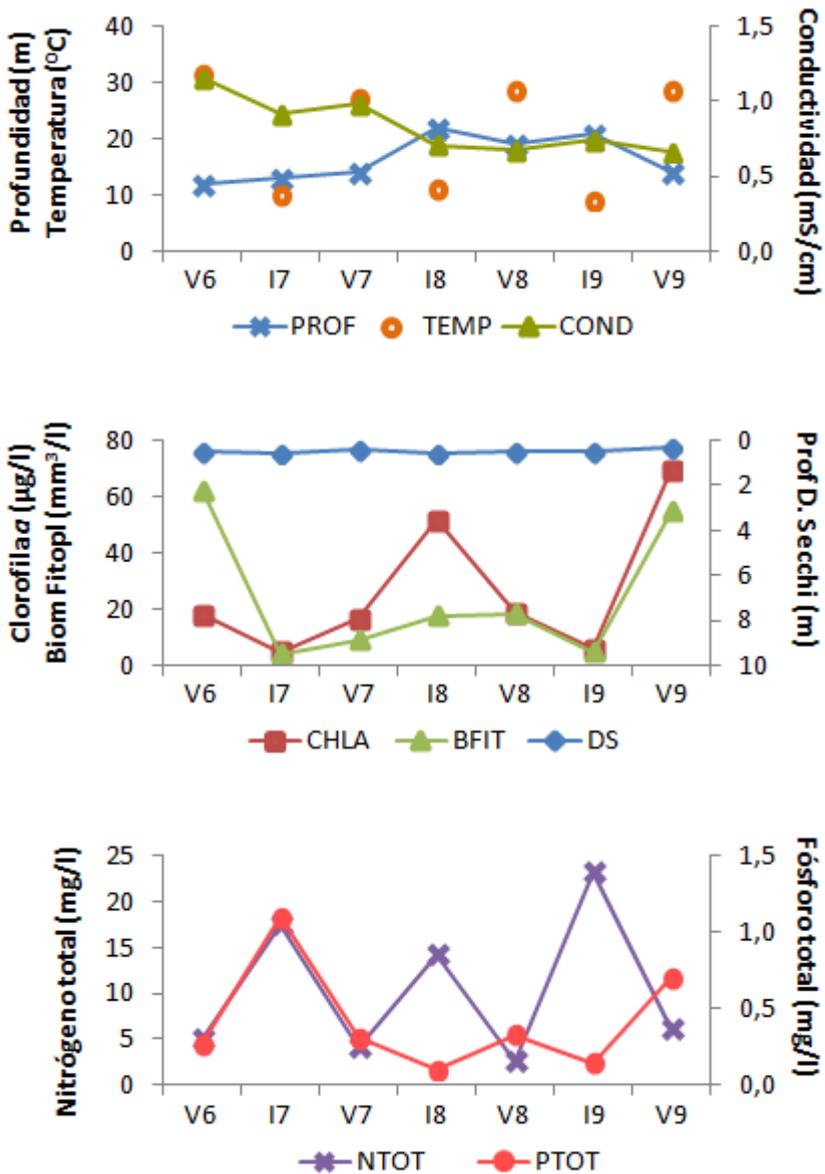


Figura 8. Variables limnológicas del embalse de Bellús desde el verano de 2006 al verano de 2009. Abreviaturas, como en el Anexo 3. V=verano, I=invierno; 6=2006; 7=2007; 8=2008; 9=2009.

9. FORATA:

Construido en el año 1969, está situado en el río Magro, su presa se encuentra en el municipio de Yátova, provincia de Valencia, a 358 m de altitud. El embalse está destinado fundamentalmente al riego.

La máxima profundidad de la columna de agua en el punto de muestreo se dio en 2009 (verano e invierno), con 20 m, y el mínimo se observó en el invierno de 2007 (10 m). La conductividad se situó entre 0,9 y 1,2 mS/cm; y el pH, entre 7,8 y 8,8.

La concentración de fósforo total fue muy variable. En los dos primeros muestreos la concentración era muy elevada, de 1,40-1,80 mg/l, tras lo cual descendió a casi indetectable hasta el verano de 2008, y de nuevo aumentó la hasta un máximo de 0,22 mg/l en verano del año siguiente. Estos niveles de fósforo total corresponden a fluctuaciones desde la mesotrofia a la hipertrofia (OECD, 1982). En cuanto a la concentración de nitrógeno llama la atención que la dinámica en diente de sierra del nitrógeno total entre los 1 y 5 mg/l no covarió con la del nitrógeno Kjeldahl, el cual pareció seguir una dinámica similar al fósforo total.

La biomasa de fitoplancton encontrada también fue muy variable, estando en la mitad de los casos por debajo de 1 mm³/l, y en la otra mitad de los casos por encima (o muy por encima) de los 2,5 mm³/l. Por tanto, según Willén (2000), en algunos casos el embalse sería de oligotrófico y en otros, eutrófico. La concentración de clorofila *a*, según la OECD (1982), sería siempre correspondiente a la oligotrofia, salvo puntualmente en el invierno de 2009. En cuanto a las medidas de profundidad del disco de Secchi, también fueron muy variables, de menos de 1,0 m a 4,5 m, aunque en la mayoría de los casos se encontrara en torno a 2,0 m.

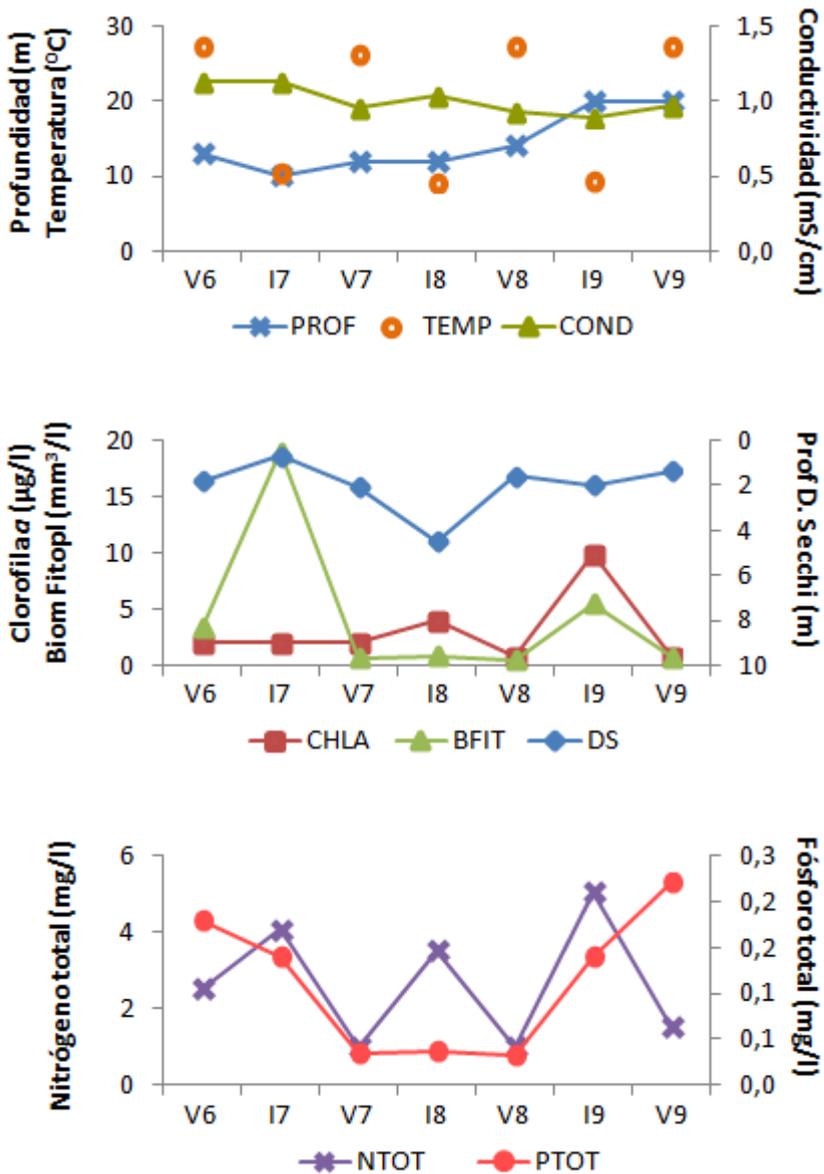


Figura 9. Variables limnológicas del embalse de Forata desde el verano de 2006 al verano de 2009. Abreviaturas, como en el Anexo 3. V=verano, I=invierno; 6=2006; 7=2007; 8=2008; 9=2009.

10. ARQUILLO DE SAN BLAS:

Construido en el año 1962, está situado en el río Guadalaviar, afluente del Turia; su presa está ubicada en el municipio de Teruel, provincia de Teruel, a 963 m de altitud. El embalse está destinado fundamentalmente al riego y abastecimiento.

La máxima profundidad de la columna de agua en el punto de muestreo fue de 35 m, que se observó tanto en enero de 2009 como en el verano de 2008 y 2009; y en el verano de 2006, tras el periodo de sequía, sólo hubo 26 m de profundidad. La conductividad se situó entre 0,5 y 0,7 mS/cm; y el pH, entre 7,6 y 8,6.

La concentración de fósforo total fluctuó desde valores inferiores a 0,10 mg/l (desde el verano de 2006 al invierno de 2009) a 0,20 mg/l (verano de 2009). Estas concentraciones de fósforo, según la *OECD* (1982), corresponderían a la eutrofia. En cuanto a la concentración de nitrógeno, el nitrógeno Kjeldahl se mantuvo en una concentración inferior a 1 mg/l hasta el verano de 2009, cuando se detectaron valores de 2 mg/l; el nitrógeno total, bastante más elevado, también presentó un gran incremento en el último año de estudio, alcanzando 5 mg/l.

La biomasa de fitoplancton sólo superó levemente 1 mm³/l en la mitad de los casos; por tanto, el embalse era oligotrófico (Willén, 2000). La concentración de clorofila *a*, únicamente presentó un máximo en el verano de 2008, siendo también oligotrófico según los criterios de la *OECD* (1982). En cuanto a las medidas de profundidad del disco de Secchi se han situado en torno a los 2,0-3,0 m de profundidad, con excepción de último muestreo, en el verano de 2009, cuando se encontraron 5,0 m.

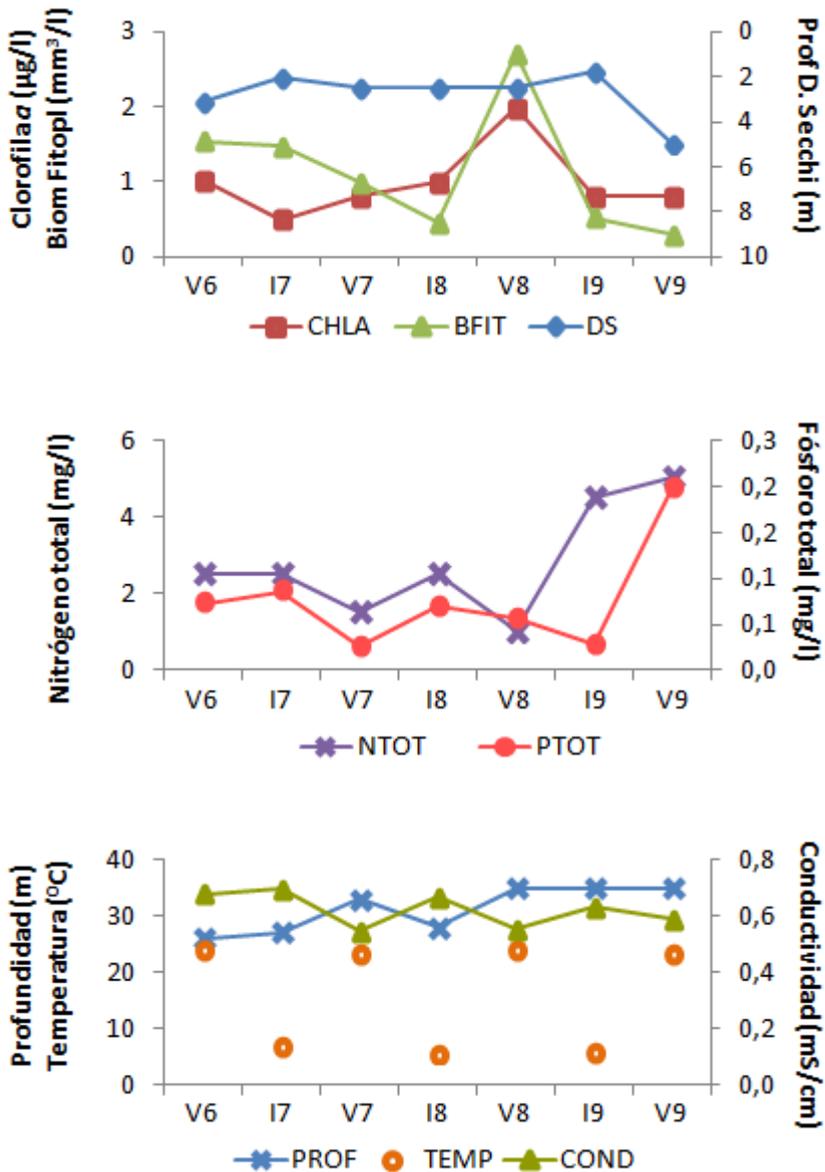


Figura 10. Variables limnológicas del embalse de Arquillo desde el verano de 2006 al verano de 2009. Abreviaturas, como en el Anexo 3. V=verano, I=invierno; 6=2006; 7=2007; 8=2008; 9=2009.

11. BENAGÉBER:

Construido en el año 1955, recoge las aguas del río Turia y la rambla de San Marco; su presa se sitúa en el municipio de Benagéber, provincia de Valencia, a 499 m de altitud. El embalse está destinado fundamentalmente al riego.

La máxima profundidad de la columna de agua en el punto de muestreo se dio en julio de 2009, con 63 m, y la mínima en enero de 2007, con solo 38 m de profundidad. La conductividad se situó entre 0,9 y 1,3 mS/cm y el pH, entre 7,6 y 8,3.

La concentración de fósforo total, con excepción de un muestreo, se mantuvo inferior a 0,10 mg/l; fue en el invierno de 2009, cuando se detectaron unos niveles llamativamente superiores, llegando a 0,28 mg/l. Estos niveles de fósforo total corresponderían una fluctuación entre niveles de eutrofia y mesotrofia, con un pico hipertrófico en el invierno de 2009 (*OECD*, 1982). En cuanto a la concentración de nitrógeno, el nitrógeno Kjeldahl permaneció inferior a 1 mg/l) durante todo el periodo, mientras que el nitrógeno total, mucho más elevado (promedio del periodo de estudio de 4 mg/l), fluctuó, observándose mayores valores en invierno.

La biomasa de fitoplancton encontrada fue menor en invierno, no superando en ningún caso 1 mm³/l; por tanto, se consideró al embalse oligotrófico (Willén, 2000). Sin embargo, en verano alcanzó hasta 6,8 mm³/l, correspondiente a estados eutrófico (Willén, 2000). La concentración de clorofila *a* covarió con la biomasa y, según la *OECD* (1982), su pico en el verano de 2008 supuso un estado mesotrófico en cuanto a la calidad del agua. La profundidad del disco de Secchi varió entre 1,5 y 3,5 m.

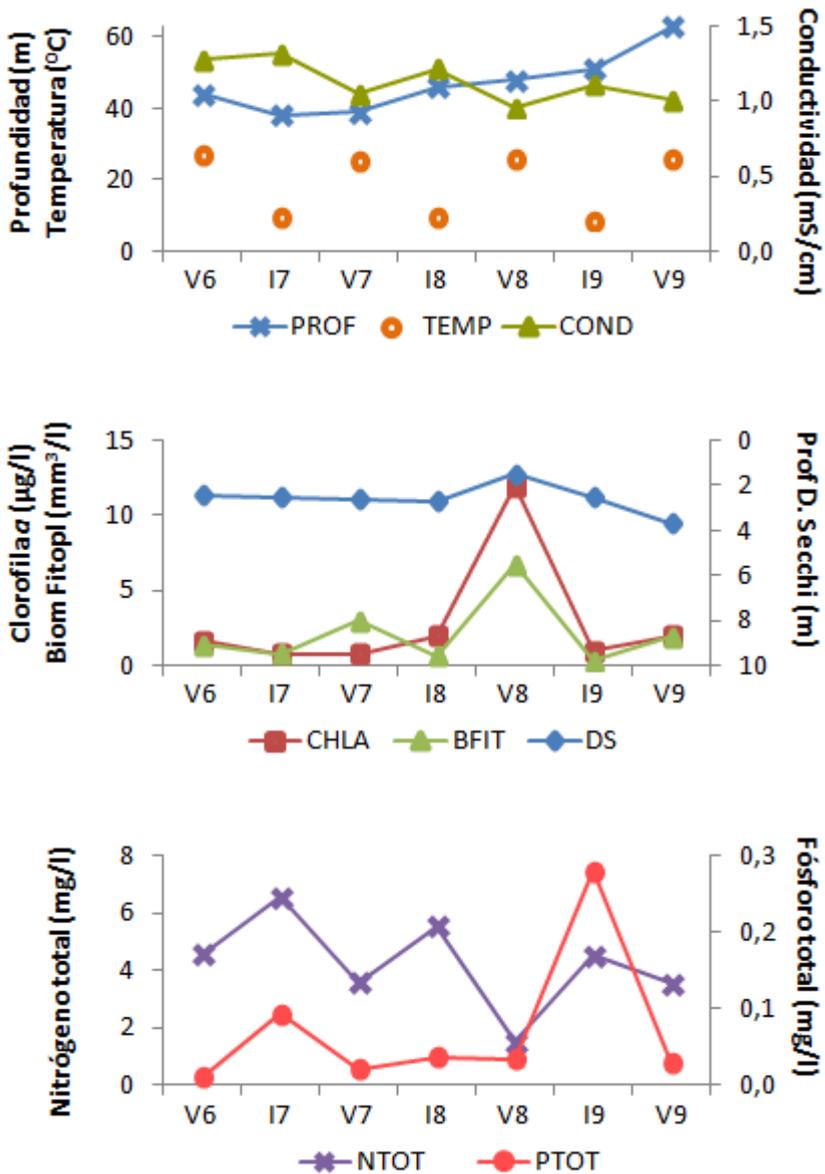


Figura 11. Variables limnológicas del embalse de Benagéber desde el verano de 2006 al verano de 2009. Abreviaturas, como en el Anexo 3. V=verano, I=invierno; 6=2006; 7=2007; 8=2008; 9=2009.

12. LORIGUILLA:

Construido en el año 1967, recoge las aguas de los ríos Turia y Tuejar, su presa está ubicada en el municipio de Loriguilla, provincia de Valencia, a 295 m de altitud. El embalse está destinado fundamentalmente al riego.

La máxima profundidad de la columna de agua en el punto de muestreo se dio en enero de 2009, con 24 m, y en el verano de 2007, la mínima, con 17 m de profundidad. La conductividad se situó entre 1,0 y 1,3 mS/cm y el pH, entre 7,7 y 8,2.

La concentración de fósforo total varió mucho durante el periodo de estudio. En el primer muestreo era muy elevada, de 0,24 mg/l, tras lo cual descendió a menos de 0,10 mg/l hasta el verano de 2008, cuando de nuevo aumentó su concentración hasta un máximo de 0,14 (verano de 2009). Estos niveles de fósforo total corresponderían en la clasificación del grado de eutrofia de lagos y embalses propuesta por la *OECD* (1982), a un descenso desde niveles hipertróficos a prácticamente oligotróficos en 2007 y 2008 y algo mesotróficos en 2009. En cuanto a la concentración de nitrógeno, fueron constantes tanto el nitrógeno total (alrededor de los 6 mg/l), como el nitrógeno Kjeldahl (inferior a 1 mg/l), ambas variables aumentaron respectivamente a 8 mg/l y 4 mg/l en el último muestreo de verano de 2009.

La biomasa de fitoplancton encontrada fue menor en invierno, no superando en ningún caso 1 mm³/l; por tanto, embalse oligotrófico (Willén, 2000). En verano se encontraron valores mayores, aunque no superiores a los 2,5 mm³/l, correspondientes a un estado mesotrófico. La concentración de clorofila *a* máxima que se dio en el verano de 2008 no indica que se perdiera el estado oligotrófico. En cuanto a las medidas de profundidad del disco de Secchi, fueron mayores en los inviernos (6,0-8,0 m) que en los veranos (3,0-4,0 m de profundidad) y elevadas en general.

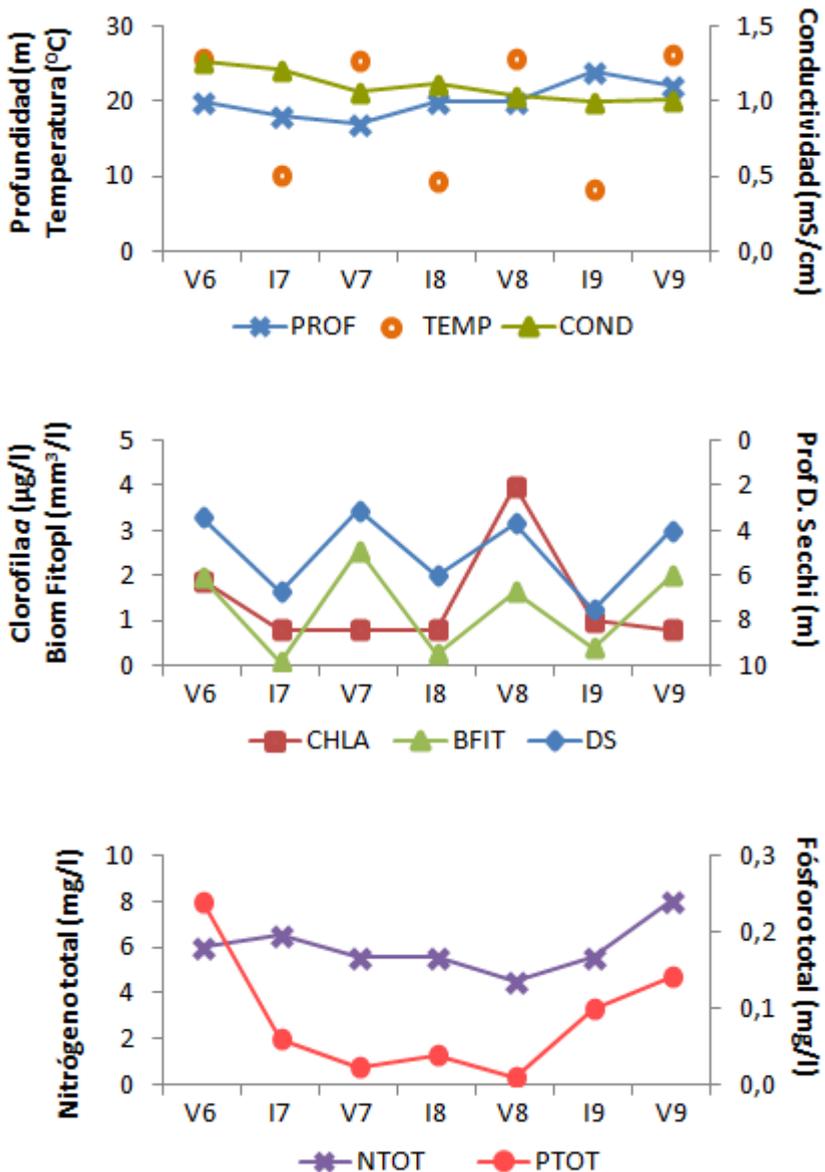


Figura 12. Variables limnológicas del embalse de Loriguilla desde el verano de 2006 al verano de 2009. Abreviaturas, como en el Anexo 3. V=verano, I=invierno; 6=2006; 7=2007; 8=2008; 9=2009.

13. ARENÓS:

Construido en el año 1980, está situado en el río Mijares; su presa se ubica en el municipio de Montanejos, provincia de Castellón, a 563 m de altitud.

El embalse fue vaciado por obras en el verano de 2006; en el primer muestreo el volumen embalsado era sólo del 4%. Progresivamente fue llenándose y alcanzó 59 m en el invierno de 2009. Su principal uso es almacenar agua para riego. La conductividad se situó entre 0,6 y 0,9 mS/cm; y el pH, entre 7,9 y 8,2.

La concentración de fósforo total fluctuó durante el periodo de estudio: picos de 0,16 y 0,14 mg/l en el verano de 2006 e invierno de 2008, respectivamente; el resto del tiempo los valores fueron inferiores a 0,10 mg/l; se mantuvo, pues, dentro del rango eutrófico, con esos dos picos hipertróficos, siguiendo a la *OECD* (1982). La concentración de nitrógeno total también fluctuó, siendo los valores de invierno mayores a los del verano; el promedio de todo el periodo de estudio fue de 4 mg/l. El nitrógeno Kjeldahl se mantuvo constante e inferior a 1 mg/l.

La biomasa de fitoplancton fue menor en invierno, no superando en ningún caso 1 mm³/l; por tanto se puede suponer oligotrófico al embalse, salvo en el verano de 2009 cuando superó los 3 mm³/l y, se consideraría mesotrófico (Willén, 2000). La concentración de clorofila *a* máxima no superó los 2 µg/l, demostrando un carácter oligotrófico del embalse hasta el último muestreo en el verano de 2009, en el que la concentración alcanzada indicaría mesotrofia (*OECD*, 1982). En cuanto a las medidas de profundidad del disco de Secchi, todas han sido cercanas a los 4,0 m, con excepción de los de verano de 2006 y 2009 cuando alcanzó sólo un metro de profundidad.

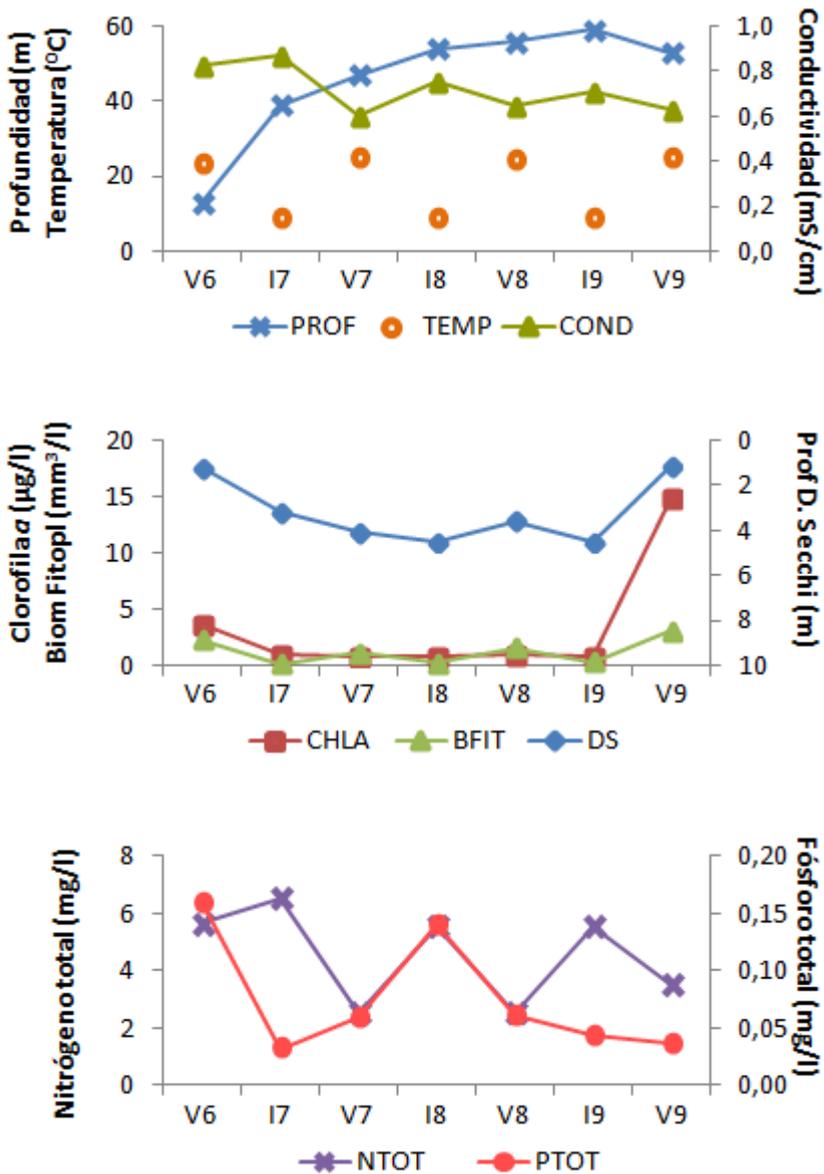


Figura 13. Variables limnológicas del embalse de Arenós desde el verano de 2006 al verano de 2009. Abreviaturas, como en el Anexo 3. V=verano, I=invierno; 6=2006; 7=2007; 8=2008; 9=2009.

14. SITJAR:

Construido en el año 1960, está situado en el río Mijares; su presa está ubicada en el municipio de Onda, provincia de Castellón, a 149 m de altitud. El embalse está destinado fundamentalmente al riego.

La máxima profundidad de la columna de agua en el punto de muestreo ocurrió en enero de 2008, con 28 m, y la mínima, en enero de 2007 con 15 m de profundidad. La conductividad se situó entre 0,7 y 1,0 mS/cm, y el pH, entre 7,7 y 8,3.

La concentración de fósforo total presentó tres niveles distintos: en 2006 y 2007 se mantuvo alrededor de 0,07 mg/l, en 2008 bajó a 0,01 mg/l y en 2009 se incrementó hasta 0,32 y 0,18 mg/l (invierno y verano, respectivamente). Estos niveles de fósforo total corresponderían, según la *OECD* (1982), a la oligo-mesotrofia hasta que en 2009 llegó a tener la condición de hipertrófia. La concentración de nitrógeno total fue constante en torno a los 3,5 mg/l, con excepción de un pico de 6,0 mg/l en el invierno de 2009; la dinámica del nitrógeno Kjeldahl fue similar, pero con valores menores, en torno a los 0,5 mg/l, y con un pico de 2 mg/l en el invierno de 2009.

La biomasa de fitoplancton fue muy baja, no superando en ningún caso 1 mm³/l; oligotrofia, según Willén (2000). La concentración de clorofila *a* fue, al igual que la biomasa de fitoplancton, baja durante todo el periodo de estudio y sus valores nunca llegaron a sobrepasar aquellos que indican mesotrofia (*OECD*, 1982). En cuanto a las medidas de profundidad del disco de Secchi, destacaron los 9,0 m observados en enero de 2008 y los cercanos a 5,0 de enero de 2009 y agosto de 2006, el resto de medidas del disco de Secchi estuvieron próximas a los 2,0 m.

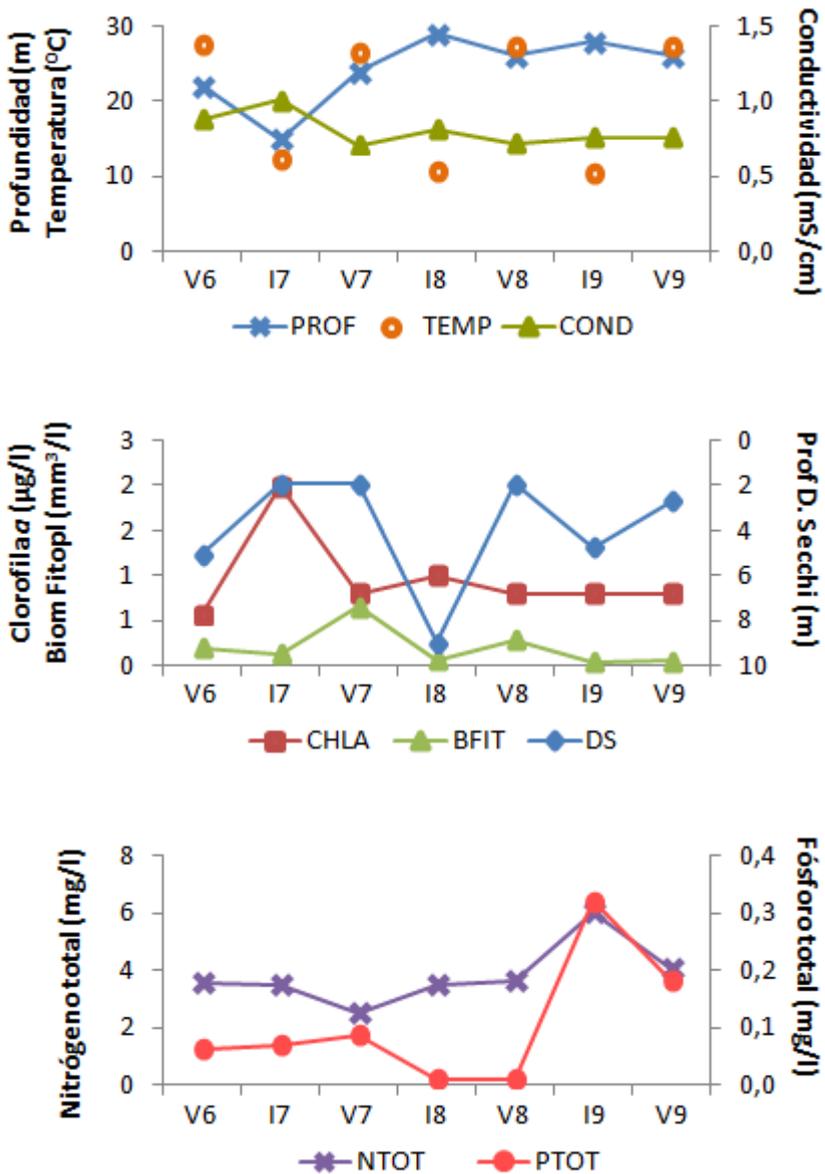


Figura 14. Variables limnológicas del embalse de Sitjar desde el verano de 2006 al verano de 2009. Abreviaturas, como en el Anexo 3. V=verano, I=invierno; 6=2006; 7=2007; 8=2008; 9=2009.

15. MARÍA CRISTINA:

Construido en el año 1920, está situado en el río La Viuda; su presa se encuentra en los municipios de Alcora y Castellón de la Plana, provincia de Castellón, a 123 m de altitud. El embalse se destina fundamentalmente al riego.

La máxima profundidad de la columna de agua en el punto de muestreo durante el periodo de estudio fue de 7 m, que se dio en enero de 2008 y 2009 y agosto de 2008; y en el verano de 2007 tuvo sólo 3 m de profundidad. La conductividad se situó entre 0,5 y 0,9 mS/cm; y el pH, entre 7,5 y 8,6.

La concentración de fósforo total presentó suaves fluctuaciones sobre un valor promedio de todo el periodo de estudio de 0,06 mg/l. Este nivel de fósforo total correspondería a aguas eutróficas en la clasificación del grado de eutrofia de lagos y embalses propuesta por la *OECD* (1982). En cuanto a la concentración de nitrógeno total presentó una dinámica del tipo diente de sierra con valores mayores en invierno (4,6 - 6 mg/l) que en verano (1,2 - 2,6 mg/l). El nitrógeno Kjeldahl presenta en su mayoría valores bajos, de 0,5-1 mg/l, con la excepción de un valor más elevado (2 mg/l), encontrado en el invierno de 2009.

La biomasa de fitoplancton encontrada fue menor en invierno, no superando en ningún caso 1 mm³/l; por tanto, se puede considerar que su estado fue oligotrófico (Willén, 2000). Sin embargo, en verano se dieron valores más elevados, aunque decrecientes, desde 2006 a 2009 (6 - 3 - 2 - 1 mm³/l), correspondientes a un descenso desde un estado eutrófico hasta otro oligotrófico. En cuanto a las medidas de profundidad del disco de Secchi, todas han sido cercanas a 1,0 m, con excepción de enero de 2009, cuando se constataron más de 3,0 m de profundidad.

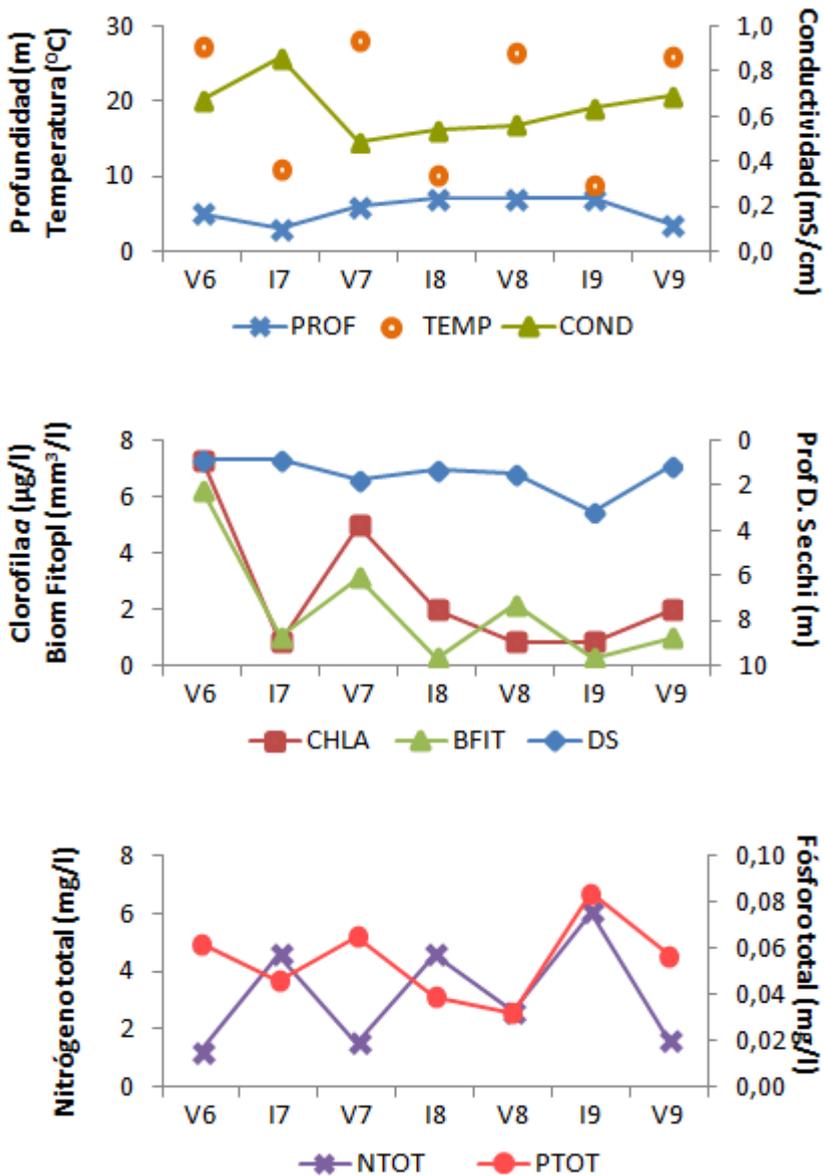


Figura 15. Variables limnológicas del embalse de María Cristina desde el verano de 2006 al verano de 2009. Abreviaturas, como en el Anexo 3. V=verano, I=invierno; 6=2006; 7=2007; 8=2008; 9=2009.

16. REGAJO:

Construido en el año 1959, está situado en el río Palancia; su presa está ubicada en el municipio de Jérica, provincia de Castellón, a 403 m de altitud. El embalse está destinado fundamentalmente al riego.

La máxima profundidad de la columna de agua en el punto de muestreo tuvo lugar en enero de 2008 y 2009 y en agosto de 2008 con 13 m, y en el verano de 2006, tras el periodo de sequía, sólo había 10 m de profundidad. La conductividad se situó entre 0,5 y 0,7 mS/cm; y el pH, entre 7,7 y 8,3.

La concentración de fósforo total varió mucho durante el periodo de estudio. En el primer muestreo la concentración era elevada, 0,16 mg/l, tras lo cual descendió y se mantuvo más baja (mínimo de 0,01 mg/l en el verano de 2007) hasta el verano de 2008, a partir de cuyo momento aumentó de nuevo hasta un máximo de 0,8 mg/l en el verano de 2009. Estos niveles de fósforo total, considerados anualmente, situarían al embalse como eutrófico, llegando en 2009 a hipertrófico (OECD, 1982). En cuanto a la concentración de nitrógeno, se observa el típico diente de sierra del nitrógeno total, con valores mayores en invierno (4,6 - 6,0 mg/l) que en verano (1,0 - 3,0 mg/l). El nitrógeno Kjeldahl se mantiene en valores bajos, 0,5-1 mg/l.

La biomasa de fitoplancton encontrada fue relativamente elevada y bastante variable, alternando entre 0,4 y 6,3 mm³/l, globalmente es propia de un sistema eutrófico (Willén, 2000). Con sus máximos de invierno la concentración de clorofila *a* indica estado de, al menos, mesotrofia (OECD, 1982). En cuanto a las medidas de profundidad del disco de Secchi detectadas se han situado entre 2,0 y 4,0 m de profundidad.

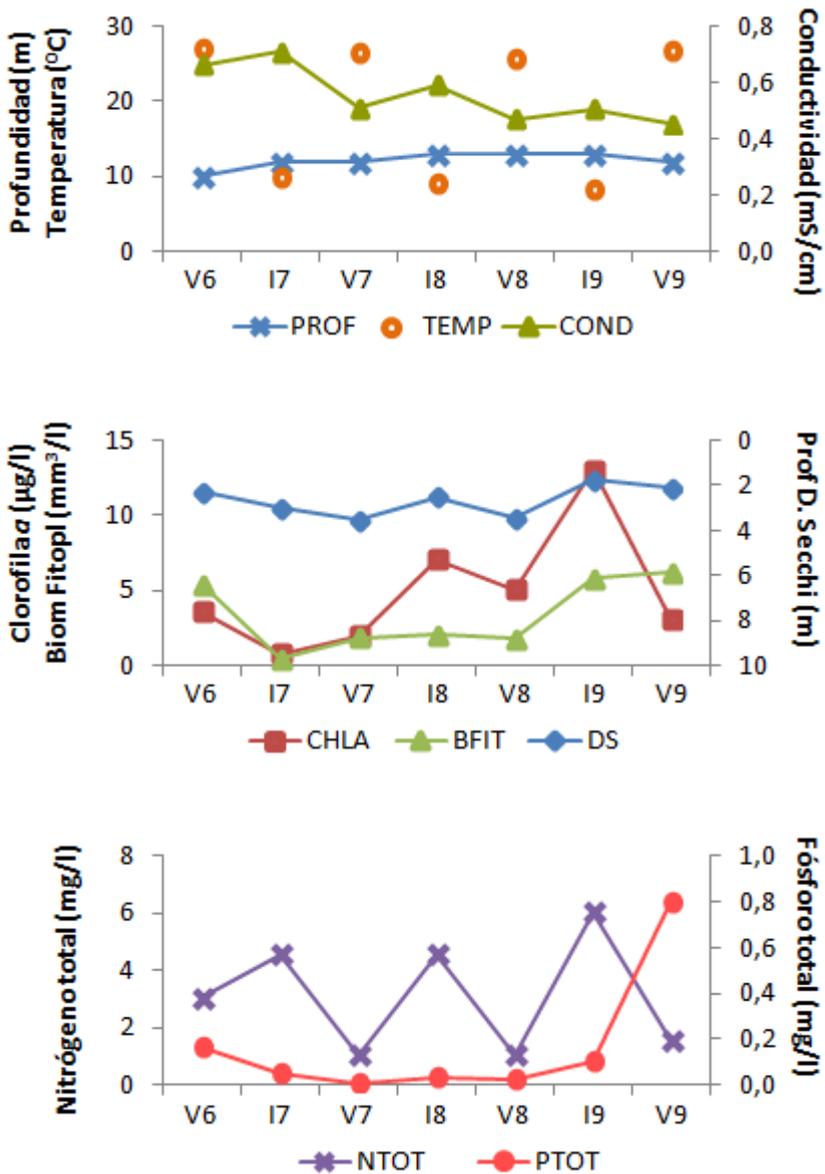


Figura 16. Variables limnológicas del embalse de Regajo desde el verano de 2006 al verano de 2009. Abreviaturas, como en el Anexo 3. V=verano, I=invierno; 6=2006; 7=2007; 8=2008; 9=2009.

17. BENIARRÉS:

Construido en el año 1958, está situado en el río Serpis; su presa está en el municipio de Beniarrés, provincia de Alicante, a 309 m de altitud. El embalse está destinado al riego.

La máxima profundidad de la columna de agua en el punto de muestreo fue de 19 m y se ha observado de 2008 a 2009 (veranos e inviernos), y en el verano de 2007 sólo se alcanzó los 13 m de profundidad. La conductividad se situó entre los 0,7 y 1,5 mS/cm; y el pH entre, 7,9 y 8,8.

La concentración de fósforo total fue muy elevada, hasta 0,41 mg/l, durante todo el periodo de estudio, con la única excepción de enero de 2008 (0,01 mg/l); por tanto se considera un embalse hipertrófico (OECD, 1982). La concentración de nitrógeno también fue muy elevada, aunque su dinámica fuera fluctuante, con máximos de más de 10 mg/l (inviernos), y mínimos, próximos a 1 mg/l (veranos). El nitrógeno Kjeldahl permaneció constante alrededor de 1,5 mg/l).

La biomasa de fitoplancton encontrada fue muy elevada, superando en casi todos los casos los 2,5 mm³/l y la concentración de clorofila *a* resultó superior en algunos momentos a 25 µg/l; por tanto, se puede considerar este embalse como eutrófico e incluso hipereutrófico (OECD, 1982; Willén, 2000). En cuanto a las medidas de profundidad del disco de Secchi, éstas siempre han sido inferiores a un metro.

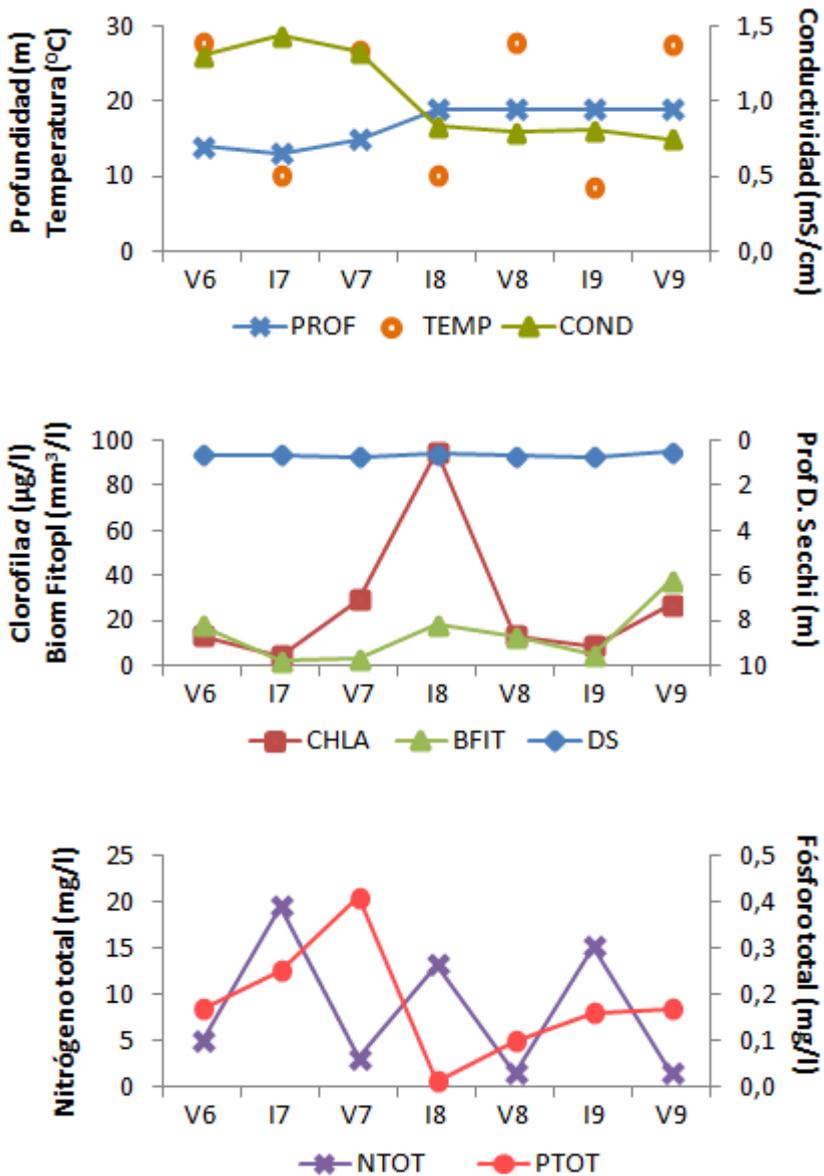


Figura 17. Variables limnológicas del embalse de Beniarrés desde el verano de 2006 al verano de 2009. Abreviaturas, como en el Anexo 3. V=verano, I=invierno; 6=2006; 7=2007; 8=2008; 9=2009.

18. GUADALEST:

Construido en el año 1964, está situado en el río Guadalest, con su presa ubicada en los municipios de Castell de Guadalest y Benimantell, provincia de Alicante, a 372 m de altitud. El embalse está destinado fundamentalmente al riego y abastecimiento.

La máxima profundidad de la columna de agua en el punto de muestreo se dio en enero de 2008 con 38 m y en el verano de 2006, tras el periodo de sequía, se redujo a 20 m. La conductividad se situó entre los 0,3 y 0,4 mS/cm; y el pH, entre 7,5 y 8,2.

La concentración de fósforo total sufrió importantes oscilaciones durante el periodo de estudio, presentando elevados picos de concentración, desde 0,35 en el invierno de 2007 a 0,01 mg/l en los veranos de 2008 y 2009. El resto de muestreos mantuvo concentraciones más bajas, en torno a 0,01-0,02 mg/l. Estos niveles de fósforo total suponen eutrofia todo el tiempo e incluso hipertrofia en 2007 (*OECD*, 1982). En cuanto a la concentración de nitrógeno, el nitrógeno total presentó concentraciones elevadas durante todo el periodo, con un valor promedio de 6 mg/l. El nitrógeno Kjeldahl fue constante y bajo (0,5 mg/l), con excepción del invierno de 2009, cuando aumentó a 2 mg/l.

La biomasa de fitoplancton resultó muy baja, no superando en ningún caso 1 mm³/l, por tanto respecto a esta variable se debería considerar el embalse como oligotrófico (Willén, 2000), al igual que lo indica la concentración de clorofila *a*, la cual nunca superó valores considerados de ultraoligotrofia (*OECD*, 1982). En cuanto a las medidas de profundidad del disco de Secchi, se midieron casi 5,0 m en agosto de 2006 y 2007, y una mínima de 1,4 m en el último muestreo de verano de 2009.

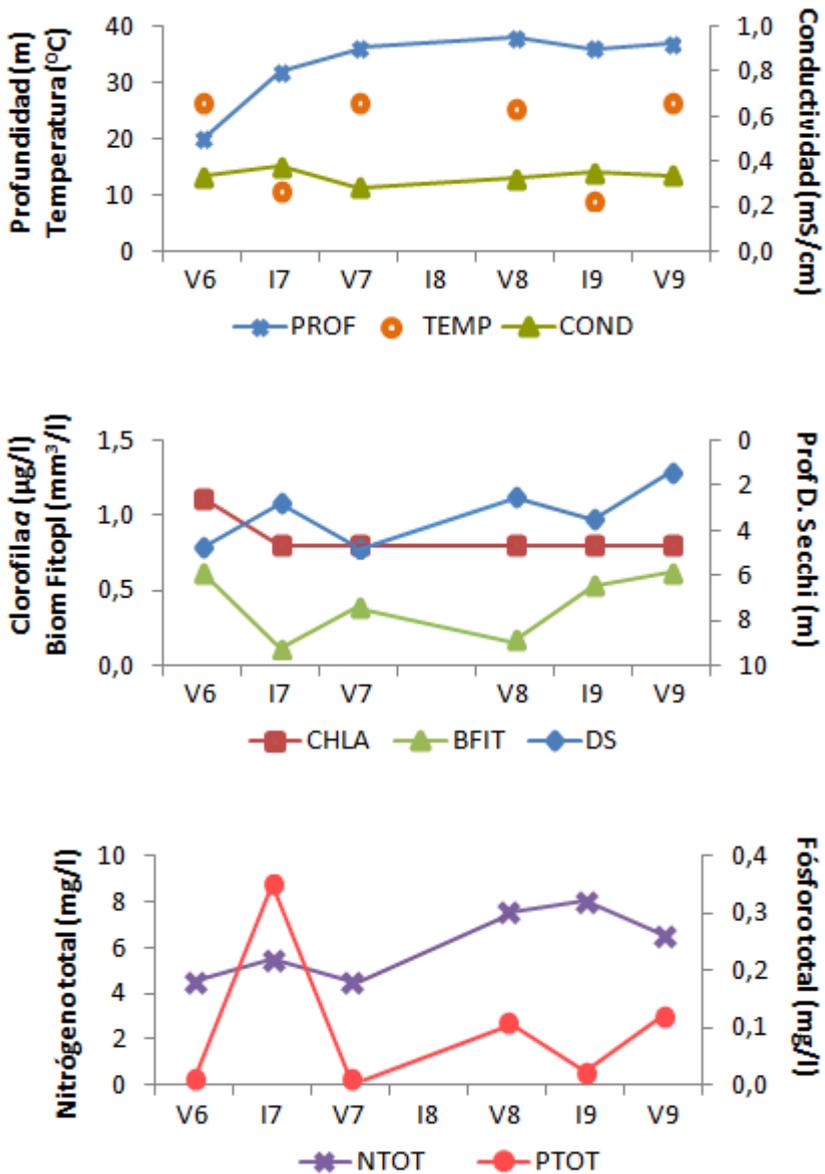


Figura 18. Variables limnológicas del embalse de Guadalest desde el verano de 2006 al verano de 2009. Abreviaturas, como en el Anexo 3. V=verano, I=invierno; 6=2006; 7=2007; 8=2008; 9=2009.

19. AMADORIO:

Construido en el año 1957, recoge las aguas de los ríos Amadorio y Sella, su presa se sitúa dentro del municipio de Villajoyosa, provincia de Alicante, a 115 m de altitud. El embalse está destinado fundamentalmente al riego y abastecimiento.

La máxima profundidad de la columna de agua en el punto de muestreo se observó en enero de 2008 y 2009, con 35 m, y en el verano de 2007 fue mínima, con 20 m de profundidad. La conductividad se situó entre 0,8 y 1,3 mS/cm; y el pH, entre 7,7 y 8,6.

La concentración de fósforo total detectada durante la mayoría del periodo estuvo entre 0,08 y 0,15 mg/l, con excepción de un año (verano 2008 - invierno 2009), cuando bajó a 0,01 - 0,02 mg/l. Considerando el valor promedio verano-invierno de cada año, estos niveles de fósforo total corresponderían aguas eutróficas todos los años (*OECD*, 1982). En cuanto a la concentración de nitrógeno, se observaron bastantes fluctuaciones del nitrógeno total, con un máximo de 10,5 mg/l, un mínimo de 2,5 y un promedio de 6 mg/l. El nitrógeno Kjeldahl mantuvo valores entre 0,5 y 2 mg/l.

La biomasa de fitoplancton fue menor en verano, no superando en ningún caso 1 mm³/l, lo cual, según el índice de biomasa fitoplanctónica de Willén (2000), supone un estado oligotrófico de calidad del agua del embalse; sin embargo, en el invierno de 2009 se superó ampliamente este valor (3,7 mm³/l), lo cual se correspondería con la eutrofia. La concentración de clorofila *a*, que covarió con la concentración de biomasa, fue propia de oligotrofia, salvo en el pico de invierno de 2009, cuando se llegó a un máximo propio de sistemas eutróficos. En cuanto a las medidas de profundidad del disco de Secchi, todas han sido ligeramente inferiores a los 2,0 m, con excepción de agosto de 2008, cuando se encontraron hasta 3,5 m de profundidad.

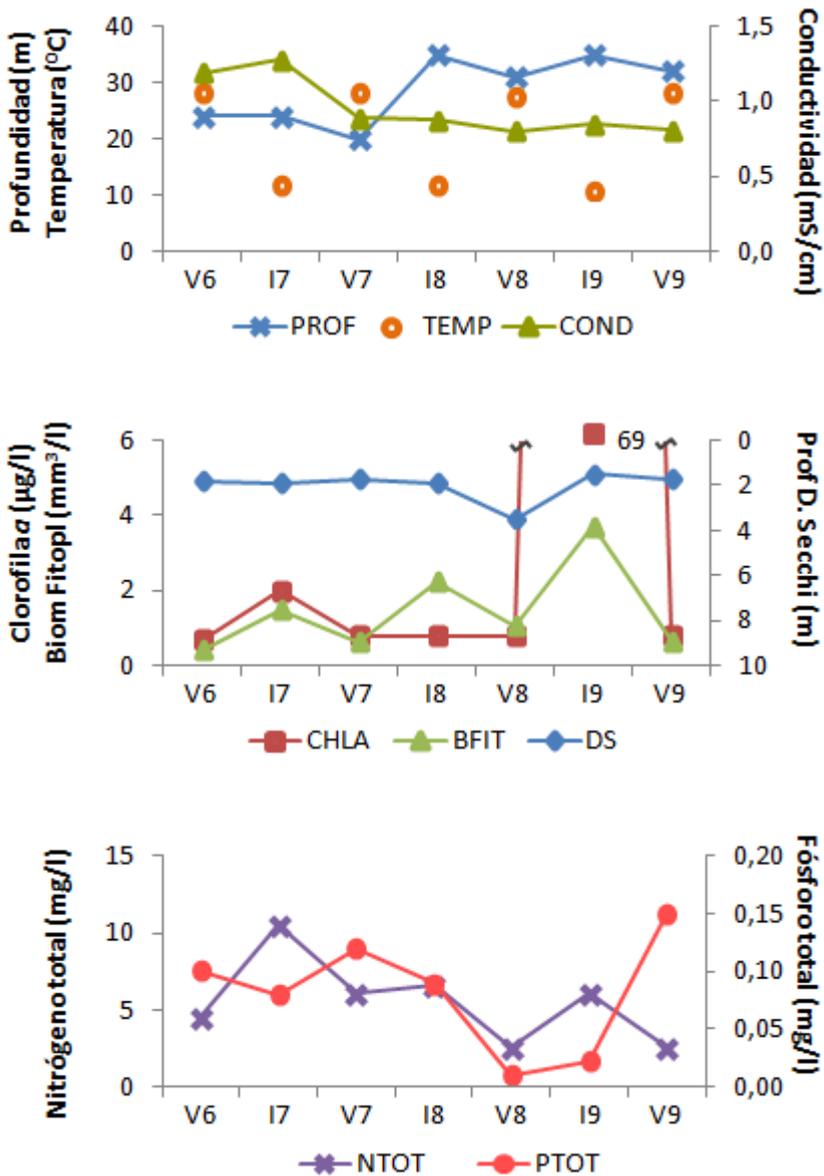


Figura 19. Variables limnológicas del embalse de Amadorio desde el verano de 2006 al verano de 2009. Abreviaturas, como en el Anexo 3. V=verano, I=invierno; 6=2006; 7=2007; 8=2008; 9=2009.

20. TIBI:

Construido en el año 1594, está situado en el río Monnegre (aunque se denomina río Verde antes del embalse), su presa se encuentra en el municipio de Tibi, provincia de Alicante, a 270 m de altitud. El embalse está destinado fundamentalmente al riego.

En los tres inviernos estudiados (2007-2009) se observó la máxima profundidad de la columna de agua en el punto de muestreo, con 11 m, y en el verano de 2009 se encontró la mínima, con 8 m de profundidad. La conductividad medida estuvo entre 2,7 y 3,5 mS/cm; y el pH, entre 7,8 y 8,7.

La concentración de fósforo total fue de 0,02 mg/l en el primer muestreo (verano de 2006); en el resto de muestreos resultó muy elevada, oscilando entre 0,13 y 0,37 mg/l. Estos niveles de fósforo total, mantenidos en el tiempo, corresponderían a hipertrofia, según en la clasificación del grado de eutrofia de lagos y embalses propuesta por la *OECD* (1982). En cuanto al nitrógeno, destacó un importante pico de 14 mg/l en la concentración de nitrógeno total en el invierno de 2007, y el ascenso que se produjo desde verano de 2007 a verano de 2009, de 1 a 6 mg/l. El nitrógeno Kjeldahl, con promedio de todo el periodo de estudio de 1,8 mg/l, presentó un máximo muy elevado (5 mg/l) en el verano de 2009.

La biomasa de fitoplancton fue muy alta, superando en todos los casos los 2,5 mm³/l. Este hecho supone un estado eutrófico de calidad del agua del embalse (Willén, 2000) durante todo el periodo de estudio; se debe destacar que los valores superaron con mucho ese valor de referencia, llegando hasta 26 y 33 mm³/l (verano de 2006 y 2007). La concentración de clorofila *a*, que no covarió con la biomasa de fitoplancton, ostentó valores que reflejan un sistema eutrófico (*OECD*, 1982). En cuanto a las medidas de profundidad del disco de Secchi, también apuntan a un estado de la calidad del agua deteriorado, siendo en todos los casos inferiores a un metro de profundidad.

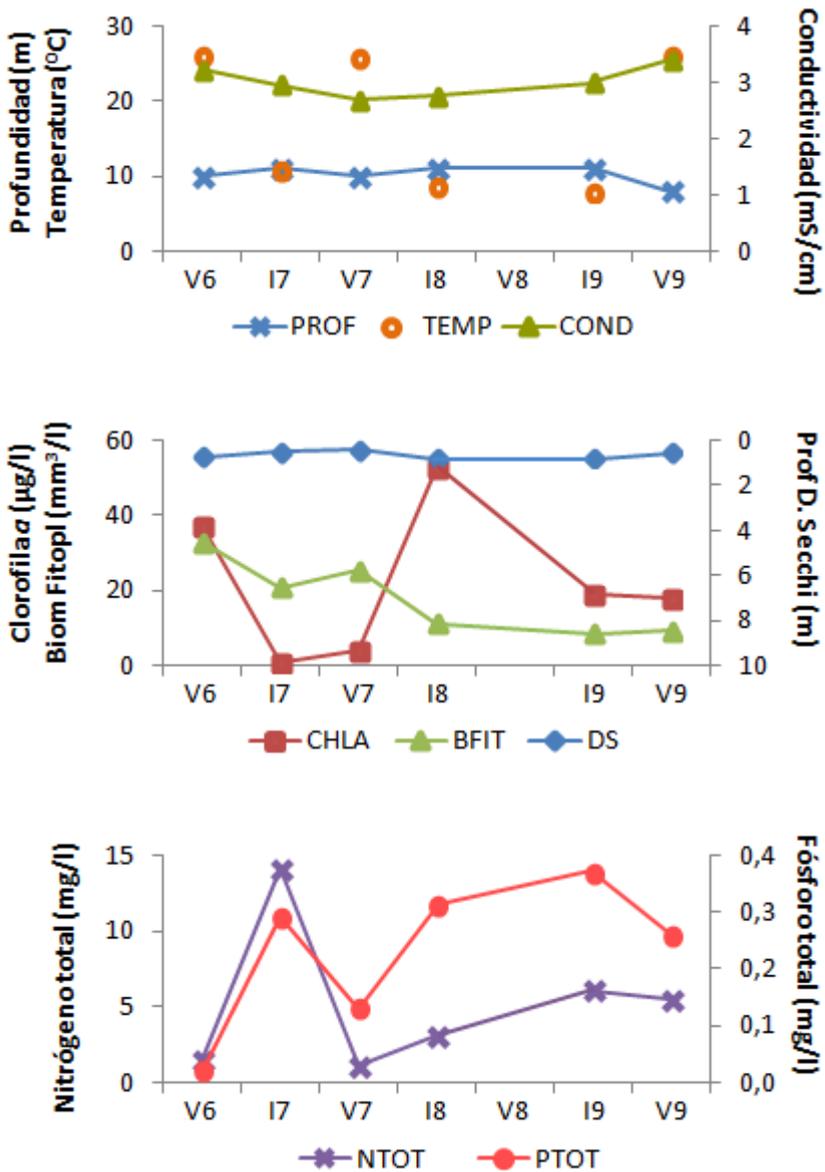


Figura 20. Variables limnológicas del embalse de Tibi desde el verano de 2006 al verano de 2009. Abreviaturas, como en el Anexo 3. V=verano, I=invierno; 6=2006; 7=2007; 8=2008; 9=2009.

Anexo 2.

Estado trófico de los embalses

Para averiguar la relevancia del zooplancton (sus diferentes métricas) en la caracterización del estado trófico de los embalses, primero necesitamos clasificar los embalses de la CHJ (las muestras aquí tratadas) en sus diferentes estados tróficos en base a los parámetros actualmente manejados en seguimiento de la DMA.

El estado trófico en el que se encuentra un ecosistema se estructura en forma de un gradiente que va desde estados oligotróficos (baja concentración de nutrientes, limitada biomasa fitoplanctónica) hasta estados eutróficos (o hipertróficos) que implican una alta carga de nutrientes y elevada biomasa algal, además del estado intermedio entre estos extremos, la mesotrofia. En el caso de los sistemas acuáticos cabe citar a Vollenweider (1986): sus estudios condujeron a demostrar que el fósforo era crucial en los procesos de eutrofización de las aguas epicontinentales, permitiendo por primera vez un modelo cuantitativo que otorgaba un grado de eutrofización a los sistemas en función de su concentración de fósforo. Pero la clasificación del estado trófico de una masa de agua se puede conseguir también con otras variables, como la transparencia del agua y la concentración de clorofila *a* (OCDE, 1982). Sin embargo, el uso de un único indicador puede llevar a conclusiones erróneas respecto al estado trófico (Duggan *et al.*, 2001b), lo que queda patente en estos datos.

Puesto que en el proyecto que permite este trabajo se analizaron muchas variables ambientales, hemos podido clasificar el estado trófico de los embalses siguiendo algunos de los métodos más utilizados (Tabla 7.11). Ninguno de los embalses tiene el mismo estado trófico según los seis criterios que hemos elegido, al igual que le sucedía Duggan *et al.* (2001b) en sus comparaciones. En muchos embalses, la concentración de fósforo total implicaría un estado trófico superior al que indican las demás variables o índices.

Anexo II

Tabla 1. Estado trófico de los embases (desde 1, ultraoligotrófico, a 5, hipertrófico), según la OCDE (1982), el Índice de estado trófico (TSI) de Carlson (1980) y el Índice de Willén (2000). Se indica el valor de la mediana (Med) entre las muestras de invierno (Inv) y verano (Ver) de cada año y el máximo (Máx). La última columna es la mediana de cada fila. Abreviaturas, como en el Anexo 3.

| Embalse | Año | PTOT | | CHLA | | DS | | BFIT | | TSI | Prom | Med |
|-------------------------|------|------|---|------|-----|-----|-----|------|-----|-----|------|-----|
| | | Med | | Med | Máx | Med | Mín | Ver | Inv | | | |
| Bellús | 2006 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5,0 | 5 |
| | 2007 | 5 | 4 | 3 | 5 | 5 | 4 | 4 | 5 | 5 | 4,4 | 5 |
| | 2008 | 5 | 5 | 4 | 5 | 5 | 5 | 5 | 4 | 5 | 4,8 | 5 |
| | 2009 | 5 | 5 | 4 | 5 | 5 | 5 | 5 | 4 | 5 | 4,7 | 5 |
| Beniarrés | 2006 | 5 | 4 | 3 | 5 | 5 | 5 | 5 | 4 | 5 | 4,4 | 5 |
| | 2007 | 5 | 4 | 4 | 5 | 5 | 4 | 3 | 5 | 5 | 4,4 | 5 |
| | 2008 | 4 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 4 | 5 | 4,8 | 5 |
| | 2009 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 4 | 5 | 4,9 | 5 |
| Tibi | 2006 | 5 | 5 | 4 | 5 | 3 | 5 | 5 | 4 | 5 | 4,4 | 5 |
| | 2007 | 5 | 4 | 4 | 5 | 3 | 5 | 5 | 5 | 5 | 4,5 | 5 |
| | 2008 | 5 | 5 | 4 | 5 | 3 | 5 | 5 | 5 | 5 | 4,6 | 5 |
| | 2009 | 5 | 5 | 4 | 5 | 3 | 4 | 4 | 5 | 5 | 4,3 | 4 |
| Forata | 2006 | 5 | 3 | 3 | 5 | 3 | 4 | 5 | 4 | 5 | 3,9 | 4 |
| | 2007 | 5 | 3 | 2 | 5 | 4 | 2 | 5 | 4 | 5 | 3,8 | 4 |
| | 2008 | 5 | 3 | 3 | 4 | 4 | 2 | 2 | 3 | 5 | 3,3 | 3 |
| | 2009 | 5 | 3 | 3 | 4 | 4 | 2 | 4 | 4 | 5 | 3,6 | 4 |
| Amadorio | 2006 | 4 | 1 | 1 | 3 | 3 | 2 | 2 | 3 | 4 | 2,4 | 3 |
| | 2007 | 4 | 2 | 2 | 4 | 4 | 2 | 3 | 4 | 4 | 3,1 | 4 |
| | 2008 | 4 | 3 | 3 | 4 | 3 | 3 | 3 | 3 | 4 | 3,4 | 3 |
| | 2009 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 2 | 4 | 4 | 5 | 3,7 | 4 |
| Regajo | 2006 | 5 | 3 | 2 | 3 | 2 | 4 | 4 | 4 | 5 | 3,3 | 3 |
| | 2007 | 4 | 2 | 1 | 3 | 3 | 3 | 2 | 3 | 4 | 2,6 | 3 |
| | 2008 | 3 | 3 | 2 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 4 | 2,9 | 3 |
| | 2009 | 5 | 4 | 3 | 4 | 2 | 4 | 4 | 4 | 5 | 3,7 | 4 |
| M ^a Cristina | 2006 | 4 | 4 | 3 | 5 | 2 | 4 | 4 | 4 | 5 | 3,7 | 4 |
| | 2007 | 4 | 3 | 2 | 5 | 2 | 4 | 3 | 4 | 4 | 3,4 | 4 |
| | 2008 | 4 | 2 | 2 | 5 | 3 | 3 | 2 | 4 | 5 | 3,1 | 3 |
| | 2009 | 4 | 3 | 3 | 5 | 2 | 2 | 2 | 4 | 5 | 3,0 | 3 |
| Arenós | 2006 | 5 | 3 | 2 | 4 | 4 | 3 | 4 | 4 | 5 | 3,6 | 4 |
| | 2007 | 4 | 1 | 1 | 3 | 3 | 3 | 2 | 3 | 4 | 2,5 | 3 |
| | 2008 | 4 | 2 | 1 | 3 | 3 | 3 | 2 | 4 | 5 | 2,8 | 3 |
| | 2009 | 4 | 3 | 3 | 3 | 4 | 4 | 2 | 4 | 5 | 3,3 | 3 |
| Alarcón | 2006 | 4 | 3 | 2 | 4 | 4 | 4 | 5 | 3 | 4 | 3,4 | 4 |
| | 2007 | 4 | 2 | 2 | 4 | 4 | 3 | 2 | 3 | 4 | 3,0 | 3 |
| | 2008 | 4 | 3 | 2 | 4 | 3 | 3 | 2 | 3 | 4 | 3,0 | 3 |
| | 2009 | 5 | 2 | 1 | 3 | 3 | 3 | 2 | 4 | 5 | 2,7 | 3 |
| Loriguilla | 2006 | 5 | 2 | 1 | 3 | 4 | 3 | 4 | 4 | 5 | 3,1 | 3 |
| | 2007 | 4 | 1 | 1 | 3 | 5 | 4 | 2 | 3 | 4 | 2,9 | 3 |
| | 2008 | 3 | 2 | 2 | 3 | 5 | 3 | 2 | 3 | 4 | 2,9 | 3 |
| | 2009 | 5 | 2 | 1 | 3 | 4 | 3 | 2 | 4 | 5 | 2,9 | 3 |

Tabla 1. Continuación.

| | | | | |
|---------------|-------------|------------|----------|-------------|
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
| Ultraoligotr. | Oligotrofia | Mesotrofia | Eutrofia | Hipertrofia |

| Embalse | Año | PTOT | | CHLA | | DS | | BFIT | | TSI | Prom | Med |
|----------------------|------|------|-----|------|-----|-----|-----|------|---|-----|------|-----|
| | | Med | Máx | Med | Mín | Ver | Inv | | | | | |
| Escalona | 2006 | 4 | 2 | 1 | 4 | 2 | 2 | | 4 | 2,7 | 2 | |
| | 2007 | 4 | 1 | 1 | 3 | 3 | 3 | 2 | 3 | 2,5 | 3 | |
| | 2008 | 3 | 3 | 2 | 4 | 3 | 3 | 2 | 3 | 2,9 | 3 | |
| | 2009 | 4 | 3 | 3 | 4 | 3 | 4 | 3 | | 3,4 | 3 | |
| Arquillo San Blas | 2006 | 4 | 2 | 1 | 4 | 3 | 3 | | 3 | 2,9 | 3 | |
| | 2007 | 4 | 1 | 1 | 4 | 4 | 2 | 3 | 3 | 2,8 | 3 | |
| | 2008 | 4 | 2 | 1 | 4 | 3 | 4 | 2 | 4 | 3,0 | 4 | |
| | 2009 | 5 | 1 | 1 | 3 | 3 | 2 | 2 | | 2,4 | 2 | |
| Benagéber | 2006 | 3 | 2 | 1 | 4 | 3 | 3 | | 2 | 2,6 | 3 | |
| | 2007 | 4 | 1 | 1 | 4 | 3 | 4 | 2 | 3 | 2,8 | 3 | |
| | 2008 | 3 | 3 | 3 | 4 | 4 | 4 | 2 | 3 | 3,3 | 3 | |
| | 2009 | 5 | 2 | 1 | 4 | 3 | 3 | 2 | | 2,9 | 3 | |
| Toba (La) | 2006 | 3 | 2 | 1 | 4 | 3 | 3 | | 3 | 2,7 | 3 | |
| | 2007 | 4 | 1 | 1 | 5 | 3 | 2 | 2 | 4 | 2,8 | 3 | |
| | 2008 | 3 | 2 | 1 | 4 | 3 | 2 | 2 | 3 | 2,5 | 3 | |
| | 2009 | 5 | 2 | 2 | 4 | 4 | 2 | 2 | | 3,0 | 2 | |
| Guadalest | 2006 | 3 | 1 | 1 | 3 | 4 | 2 | | 2 | 2,3 | 2 | |
| | 2007 | 5 | 1 | 1 | 3 | 5 | 2 | 2 | 3 | 2,8 | 3 | |
| | 2008 | 4 | 2 | 1 | 4 | 3 | 2 | | 4 | 2,9 | 3 | |
| | 2009 | 5 | 1 | 1 | 4 | 4 | 2 | 2 | | 2,7 | 2 | |
| Tous | 2006 | 4 | 1 | 1 | 3 | 5 | 2 | | 3 | 2,7 | 3 | |
| | 2007 | 4 | 1 | 1 | 3 | 5 | 2 | 2 | 3 | 2,6 | 3 | |
| | 2008 | 3 | 1 | 1 | 2 | 5 | 2 | 2 | 2 | 2,3 | 2 | |
| | 2009 | 5 | 1 | 1 | 3 | 5 | 2 | 2 | | 2,7 | 2 | |
| Contreras | 2006 | 4 | 1 | 1 | 3 | 4 | 2 | | 3 | 2,6 | 3 | |
| | 2007 | 4 | 1 | 1 | 4 | 5 | 2 | 2 | 3 | 2,8 | 3 | |
| | 2008 | 3 | 3 | 2 | 3 | 4 | 2 | 2 | 2 | 2,6 | 3 | |
| | 2009 | 4 | 1 | 1 | 3 | 3 | 2 | 2 | | 2,3 | 2 | |
| Naranjero | 2006 | 4 | 1 | 1 | 3 | 5 | 2 | | 3 | 2,7 | 3 | |
| | 2007 | 4 | 1 | 1 | 2 | 4 | 2 | 2 | 2 | 2,3 | 2 | |
| | 2008 | 4 | 1 | 1 | 4 | 5 | | 2 | 3 | 2,9 | 3 | |
| | 2009 | 5 | 1 | 1 | 2 | 5 | 2 | 2 | | 2,6 | 2 | |
| Sitjar | 2006 | 5 | 1 | 1 | 3 | 3 | 2 | | 3 | 2,6 | 3 | |
| | 2007 | 4 | 2 | 1 | 4 | 3 | 2 | 2 | 3 | 2,6 | 3 | |
| | 2008 | 3 | 1 | 1 | 3 | 3 | 2 | 2 | 2 | 2,1 | 2 | |
| | 2009 | 5 | 1 | 1 | 3 | 4 | 2 | 2 | | 2,6 | 2 | |
| Cortes | 2006 | 4 | 1 | 1 | 2 | 2 | 3 | | 3 | 2,3 | 2 | |
| | 2007 | 3 | 1 | 1 | 3 | 3 | 2 | 2 | 2 | 2,1 | 2 | |
| | 2008 | 5 | 2 | 2 | 3 | 3 | 3 | 2 | 4 | 3,0 | 3 | |
| | 2009 | 4 | 2 | 1 | 3 | 3 | | 2 | | 2,5 | 3 | |

Otros autores (Duggan *et al.*, 2001b) se han encontrado con el mismo problema y lo han atribuido a una más que probable sobreestimación de los niveles de fósforo total. Los motivos por los que este hecho se puede producir son en parte metodológicos, como que en el análisis no se haya incluido un paso para eliminar la interferencia con el arsénico y la sílice (Downes, 1978) o estructurales: i) los embalses presentan más materia en suspensión, incluso del propio sedimento, que los lagos (Armengol *et al.*, 2003), ii) se procede por integración de muestras de distintas profundidades, incluyendo algunas hipolimnéticas, que suelen tener una mayor riqueza en nutrientes en embalses (Fraile *et al.*, 1995). Vemos pues que la evaluación de la concentración de fósforo para indicar el estado trófico en embalses puede ser compleja por la presencia de mayor cantidad de sedimento, la mayor o menor colmatación, la posible anoxia del hipolimnion y la gestión del agua profunda (usando o no los aliviaderos de fondo).

La otra variable indicadora de estado trófico, la profundidad de visión del disco de Secchi (OCDE, 1982), también puede presentar algunos problemas cuando la pérdida de visión del disco no se deba solamente a la producción primaria, sino a la presencia de sólidos en suspensión. Este efecto es particularmente frecuente en los embalses, donde hay aportes de materia particulada alóctona y resuspensión de sedimento del fondo y de las orillas (Armengol *et al.*, 2003); además, la incorporación de material alóctono presenta un componente estacional. Probablemente esta sea la razón por la cual en el Anexo 2 la inferencia del estado trófico a partir de la profundidad del disco de Secchi resulte en general sobredimensionada si se compara con la obtenida en base a la producción primaria (biomasa de fitoplancton o concentración de clorofila *a*). En cualquier caso, ésta variable supone una mejor discriminación del estado trófico de los embalses que la que proporciona la concentración de fósforo total.

Por lo que respecta al uso del índice del estado trófico (TSI; Carlson, 1980), muchos estudios han mostrado que los lagos o embalses que presentan alguna limitación por nutrientes y/o poseen valores relativamente altos de turbidez no algal, tienden a desviarse del índice (Carlson, 1980; Walker, 1980; Kratzner & Brezonik, 1981, Stednick & Hall, 2002), de modo que algunos autores que trabajan en embalses prefieren usar sistemas de clasificación que

complementen al TSI, considerando explícitamente los efectos de la turbidez y el nitrógeno (Walker, 1984).

Los otros dos indicadores que hemos utilizado son la biomasa algal y la concentración de clorofila *a*. Ambos, y en especial la concentración de clorofila, discriminan bien entre embalses en cuanto al estado trófico, siendo este último el único que categoriza algunos embalses como ultraoligotróficos. Sin embargo sabemos que en algunos casos podían estar infravalorando el estado trófico real del embalse, en particular en aquellos que presentan una elevada proporción de zooplancton filtrador, ya que podemos estar en una situación de elevado consumo del fitoplancton, sobre todo si dominaban las algas comestibles. Pero también se puede dar una sobrestimación si lo que dominan son algas grandes y/o poco comestibles, por lo que habría menos control por parte los filtradores del plancton. Aquí se pone claramente de manifiesto la importancia que tiene incorporar el zooplancton en la evaluación del estado trófico, como valor complementario a las métricas de los productores primarios.

Anexo 3. Abreviaturas

Tabla 1. Listado de las variables que aparecen abreviadas a lo largo de la tesis. Cabe destacar que no son todas las variables, sino las que han sido nombradas en tablas y figuras de forma abreviada. Se indica (-1m) cuando la medida de la variable fue tomada a un metro de profundidad.

| | |
|-------------|--|
| ALTI | Altitud |
| AREA | Área |
| AVMD | Concentración promedio de algas verdes en la columna de agua |
| AVMX | Concentración máxima de algas verdes en la columna de agua |
| BFIT | Biomasa de fitoplancton |
| CAPM | Capacidad máxima |
| CHLA | Concentración de clorofila <i>a</i> (extracción) |
| CLMD | Concentración promedio de clorofila <i>a</i> de la columna de agua |
| CLMX | Concentración máxima de clorofila <i>a</i> de la columna de agua |
| COND | Conductividad (-1m) |
| DS | Profundidad de visión del Disco de Secchi |
| EDAD | Edad |
| LATI | Latitud |
| LONG | Longitud |
| NKJE | Concentración de nitrógeno Kjeldahl |
| NNIT | Concentración de nitratos |
| NTOT | Concentración de nitrógeno total |
| OXIG | Concentración de oxígeno disuelto (-1m) |
| OXPC | Porcentaje de saturación de oxígeno disuelto (-1m) |
| PH | pH (-1m) |
| PROF | Profundidad en la presa |
| PSOL | Concentración de fosfatos (ortofosfato) |
| PTOT | Concentración de fósforo total |
| TEMP | Temperatura (-1m) |
| TURB | Turbidez (-1m) |
| VOLU | Volumen embalsado |

Tabla 2. Listado de las especies de zooplancton que aparecen abreviadas a lo largo de la tesis. Cabe destacar que no se trata de todas las especies, sino las que han sido nombradas en tablas y figuras de forma abreviada.

| | | |
|-------------------|----------------------------|---|
| ROTÍFEROS | AG | <i>Asplanchna girodi</i> |
| | AO | <i>Ascomorpha ovalis</i> |
| | AP | <i>Asplanchna priodonta</i> |
| | AS | <i>Ascomorpha saltans</i> |
| | BA | <i>Brachionus angularis</i> |
| | BC | <i>Brachionus calyciflorus</i> |
| | BP | <i>Brachionus plicatilis</i> |
| | BV | <i>Brachionus variabilis</i> |
| | CO | <i>Collotheca</i> spp. |
| | FI | <i>Filinia</i> spp. |
| | HM | <i>Hexarthra mira</i> |
| | HO | <i>Hexarthra oxyuris</i> |
| | KC | <i>Keratella cochlearis</i> |
| | KQ | <i>Keratella quadrata</i> |
| | KR | <i>Keratella tropica</i> |
| | KT | <i>Keratella cochlearis</i> var. <i>tecta</i> |
| | NO | <i>Notholca</i> spp. |
| | PD | <i>Polyarthra dolichoptera</i> |
| | PM | <i>Polyarthra major</i> |
| | PR | <i>Polyarthra remata</i> |
| PS | <i>Pompholyx sulcata</i> | |
| SO | <i>Synchaeta oblonga</i> | |
| SP | <i>Synchaeta pectinata</i> | |
| CLADÓCEROS | BL | <i>Bosmina longirostris</i> |
| | CD | <i>Ceriodaphnia dubia</i> |
| | CP | <i>Ceriodaphnia pulchella</i> |
| | CR | <i>Ceriodaphnia reticulata</i> |
| | DG | <i>Daphnia galeata</i> |
| | DM | <i>Diaphanosoma mongolianum</i> |
| | DP | <i>Daphnia pulex</i> |
| | MM | <i>Moina micrura</i> |
| COPÉPODOS | AR | <i>Acanthocyclops americanus</i> |
| | CN | <i>Copidodiaptomus numidicus</i> |
| | CA | <i>Cyclops</i> cf. <i>abyssorum</i> |
| | NA | <i>Neolovenulla alluaudi</i> |
| | TP | <i>Tropocyclops prasinus</i> |

Tabla 3. Listado de las abreviaturas de las muestras; cada código está formado de tres letras que indican el nombre del embalse, una letra que especifica si es una muestra de invierno (I) o verano (V) y un número que detalla el año de la toma.

| | | | | | |
|--------------|------------------|-------------|--------------|----------------|-------------|
| ALAI7 | Alarcón | Enero 2007 | FORI7 | Forata | Enero 2007 |
| ALAI8 | Alarcón | Enero 2008 | FORI8 | Forata | Enero 2008 |
| ALAI9 | Alarcón | Enero 2009 | FORI9 | Forata | Enero 2009 |
| ALAV6 | Alarcón | Agosto 2006 | FORV6 | Forata | Agosto 2006 |
| ALAV7 | Alarcón | Agosto 2007 | FORV7 | Forata | Agosto 2007 |
| ALAV8 | Alarcón | Agosto 2008 | FORV8 | Forata | Agosto 2008 |
| ALAV9 | Alarcón | Julio 2009 | FORV9 | Forata | Julio 2009 |
| AMAI7 | Amadorio | Enero 2007 | GUAI7 | Guadalest | Enero 2007 |
| AMAI8 | Amadorio | Enero 2008 | | | |
| AMAI9 | Amadorio | Enero 2009 | GUAI9 | Guadalest | Enero 2009 |
| AMAV6 | Amadorio | Agosto 2006 | GUAV6 | Guadalest | Agosto 2006 |
| AMAV7 | Amadorio | Agosto 2007 | GUAV7 | Guadalest | Agosto 2007 |
| AMAV8 | Amadorio | Agosto 2008 | GUAV8 | Guadalest | Agosto 2008 |
| AMAV9 | Amadorio | Julio 2009 | GUAV9 | Guadalest | Julio 2009 |
| AREI7 | Arenós | Enero 2007 | LORI7 | Loriguilla | Enero 2007 |
| AREI8 | Arenós | Enero 2008 | LORI8 | Loriguilla | Enero 2008 |
| AREI9 | Arenós | Enero 2009 | LORI9 | Loriguilla | Enero 2009 |
| AREV6 | Arenós | Agosto 2006 | LORV6 | Loriguilla | Agosto 2006 |
| AREV7 | Arenós | Agosto 2007 | LORV7 | Loriguilla | Agosto 2007 |
| AREV8 | Arenós | Agosto 2008 | LORV8 | Loriguilla | Agosto 2008 |
| AREV9 | Arenós | Julio 2009 | LORV9 | Loriguilla | Julio 2009 |
| ARQI7 | Arquillo St Blas | Enero 2007 | MCRI7 | María Cristina | Enero 2007 |
| ARQI8 | Arquillo St Blas | Enero 2008 | MCRI8 | María Cristina | Enero 2008 |
| ARQI9 | Arquillo St Blas | Enero 2009 | MCRI9 | María Cristina | Enero 2009 |
| ARQV6 | Arquillo St Blas | Agosto 2006 | MCRV6 | María Cristina | Agosto 2006 |
| ARQV7 | Arquillo St Blas | Agosto 2007 | MCRV7 | María Cristina | Agosto 2007 |
| ARQV8 | Arquillo St Blas | Agosto 2008 | MCRV8 | María Cristina | Agosto 2008 |
| ARQV9 | Arquillo St Blas | Julio 2009 | MCRV9 | María Cristina | Julio 2009 |
| BELI7 | Bellús | Enero 2007 | NARI7 | Naranjero | Enero 2007 |
| BELI8 | Bellús | Enero 2008 | NARI8 | Naranjero | Enero 2008 |
| BELI9 | Bellús | Enero 2009 | NARI9 | Naranjero | Enero 2009 |
| BELV6 | Bellús | Agosto 2006 | NARV6 | Naranjero | Agosto 2006 |
| BELV7 | Bellús | Agosto 2007 | NARV7 | Naranjero | Agosto 2007 |
| BELV8 | Bellús | Agosto 2008 | | | |
| BELV9 | Bellús | Julio 2009 | NARV9 | Naranjero | Julio 2009 |

Continuación tabla 3.

| | | | | | |
|--------------|-----------|-------------|--------------|---------|-------------|
| BNGI7 | Benagéber | Enero 2007 | REGI7 | Regajo | Enero 2007 |
| BNGI8 | Benagéber | Enero 2008 | REGI8 | Regajo | Enero 2008 |
| BNGI9 | Benagéber | Enero 2009 | REGI9 | Regajo | Enero 2009 |
| BNGV6 | Benagéber | Agosto 2006 | REGV6 | Regajo | Agosto 2006 |
| BNGV7 | Benagéber | Agosto 2007 | REGV7 | Regajo | Agosto 2007 |
| BNGV8 | Benagéber | Agosto 2008 | REGV8 | Regajo | Agosto 2008 |
| BNGV9 | Benagéber | Julio 2009 | REGV9 | Regajo | Julio 2009 |
| BNRI7 | Beniarrés | Enero 2007 | SITI7 | Sitjar | Enero 2007 |
| BNRI8 | Beniarrés | Enero 2008 | SITI8 | Sitjar | Enero 2008 |
| BNRI9 | Beniarrés | Enero 2009 | SITI9 | Sitjar | Enero 2009 |
| BNRV6 | Beniarrés | Agosto 2006 | SITV6 | Sitjar | Agosto 2006 |
| BNRV7 | Beniarrés | Agosto 2007 | SITV7 | Sitjar | Agosto 2007 |
| BNRV8 | Beniarrés | Agosto 2008 | SITV8 | Sitjar | Agosto 2008 |
| BNRV9 | Beniarrés | Julio 2009 | SITV9 | Sitjar | Julio 2009 |
| CONI7 | Contreras | Enero 2007 | TIBI7 | Tibi | Enero 2007 |
| CONI8 | Contreras | Enero 2008 | TIBI8 | Tibi | Enero 2008 |
| CONI9 | Contreras | Enero 2009 | TIBI9 | Tibi | Enero 2009 |
| CONV6 | Contreras | Agosto 2006 | TIBV6 | Tibi | Agosto 2006 |
| CONV7 | Contreras | Agosto 2007 | TIBV7 | Tibi | Agosto 2007 |
| CONV8 | Contreras | Agosto 2008 | | | |
| CONV9 | Contreras | Julio 2009 | TIBV9 | Tibi | Julio 2009 |
| CORI7 | Cortes II | Enero 2007 | TOBI7 | La Toba | Enero 2007 |
| CORI8 | Cortes II | Enero 2008 | TOBI8 | La Toba | Enero 2008 |
| CORI9 | Cortes II | Enero 2009 | TOBI9 | La Toba | Enero 2009 |
| CORV6 | Cortes II | Agosto 2006 | TOBV6 | La Toba | Agosto 2006 |
| CORV7 | Cortes II | Agosto 2007 | TOBV7 | La Toba | Agosto 2007 |
| CORV8 | Cortes II | Agosto 2008 | TOBV8 | La Toba | Agosto 2008 |
| | | | TOBV9 | La Toba | Julio 2009 |
| ESCI7 | Escalona | Enero 2007 | TOUI7 | Tous | Enero 2007 |
| ESCI8 | Escalona | Enero 2008 | TOUI8 | Tous | Enero 2008 |
| ESCI9 | Escalona | Enero 2009 | TOUI9 | Tous | Enero 2009 |
| ESCV6 | Escalona | Agosto 2006 | TOUV6 | Tous | Agosto 2006 |
| ESCV7 | Escalona | Agosto 2007 | TOUV7 | Tous | Agosto 2007 |
| ESCV8 | Escalona | Agosto 2008 | TOUV8 | Tous | Agosto 2008 |
| ESCV9 | Escalona | Julio 2009 | TOUV9 | Tous | Julio 2009 |

