

Funcionamiento de los lagos someros mediterráneos.

E. Bécares, A. Conty, C. Rodríguez-Villafañe, S. Blanco

Área de Ecología, Facultad de Biología, Universidad de León, 24071 León.

Aún existe un importante desconocimiento sobre el funcionamiento de las lagunas o lagos someros mediterráneos. Ante la carencia de estudios propios de estos ambientes, la abundancia de estudios en el norte de Europa ha supuesto una generalización de procesos y características potencialmente aplicables a nuestros lagos. Sin embargo, la comparación de los distintos estudios en ambas zonas demuestra que las lagunas mediterráneas presentan peculiaridades únicas y un funcionamiento significativamente diferente. Tamaños más pequeños, mayor aislamiento, fuertes oscilaciones de la lámina de agua, mayor productividad y ausencia de ciertos grupos tróficos, entre otras, son características distintivas de nuestros sistemas. Estas características tienen importantes implicaciones en la dinámica de sus poblaciones y en la estructura y funcionamiento de las comunidades.

Lagos someros, lagunas y humedales

Los lagos someros o lagunas ocupan una posición intermedia en el gradiente entre un lago y un humedal. En los lagos el ambiente pelágico predomina sobre el ambiente litoral porque el fitoplancton es el productor primario del lago, mientras que en los humedales el ambiente litoral (la vegetación acuática) domina la producción primaria. Los lagos se diferencian además en profundos y someros en función de que exista o no estratificación térmica. Aunque se acepta generalmente el límite de 3 m de profundidad media para distinguir unos de otros (Moss et al., 1994), las condiciones climatológicas, morfológicas y el viento pueden modificar ligeramente dicho límite (Padisak y Reynolds, 2003). En su acepción más coloquial se denomina humedal a un sistema dominado por vegetación acuática que puede estar asociada o no a lagos o ríos. Desde el punto de vista estructural y funcional podemos distinguir dos grandes grupos de humedales. Uno es en los que la vegetación helofítica (plantas emergentes) domina la superficie del sistema. El otro los que por una mayor profundidad del agua los helófitos ocupan menos superficie, siendo la vegetación sumergida (hidrófitos) la parte más significativa. A estos últimos les denominamos lagos someros o lagunas ya que pueden perder la vegetación sumergida y pasar a un estado turbio normalmente dominado por fitoplancton.

Diferencias de funcionamiento entre lagos someros y profundos

El conocimiento de las aguas leníticas estuvo dominado hasta hace pocos años por el estudio de los grandes lagos de la Tierra. Aunque el volumen total de los lagos está dominado por los 20 más grandes y profundos (Wetzel, 2001), son los lagos someros los que dominan numéricamente (Wetzel, 1990) y los que mayor interés han despertado en las últimas décadas (Carpenter y Kitchel, 1993; Scheffer, 1998).

Existen importantes diferencias en la estructura trófica y funcionamiento entre los lagos someros y profundos. La más importante es que, en verano, los lagos profundos de nuestras latitudes muestran una estratificación térmica que separa la parte superior caliente (epilimnion) de la inferior fría (hipolimnion), por lo que se impide la interacción de la capa superior con el sedimento aislando comunidades y procesos en cada una de las diferentes capas. En los lagos profundos los nutrientes y la necromasa procedente del epilimnion, o liberados desde el sedimento, se retienen en el hipolimnion hasta que se produce la mezcla. En los lagos someros no existe esta estratificación, y la masa de agua tiende a estar completamente mezclada como consecuencia del efecto del viento. Esta mezcla constante (polimixis) puede estar amortiguada en función de la cobertura, tipo de vegetación del lago o protección frente al viento. El estrecho contacto entre el sedimento y el agua en los lagos someros provoca un rápido reciclaje de nutrientes y una mayor productividad (Jeppesen et al., 1997b). Por ello los lagos someros son, de forma natural, más eutróficos que los lagos profundos.

Otra diferencia importante entre lagos someros y profundos es el hecho de que la producción primaria, al estar dominada en los primeros por la vegetación acuática, va a configurar interacciones tróficas diferentes ya que las plantas servirán como hábitat y fuente de recursos para una gran cantidad de organismos (Brönmark y Vermaat, 1997). Como consecuencia, los lagos someros poseen una mayor biomasa y producción de invertebrados acuáticos (Diehl y Kornijów, 1998), y la intensidad depredadora de los peces es mayor en los lagos someros que en los profundos (Jeppesen *et al.*, 1997b), existiendo una importante interacción entre las comunidades bentónicas y planctónicas (Vandeboncoeur *et al.*, 2002). Otra diferencia entre lagos someros y profundos es que en los segundos las cianofíceas son el grupo algal dominante en sistemas hipertróficos (Reynolds, 1984), mientras que en los someros las clorofíceas tienden a ser proporcionalmente más importantes (Jensen *et al.*, 1994).

Funcionamiento de los lagos someros. Estados alternativos

El aspecto más importante del funcionamiento de las lagunas es la abundancia de la vegetación sumergida (Jeppesen *et al.*, 1997a). La presencia de esta comunidad puede definir en sí misma el concepto de lago somero como aquel cuyo fondo puede estar cubierto por dicha vegetación (Moss, 1995). Se pueden diferenciar dos grandes grupos de hidrófitos (Margalef, 1983), aquellos con hojas sumergidas o limnófitos (*Myriophyllum* spp., *Chara* spp. y *Ceratophyllum* spp., entre otros) y con límite de profundidad máxima entre 10 y 15 metros, y aquellos con hojas flotantes sobre la superficie (anfífitos) (*Potamogeton* spp. y *Nuphar* spp., entre otros), con unos 3 m de límite de profundidad (el límite entre lagos someros y profundos). El dominio de uno u otro tipo de vegetación, o la ausencia total de la misma, puede estar influido directamente por la turbidez e indirectamente por la concentración de nutrientes (ver el artículo de Meerhoff y Mazzeo en este número de *Ecosistemas*).

Cuando la concentración de nutrientes en el sistema es pequeña (por debajo de 0,025-0,030 mgTP/L) podemos considerar que la laguna es 'oligotrófica', aunque este límite no se corresponda con los rangos generalmente aceptados en lagos profundos según Volenweider y Kerekes (1980). En estas condiciones los lagos suelen tener poca cobertura vegetal y las comunidades acuáticas son relativamente pobres en especies. Las aguas son muy transparentes como consecuencia de la escasa producción de fitoplancton. El control por los depredadores suele ser muy eficaz (Jeppesen, 1998) y las redes tróficas suelen ser cortas (ej. ausencia de piscívoros) debido a las limitaciones energéticas (Oksanen, 1991) (**Fig. 1**).

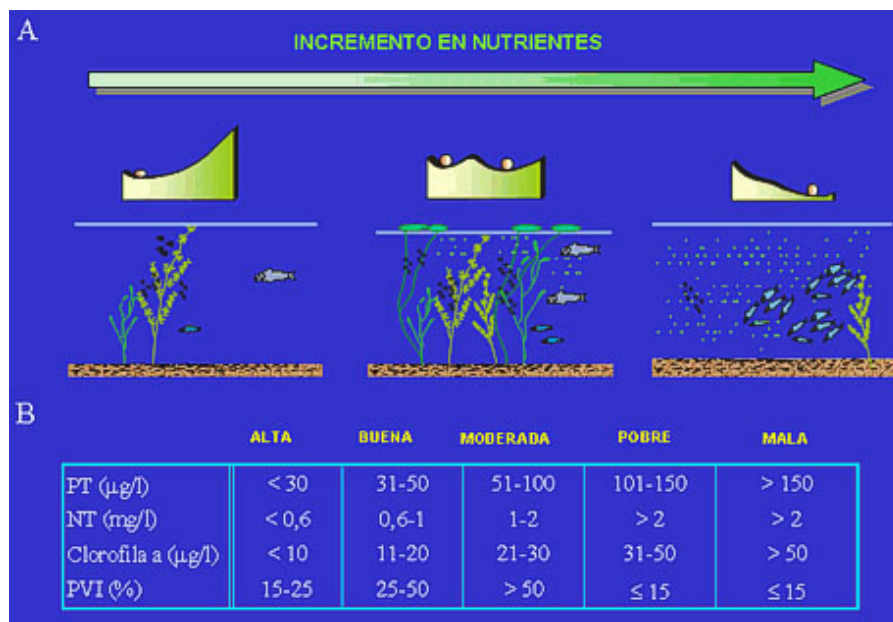


Figura 1. A) Posibles estados alternativos en lagos someros a medida que aumenta la concentración de nutrientes. A concentraciones intermedias los lagos pueden estar en uno u otro estado dependiendo de la presencia o no de vegetación acuática. B) Concentraciones propuestas para clasificar los lagos someros según la Directiva Marco del Agua (Moss *et al.*, 2003).

Con mayores niveles de nutrientes en el lago (entre 0,025 y 0,1 mgTP/L), el zooplancton, los macroinvertebrados, la vegetación, los anfibios y peces, etc. consiguen su máximo de riqueza y biomasa y las redes tróficas se estructuran alcanzando el máximo número de niveles posible (Jeppesen *et al.*, 2000). Las aguas permanecen transparentes debido a diversos mecanismos relacionados con el papel de la vegetación acuática. Por un lado, los macrófitos acuáticos absorben

nutrientes del agua y del sedimento, especialmente nitrógeno, compitiendo eficazmente con el fitoplancton (Ozimek *et al.*, 1993). A ello puede sumarse la menor disponibilidad de luz para el fitoplancton como consecuencia del crecimiento de la vegetación (Cattaneo *et al.*, 1998). Algunas especies de plantas pueden liberar sustancias alelopáticas que disminuyen el crecimiento del perifiton, y en algunos casos podrían estar limitando el crecimiento del fitoplancton (Gross *et al.*, 1996). Las plantas reducen la resuspensión de sedimentos causada por el viento, lo que también evita la resuspensión de nutrientes y la turbidez (Carpenter y Lodge, 1986).

La vegetación influye claramente en el comportamiento de grupos como el zooplancton y los peces. Se ha demostrado que el zooplancton mantiene una migración horizontal en lagos someros de forma que durante el día se mantiene refugiado en la vegetación, donde es difícilmente depredado por los peces de pequeño tamaño (**Fig. 2**). Durante la noche, cuando el riesgo de depredación disminuye, el zooplancton migra hacia las zonas de aguas abiertas (Timm y Moss, 1984; Lauridsen *et al.*, 1996). El refugio del zooplancton en la vegetación permite que su control depredador sobre el fitoplancton se mantenga, aún cuando las concentraciones de nutrientes que favorecen su crecimiento estén en los rangos más altos anteriormente indicados. La abundancia de vegetación también favorece una mayor densidad de ciertos tipos de zooplancton (quidóridos) que tiene en las plantas su hábitat preferente, lo que incrementa la depredación sobre el fitoplancton (Stansfield *et al.*, 1997).

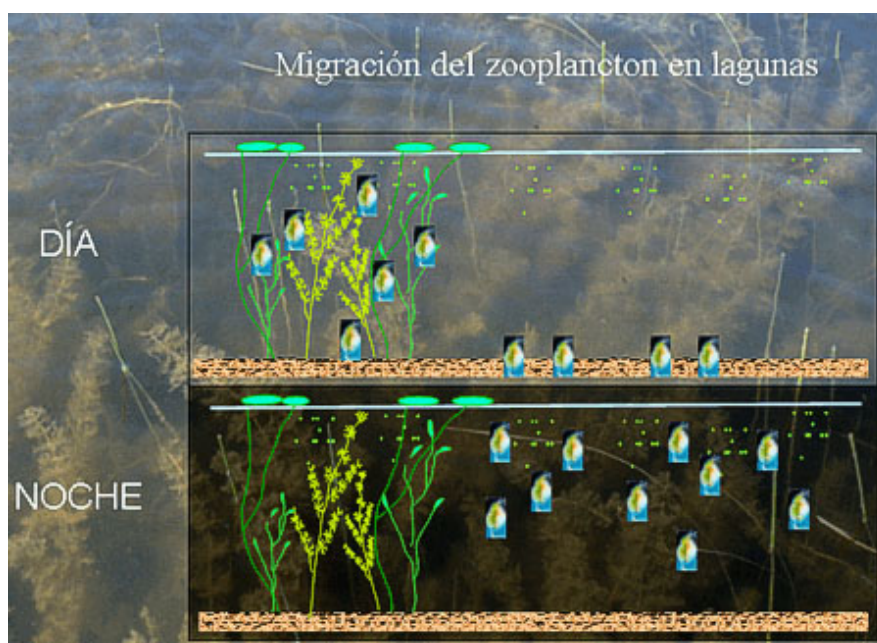


Figura 2. Migración horizontal y vertical del zooplancton en lagos someros. Durante el día se mantienen refugiados en la vegetación, saliendo al ambiente planctónico durante la noche.

Cuando la concentración de nutrientes del lago es más elevada (normalmente por encima de 0,1 mgTP/ L), las comunidades lacustres vuelven a empobrecerse. El crecimiento excesivo de algas epifíticas sobre las hojas de las plantas acuáticas se combina con la turbidez fitoplanctónica ensombreciendo la vegetación y provocando la desaparición de las plantas sumergidas. En una primera fase sólo los anfítos (por ejemplo, *Potamogeton natans*) conseguirán sobrevivir a las condiciones limitantes del exceso de epifiton. Pero con el incremento de la turbidez ni siquiera estos podrán desarrollarse, y el lago presentará un aspecto turbio causado tanto por el exceso de algas como por la resuspensión de sedimentos provocada por el viento en ausencia de vegetación (Weisner *et al.*, 1997). En estas condiciones el fitoplancton no puede ser controlado por el zooplancton. La ausencia del refugio vegetal para los crustáceos planctónicos les hace vulnerables a la depredación por los peces, lo que favorece aún más el crecimiento del fitoplancton y toda una serie de mecanismos en cascada que refuerzan el mantenimiento de la fase turbia. Entre ellos se incluye el cambio de comunidades algales hacia otras menos depredadas por el zooplancton (De Bernardi y Giussani, 1990). El estado característico de los lagos hipertróficos es el de un sistema turbio, empobrecido en especies y con una gran biomasa de fitoplancton y de peces bentívoros. La actividad de estos peces, que remueven el sedimento, contribuirá aún más a la turbidez (Jeppesen *et al.*, 2000).

Múltiples estados alternativos de las lagunas

Los lagos someros pueden pasar de un estado de aguas transparentes y dominado por vegetación a un estado de aguas turbias sin vegetación cuando se encuentran sometidos a un proceso de eutrofización (**Fig. 1**). Sin embargo, aunque la

concentración de nutrientes aumente la cantidad de plantas, pueden mantener el estado de aguas transparentes debido a los mecanismos anteriormente señalados (control de nutrientes, refugio del zooplancton, limitación de luz para el fitoplancton, etc.). Por encima de un cierto valor de nutrientes (entre 0,2 y 0,3 mgTP/L, según Jeppesen *et al.* 1990 y Van den Berg *et al.* 1999), la vegetación habrá desaparecido totalmente dando paso a un estado turbio. Este paso no es gradual sino catastrófico (Scheffer *et al.*, 1993). La recuperación de la vegetación obligará, primero, a la disminución de nutrientes hasta concentraciones muy por debajo de las que han provocado su pérdida (Scheffer, 1998), y segundo, a la eliminación de los peces planctívoros (Hansson, 1998). Entre la situación de equilibrio único que se produce por debajo de los 0,025 mgTP/L (estado claro) y por encima de los 0,2-0,3 mgTP/L (estado turbio), los lagos pueden estar en uno u otro estado dependiendo de un gran número de variables que permitan o no el mantenimiento de la vegetación, alternando incluso entre fases claras y turbias en un mismo año dependiendo de la persistencia de dichas variables. Los mecanismos más importantes responsables de la desaparición de la vegetación se citan a continuación.

Causas de la desaparición de la vegetación

Aunque el incremento de nutrientes es la principal causa de la desaparición de la vegetación, su eliminación por otras causas puede provocar el cambio brusco a una fase turbia aún con concentraciones de nutrientes relativamente bajas. El desbrozado mecánico (Balls *et al.*, 1989) y el aumento de la profundidad del agua (Blindow *et al.*, 1993) o de la salinidad (Bales *et al.*, 1993) se han citado como alguno de dichos motivos. Otro mecanismo potencialmente responsable son los herbicidas. Estos compuestos pueden tener un importante efecto sobre el paso a una fase turbia debido a dos mecanismos. Uno es directo por la eliminación de la vegetación; y el otro es indirecto debido a la gran sensibilidad del zooplancton, especialmente los cladóceros, a la presencia de pesticidas (Van Donk *et al.*, 1989, Hanazato, 1998). Aunque estos compuestos han sido detectados en sistemas lagunares de la península (Jiménez *et al.*, 1999), se desconoce hasta qué punto pueden ser directamente responsables de la desaparición de la vegetación en nuestros lagos.

Herbivorismo

Después de la eutrofización, el proceso más frecuentemente responsable de la desaparición de la vegetación en nuestras lagunas es el herbivorismo. Diversas especies de insectos, moluscos, peces y mamíferos pueden utilizar la vegetación acuática como alimento (Lodge *et al.*, 1998). No obstante, su efecto en nuestros ecosistemas parece ser despreciable frente al causado por las aves y, sobre todo, por la introducción del cangrejo rojo americano. Un exceso de aves en las lagunas puede llegar a reducir significativamente la densidad de la vegetación hasta hacerla desaparecer mediante un doble mecanismo: directo por ramoneo e indirecto por la eutrofización generada por sus excrementos. Algunos estudios realizados por los autores en lagunas de León (Rodríguez *et al.*, en preparación) y trabajos de revisión sobre la interacción entre aves y vegetación acuática (Lodge *et al.*, 1998; Mitchell y Perrow, 1994; Marklund *et al.*, 2002) demuestran que las aves tienen un efecto significativo sólo en casos de muy altas densidades de las mismas, en casos en los que haya una baja cobertura de vegetación, o cuando la vegetación se encuentra en fase de colonización.

La introducción del cangrejo rojo americano (*Procambarus clarkii*) tiene un efecto mucho más importante que las aves sobre la vegetación de las lagunas y humedales españoles. Rodríguez *et al.* (2003) han constatado el paso de fase clara a turbia de la laguna de Chozas (León) como consecuencia de la introducción deliberada de dicha especie (**Fig. 3**). La desaparición de la vegetación provocó importantes efectos directos sobre el resto de comunidades, y la diversidad de la laguna disminuyó significativamente (Rodríguez *et al.*, 2004).

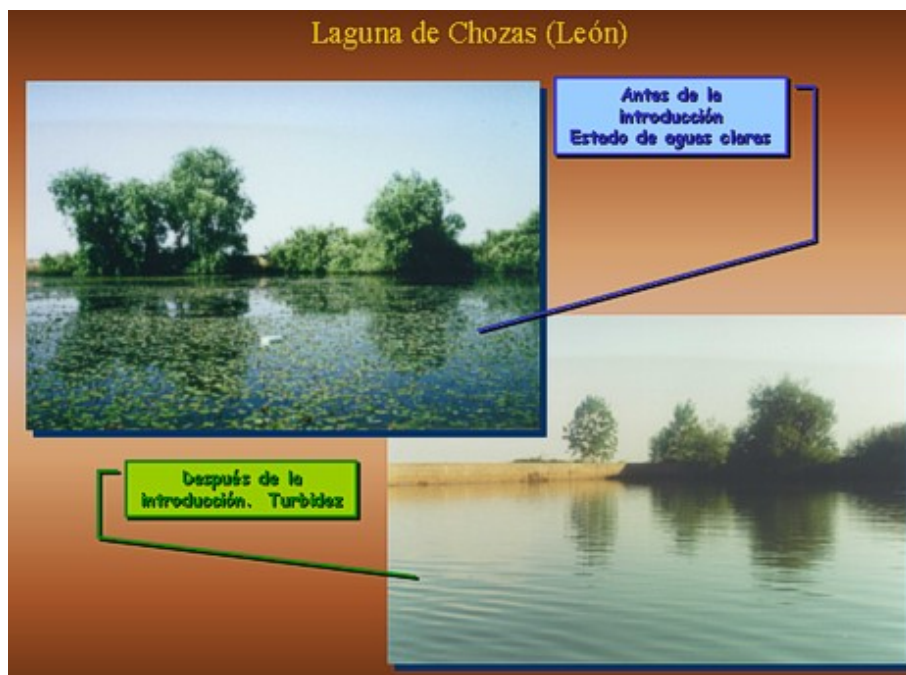


Figura 3. Laguna de Chozas (León) antes y después de la introducción del cangrejo rojo en 1997. La laguna era eutrófica antes de la introducción pero mantenía la transparencia y una alta riqueza de especies.

Diferencias entre los lagos mediterráneos y los del resto de Europa

La mayoría de los conocimientos sobre el funcionamiento de los lagos someros proceden del ingente esfuerzo realizado en las dos últimas décadas en los países del norte y centro de Europa, lo que ha generado una importante base documental de referencia para el estudio de estos lagos. La escasez de estudios similares en los países del mediterráneo ha llevado en algunos casos a extrapolar dichos conocimientos a nuestros sistemas, lo que ha evidenciado un importante desajuste entre lo esperado y lo observado en el campo. Diversos proyectos europeos en lagos someros (SWALE, ECOFRAME y BIOMAN) y la comparación de trabajos que incluyen el gradiente latitudinal europeo (Bécares *et al.* enviado) demuestran que los lagos mediterráneos tienen un funcionamiento significativamente diferente de los lagos del resto de Europa. Algunos de los aspectos más importantes de estas diferencias se citan a continuación.

Fluctuación de la lámina de agua

La variación en la altura de la lámina de agua es sin duda el aspecto diferenciador más importante de los lagos mediterráneos. Los lagos europeos han sido regulados desde hace muchos años para mantener un nivel constante de agua. Sin embargo, los lagos mediterráneos están sometidos a importantes variaciones en la lámina de agua como consecuencia de la fuerte estacionalidad. Estas fluctuaciones tienen efectos directos en el tamaño del sistema, en la disponibilidad de luz, en la dinámica de las poblaciones y en las interacciones tróficas (Keddy, 2000; Fernández *et al.*, 2002; Coops *et al.*, 2003). Como ejemplo, la comparación de los resultados sobre el enriquecimiento experimental de mesocosmos en 5 países europeos (experimento SWALE) demostró que la disminución estival de la profundidad permite que los lagos mediterráneos puedan mantener la vegetación acuática con niveles de turbidez superior a la de otros países (Tabla 1).

Tabla 1. Concentraciones de fósforo total (TP) y clorofila-a necesarios para reducir en un 50% la vegetación de un lago en cinco zonas de Europa. Datos obtenidos en experimentos de mesocosmos (Proyecto SWALE, Bécares *et al.* enviado).

	TP (mg L ⁻¹)	Clorofila a (m g L ⁻¹)
FINLANDIA	1.75 ? 2	-
SUECIA	0.27 ⁴	30 ³
HOLANDA	0.38 ⁴	52
LEÓN (España)	0.35	116
VALENCIA (España)	0.90	150

Tamaño

Los lagos mediterráneos tienen un tamaño medio menor que los lagos del resto de Europa. El tamaño tiene importantes implicaciones en aspectos dinámicos y estructurales de los sistemas (Wellborn *et al.*, 1996), por lo que cabe esperar que difieran significativamente de los lagos europeos.

Aislamiento

Los lagos del resto de Europa están mayoritariamente conectados a ríos u otros lagos lo que mantiene un importante intercambio de poblaciones y uniformiza la riqueza de especies. En el mediterráneo los lagos están más aislados de otras masas de agua superficiales, aislamiento que se acentúa especialmente en época estival. En nuestros sistemas la dinámica metapoblacional tiene especial interés como consecuencia de la importante estacionalidad y temporalidad de las zonas húmedas. Este mayor aislamiento acentúa la importancia de los mecanismos de dispersión de organismos entre lagos (Santamaría y Klaassem, 2002).

Vegetación

El menor tamaño, la disminución del nivel del agua y la mayor temperatura tienden a favorecer mayores densidades de vegetación y durante mayor tiempo que en el norte de Europa. Puesto que la vegetación es clave en el sistema, su mayor cobertura y carácter perenne van a tener efectos importantes sobre el resto de comunidades.

Comunidades piscícolas

Como consecuencia de los aspectos anteriormente señalados, las comunidades de peces en los sistemas mediterráneos difieren significativamente del resto de lagos someros europeos. Las comunidades tienden a estar dominadas por tamaños más pequeños. La mortalidad estival por deficiencia de oxígeno durante la noche como consecuencia del exceso de vegetación puede ser importante en algunos casos. Las limitaciones estructurales y la inestabilidad dinámica dificultan la presencia de piscívoros en nuestros lagos. Por otra parte, es probable que los juveniles utilicen la vegetación de forma más intensa que en los lagos europeos, lo que puede tener importantes consecuencias sobre el zooplancton.

Anfibios y macroinvertebrados

Debido a la desecación ocasional de las lagunas, la ausencia de peces en algunos casos y la gran abundancia de vegetación, las comunidades de anfibios y macroinvertebrados tienen un papel fundamental porque pueden ocupar los niveles tróficos superiores. Los anfibios son el grupo más ignorado dentro de estas redes tróficas y cabe esperar que tengan una gran importancia en los sistemas mediterráneos.

Turbidez no biológica

La literatura europea tiende a equiparar turbidez con crecimiento de fitoplancton. En los sistemas mediterráneos, dada la dinámica anteriormente expuesta, existe una importante turbidez causada por la resuspensión de arcillas. Esta turbidez inorgánica tiene un efecto relevante sobre la vegetación ya que contribuye de forma significativa al componente inorgánico del epifiton, actuando como un factor de selección de las comunidades vegetales y del zooplancton filtrador.

Estabilidad dinámica

El menor tamaño, las fluctuaciones de la lámina de agua, la mayor temperatura y la mayor variabilidad estacional favorecen que la abundancia de poblaciones en los sistemas mediterráneos esté sometida a una mayor inestabilidad temporal, con dinámicas más caóticas que en otros lagos. Los coeficientes de variación en la abundancia de las poblaciones parecen estar inversamente relacionados con la altitud (Gyllström, 2003).

Riqueza y diversidad de las lagunas mediterráneas

La riqueza de los sistemas lagunares mediterráneos dependerá de la interacción de los factores que influyen sobre la misma, ya que en estos sistemas confluyen tanto los factores que incrementan como los que reducen la riqueza de especies. Por un lado, los sistemas de menor tamaño presentan menor riqueza de especies (Post *et al.*, 2000), aunque también tienden a favorecer la presencia de especies raras (Gee *et al.*, 1997). Por otra parte, la productividad, que aumenta en condiciones de mayor temperatura, está positivamente relacionada con la riqueza de especies, tendiendo esta a disminuir con la latitud (Gaston, 2000; Dodson *et al.*, 2000). El resultado de la interacción de estos factores aún no ha sido suficientemente estudiado en nuestros lagos. Estudios preliminares comparando la riqueza de especies entre lagos españoles y daneses, dentro del mismo rango de tamaños y nutrientes, indican que los lagos daneses albergan mayor número de especies de zooplancton y peces (5 especies de peces por lago frente a 2 en los españoles), mientras que los lagos españoles presentan mayor riqueza de vegetación y de fitoplancton (**Tabla 2**). La comparación de los listados faunísticos parece apoyar la hipótesis de que, en comparación con los sistemas del norte europeo, los sistemas mediterráneos presentan una menor diversidad local pero una mayor diversidad regional.

Tabla 2. Riqueza media de especies o géneros en diferentes comunidades de lagos someros en Dinamarca y España. Lagos entre 0.6 y 24 hectáreas en ambos países. Conductividad entre 10 y 380 mS/cm (E) y entre 129 y 815 mS/cm (DK). Fósforo total entre 30 y 445 mg TP/L (E), 8-725 mg TP/L (DK). (Bécares *et al.* enviado).

	Dinamarca (n=22)	España (n=18)
Fitoplancton (especies)	16	20
Zooplancton total (género)	15,1	10,9
Cladóceros (género)	6,3	3,6
Rotíferos (género)	6,6	7,4
Vegetación (especies)	2,7	3,4
Veg. Hojas sumergidas	0,3	2,8
Veg. Hojas flotantes	1,3	0,6
Peces (especies)	6	2

Lagos someros y Directiva Marco del Agua

Los aspectos anteriormente señalados confieren a los lagos mediterráneos unas características propias que tienen implicaciones a la hora de adoptar la legislación europea de la *Directiva Marco del Agua*. Esta legislación está basada en los amplios conocimientos sobre los sistemas acuáticos del centro y norte de Europa, y por lo tanto no evidencia con el mismo empeño algunas características peculiares de los sistemas mediterráneos. Aspectos como los rangos de tamaño a considerar, las consecuencias de las fluctuaciones de nivel sobre el tamaño o la salinidad, así como los sistemas endorreicos no han sido suficientemente recogidos en la Directiva, aunque esta deja vías para que cada país miembro pueda incluirlos. Sin embargo, la visión limnológica tradicional basada en el estudio de grandes lagos y masas de agua libre es aún patente tanto en los limnólogos como en la administración encargada de la transposición de la legislación. Por esta razón las lagunas y humedales, cuerpos de aguas importantes para la conservación de la naturaleza en nuestro país, parecen ser considerados sistemas de 'segunda clase' cuando se trata de aplicar la Directiva, existiendo una cierta resistencia a incluir un número tan aparentemente alto de sistemas dentro de su rango de aplicación. Esperemos que la grave situación de nuestras lagunas y humedales quede finalmente recogida en la transposición final de dicha legislación, favoreciendo la conservación y la acertada gestión de los mismos frente a los importantes retos que se presentan, por ejemplo, como consecuencia del cambio climático.

Agradecimientos

A los proyectos de la Unión Europea SWALE (*Shallow wetland lake function and restoration in a changing European environment*) y ECOFRAME (*Ecological quality and functioning of shallow lake ecosystems with respect to the needs of the European Water Framework Directive*). Se agradece al Ministerio de Educación, Cultura y Deportes y a la *European Science Foundation* (programa LINKECOL) la financiación a E. Bécares.

Referencias

- Bales, M., Moss, B., Philips, G., Irvine, K. y Stansfield, J. 1993. The changing ecosystem of a shallow, brackish lake, Hickling Broad, Norfolk, UK II. Long term trends in water chemistry and ecology and their implications for restoration of the lake. *Freshwater Biology* 29: 141-165.
- Balls, H., Moss, B. y Irvine, K. 1989. The loss of submerged plants with eutrophication. I. Experimental design, water chemistry, aquatic plant and phytoplankton biomass in experiments carried out in ponds in the Norfolk Broadland. *Freshwater Biology* 22: 71-87.
- Bécares, E., Hansson, L., Goma, J., Fernández-Aláez, M., Fernández-Aláez, C., Miracle, M.R., Moss, B., Romo, S., Van de Bund, W.J., Van Donk, E., Kairesalo, T., Hietala, J., Stephen y Gyllström, M. enviado. Top-down and bottom-up effects on plant density and periphyton chlorophyll a across an European latitudinal gradient. *Freshwater Biology*.
- Bécares, E., Jeppesen, E., García-Criado, F., Fernández-Aláez, C. y Fernández-Aláez M. enviado. Total phosphorus gradients in shallow lakes, a comparison between Danish and Spanish systems. *Aquatic Ecology*.
- Blindow, I., Andersson, G., Hargeby, A. y Johansson, S. 1993. Long term pattern of alternative stable states in two shallow eutrophic lakes. *Freshwater Biology* 30: 159-167.
- Brönmark, C. y Vermaat, J.E. 1997. Complex fish-snail-epiphyton interactions and their effects on submerged freshwater macrophytes. En *The structuring role of submerged macrophytes in lakes* (eds. Jeppesen, E., Sondergaard, M. y Christoffersen, K.), pp 47-68, Springer Verlag, New York, USA.
- Carpenter, S.R. y Lodge, D.M. 1986. Effects of submerged macrophytes on ecosystem processes. *Aquatic Botany* 26: 341-370.
- Carpenter, S.R. y Kitchell, J.F. 1993. *The trophic cascade in lakes*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Cattaneo, A., Galanti, G. y Romo, S. 1998. Epiphytic algae and macroinvertebrates on submerged and floating-leaved macrophytes in an Italian lake. *Freshwater Biology* 39: 725-740.
- Coops, H., Beklioglu, M. y Crisman, T.L. 2003. The role of water level fluctuations in shallow lake ecosystems-workshop conclusions. *Hydrobiologia* 506-509: 23-27.

- De Bernardi, R. y Giussani, G. 1990. Are blue-green algae a suitable food for zooplankton? An overview. *Hydrobiologia* 200/201: 29-44.
- Diehl, S. y Kornijow, R. 1998. Influence of submerged macrophytes on trophic interactions among fish and macroinvertebrates. En *The structuring role of submerged macrophytes in lakes*. (eds. Jeppesen, E., Sondergaard, M., y Christoffersen, K.), pp 24-46, Springer Verlag, New York, USA.
- Dodson, S.I., Arnott, S.E. y Cottingham, K.L. 2000. The relationship in lake communities between primary productivity and species richness. *Ecology* 81: 2662-2679.
- Fernández-Aláez, Fernández-Aláez, C. y Rodríguez, S. 2002. Seasonal changes in biomass of charophytes in shallow lakes in the northwest of Spain. *Aquatic Botany* 72: 335-348.
- Gaston, K.J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* 405: 220-227.
- Gee, J.H.R., Smith, B.D., Lee, K.M. y Griffiths, S.W. 1997. The ecological basis of freshwater pond management for biodiversity. *Aquatic Conservation* 7: 91-104.
- Gross, E.M., Meyer, H. y Schilling, G. 1996. Release and ecological impact of algicidal hydrolyzable polyphenols in *Myriophyllum spicatum*. *Phytochemistry* 41: 133-138.
- Gyllström, M. 2003. *Ecology of zooplankton communities: climate, dormancy and benthic-pelagic coupling*. PhD Dissertation Thesis. Lund University, Sweden.
- Hanazato, T. 1988. Response of a zooplankton community to insecticide application in experimental ponds: a review and the implications of the effect of chemicals on the structure and functioning of freshwater communities. *Environmental Pollution* 101: 361-373.
- Hansson, L.A., Annadotter, H., Bergman, E., Hamrin, S.F., Jeppesen, E., Kairesalo, T., Luokkanen, E., Nilsson, P.-A. Sondergaard, M. y Strand, J. 1998. Biomanipulation as an application tool of food-chain theory: Constraints, synthesis, and recommendations for temperate lakes. *Ecosystems* 1: 558-574.
- Jensen, J.P., Jeppesen, E., Olrik, K. y Kristensen, P. 1994. Impact of nutrients and physical factors on the shift from cyanobacterial to chlorophyte dominance in shallow Danish lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51: 1692-1699.
- Jeppesen, E. 1998. *The ecology of shallow lakes- Trophic interactions in the pelagial*. NERI Technical Report N° 247. National Environmental Research Institute, Silkeborg, Denmark.
- Jeppesen, E., Jensen, J.P., Kristensen, P., Sondergaard, M., Mortensen, E., Sortkjaer, O. y Olrik, K. 1990. Fish manipulation as a lake restoration tool in shallow, eutrophic, temperate lakes 2: threshold levels, long-term stability and conclusions. *Hydrobiologia* 200/201: 219-227.
- Jeppesen, E. Sondergaard, M. y Christoffersen, K. 1997a. (eds.) *The structuring role of submerged macrophytes*, Springer-Verlag, New York, USA.
- Jeppesen, E., Jensen, J.P., Sondergaard, M., Lauridsen, T., Pedersen, L.J. y Jensen, L. 1997b. Top-down control in freshwater lakes: role of nutrient state, submerged macrophytes and water depth. *Hydrobiologia* 342/343: 151-164.
- Jeppesen, E., Jensen, J.P., Sondergaard, M., Lauridsen, T. y Landkildehus, F. 2000. Trophic structure, species richness and biodiversity in Danish lakes: changes along a phosphorus gradient. *Freshwater biology* 45: 201-218.
- Jimenez, J.J., Bernal, J.L., Rivera, J.M., Martín, M.T., Fernández, M., y Fernández, C. 1999. Seasonal changes in the contents of widely used pesticides in waters and sediments from small lakes in the province of León (Spain). *Toxicology Environmental Chemistry* 70: 57-66.
- Keddy, P.A. 2000. *Wetland ecology, principles and conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Lauridsen T.L., Pedersen L.J., Jeppesen E. y Sondergaard M. 1996. The importance of macrophyte bed size for cladoceran

composition and horizontal migration in a shallow lake. *J. Plankton Research*. 18: 2283-2294.

Lodge, D.M., Cronin, G., Van Donk, E. y Froelich, A.J. 1998. Impact of herbivory on Plant standing crop: Comparison among biomes, between vascular and nonvascular plants, and among freshwater herbivore taxa. En *The structuring role of submerged macrophytes in lakes* (eds. Jeppesen, E., Sondergaard, M. y Christoffersen, K.), pp 149-174, Springer Verlag, New York, USA.

Margalef, R. 1983. *Limnología*. Omega, Barcelona, España.

Marklund, O., Sandsten, H., Hansson, L.A. y Blindow, I. 2002. Effects of waterfowl and fish on submerged vegetation and macroinvertebrates. *Freshwater Biology* 47: 2049-2059.

Mitchell, S.F. y Perrow, M.R. 1994. Interactions between grazing birds and macrophytes. En *The structuring role of submerged macrophytes in lakes* (eds. Jeppesen, E., Sondergaard, M. y Christoffersen, K.), pp 175-196, Springer Verlag, New York, USA.

Moss, B. 1995. The microwaterspace- a four dimensional view of the interactions among water, chemistry, phytoplankton, periphyton, macrophytes, animals and ourselves. *Water Science Technology* 32: 105-116.

Moss, B., McGowan, S. y Carvahlo, L. 1994. Determination of phytoplankton crops by top-down and bottom-up mechanisms in a group of English lakes, the West midland meres. *Limnology and Oceanography* 39: 1020-1029.

Moss, B., Stephen, D., Alvarez, C., Bécares E., Van der Bund, W., Van Donck, E., de Eyto, E., Feldmann, T., Fernández-Aláez, C., Fernández-Aláez, M., Franken, R.J.M. García-Criado, F., Gross, E., Gylström, M., Hansson, L.A., Irvine, K., Järvalt, A., Jenssen, J.P., Jeppesen, E., Kairesalo, T., Kornijow, R., Krause, T., Künnap, H., Laas, A., Lill, E., Luup, H., Miracle, M.R., Noges, P. Noges, T., Nykannen, M., Iitt, I., Peeters, E.T.H.M., Phillips, G., Romo, S., Salujoe, J., Scheffer, M., Siewertsen, K., Tesch, C., Timm, H., Tuvikene, L., Tonno, I., Vakilainen, K. y Virro, T. 2003. The determination of ecological quality in shallow lakes-a tested expert system (ECOFAME) for implementation of the European Water Framework Directive. *Aquatic Conservation* 13: 507-549.

Oksanen, L. 1991. Trophic levels and trophic dynamics: a consensus emerging? *Trends in Ecology and Evolution* 6: 58-90.

Ozimek, T., Van Donk, E. y Gulati, R.D. 1993. Growth and nutrient uptake by two species of *Elodea* in experimental conditions and their role in nutrient accumulation. *Hydrobiologia* 251: 13-18.

Padisák, J. y Reynolds, C. 2003. Shallow lakes: the absolute, the relative, the functional and the pragmatic. *Hydrobiologia* 506/509: 1-11.

Phillips, G., Eminson, D. y Moss, B. 1978. A mechanism to account for macrophyte decline in progressively eutrophicated freshwaters. *Aquatic Botany* 4: 103-126.

Post, D.M., Pace, M.L. y Hairston, N.G. 2000. Ecosystem size determines food-chain length in lakes. *Nature* 405: 1047-1049.

Reynolds, C.S. 1984. *The ecology of freshwater phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Rodríguez, C.F., Bécares, E. y Fernández-Aláez, M. 2003. Shift from clear to turbid phase in Chozas Lake (NW Spain) due to the introduction of American red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*). *Hydrobiologia* 506-509: 421-426.

Rodríguez, C.F., Bécares, E., Fernández-Aláez, M. y Fernández-Aláez, C. 2004. Loss of diversity and degradation of wetlands as a result of introducing exotic crayfish. *Biological Invasions*, (en prensa).

Santamaría, L. y Klaassem, M. 2002. Waterbird-mediated dispersal of aquatic organisms: an introduction. *Acta Oecologica* 23: 115-119.

Scheffer, M., Hosper, S.H., Meijer, M.L., Moss, B. y Jeppesen, E. 1993. Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 275-279.

Scheffer, M. 1998. *Ecology of shallow lakes*. Chapman & Hall, London, UK.

Stansfield, J.H., Perrow, M.R., Tench, L.D., Jowitt, A.J.D. y Taylor, A.A.L. 1997. Submerged macrophytes as refuges for grazing Cladocera against fish predation: observations on seasonal changes in relation to macrophyte cover and predation pressure. *Hydrobiologia* 342/343: 229-240.

Timms, R.M. y Moss, B. 1984. Prevention of growth of potentially dense phytoplankton populations by zooplankton grazing in the presence of zooplanktivorous fish, in a shallow wetland ecosystem. *Limnology Oceanography* 29: 472-486.

Vandeboncoeur, Y., Vander Zanden, M.J. y Lodge, D.M. 2002. Putting the lake back together: reintegrating benthic pathways into food web models. *Bioscience* 52: 44-55.

Van der Berg, M.S., Scheffer M., Van Ness, E. y Coops, H. 1999. Dynamics and stability of Chara sp. and Potamogeton pectinatus in a shallow lake changing in eutrophication level. *Hydrobiologia* 408/409: 335-342.

Van Dock, E., Gulati, R.D., y Grimm, M.P. 1989. Food web manipulation in Lake Zwemlust: positive and negative effects during the first two years. *Hydrobiological Bulletin* 23: 19-34.

Volenweider, R.A. y Kerekes, J. 1980. The loading concept as a basis for controlling eutrophication philosophy and preliminary results of the OECD Programme on eutrophication. *Progress Water Technology* 12: 5-18.

Weisner, S.E.B., Strand, A. y Sandsten H. 1997. Mechanisms regulating abundance of submerged vegetation in shallow eutrophic lakes. *Oecologia* 109: 592-599.

Wellborn, G., Skelly, D.A. y Werner, E.E. 1996. Mechanisms creating community structures across a freshwater habitat gradient. *Annual Review Ecology Systematics* 27: 337-363.

Wetzel R.G. 1990. Land-water interfaces: Metabolic and limnological regulators. *Verhandlungen Internationalen Vereinigung Limnologie* 24: 6-24.

Wetzel R.G. 2001. *Limnology. Lake and river ecosystems*. Academic Press, San Diego, USA.