

La influencia del régimen hídrico sobre las comunidades de macrófitos de lagunas someras de la Depresión del Duero.

M. Fernández-Aláez, C. Fernández- Aláez, F. García- Criado, C. Trigo-Domínguez

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

En la Depresión del Duero, caracterizada por condiciones de semiaridez, se encuentra la mayor cantidad y variedad de sistemas palustres españoles. En este conjunto, son de una gran singularidad las pequeñas lagunas someras, generalmente poco mineralizadas, asentadas sobre formaciones de rañas. Uno de los aspectos más interesantes del funcionamiento de estos sistemas acuáticos está relacionado con los ritmos de inundación. Los niveles del agua fluctúan intra e interanualmente, dependiendo en gran parte de las condiciones climáticas de la región, y afectando significativamente al desarrollo de las comunidades de macrófitos. La duración de la inundación, la regularidad de este proceso en el tiempo y la superficie de la laguna, que afectan a la disponibilidad y uso diferencial de los recursos y a la heterogeneidad, controlan la riqueza de especies, la abundancia y la distribución de los macrófitos en las lagunas del sureste de León. Además, las condiciones meteorológicas y el régimen hídrico ejercen una fuerte influencia sobre el modelo estacional y las diferencias interanuales en la biomasa de macrófitos sumergidos.

El papel de las fluctuaciones del nivel del agua en el funcionamiento de las formaciones palustres someras

La mayor cantidad y variedad de sistemas palustres españoles se asocia a las cuencas sedimentarias de los grandes ríos, como la Depresión del Duero, caracterizada por condiciones de semiaridez. Las comunidades propias de estos humedales se diferencian por los gradientes de persistencia de las aguas y el grado de mineralización y turbidez, dependientes a su vez de factores hidrológicos y geomorfológicos (Alonso, 2002).

Son extraordinariamente importantes en la Cuenca del Duero los conjuntos palustres que reciben la descarga de largos flujos regionales, que se relacionan con los acuíferos subterráneos de las grandes formaciones detríticas terciarias. Pero son también de gran singularidad las características lagunas esteparias, someras, parcial o totalmente endorreicas, como las situadas en los Páramos de León (**Fig. 1**) y Palencia. Estas formaciones palustres están asociadas a los depósitos terciarios, recubiertos por formaciones más recientes (rañas), que por sus condiciones de horizontalidad topográfica y relativa permeabilidad facilitan la existencia de niveles freáticos próximos a la superficie.



Figura 1.- Laguna de Villadangos situada en el Páramo Leónés.

Uno de los aspectos más interesantes del funcionamiento de estos sistemas acuáticos poco profundos está relacionado con los ritmos de inundación. Al igual que resulta complejo unificar en la literatura científica la terminología que designa los diferentes tipos de sistemas palustres, lo es también clasificar los diferentes tipos de humedales en función de sus ritmos de inundación. Cirujano y Medina (2002) han propuesto una clasificación para los humedales de Castilla-La Mancha que sin duda es de aplicación para los de la Depresión del Duero, y que se resume en la **Figura 2**.

Humedales permanentes	Siempre tienen agua y excepcionalmente quedan secos
Humedales semipermanentes	Pueden llegar a secarse con cierta frecuencia
Humedales estacionales	Quedan secos todos los años, aunque excepcionalmente algún año conservan agua de forma permanente

Humedales anuales	Se inundan prácticamente todos los años
Humedales habituales	No suelen inundarse todos los años, pero lo hacen con cierta frecuencia
Humedales ocasionales	Se inundan de vez en cuando, después de periodos de sequía que se prolongan durante años

Figura 2. Clasificación de los humedales basándose en sus ritmos de inundación (Cirujano y Medina, 2002).

El funcionamiento de los lagos someros está controlado, además de por la disponibilidad de nutrientes y el estado trófico, por la cantidad y periodicidad del agua. En estos sistemas acuáticos poco profundos los niveles del agua fluctúan de forma natural intra e interanualmente, dependiendo en gran parte de las condiciones climáticas de la región (por ejemplo, temperatura y aridez) y de las actividades humanas (Blindow, 1992a; Gafny y Gasith, 1999; Beklioglu *et al.*, 2001). Las fluctuaciones en el nivel del agua pueden tener un efecto decisivo sobre la estructura, funcionamiento y manejo de estos sistemas acuáticos, y afectan a sus valores de conservación. Sin embargo, el papel que desempeñan en los lagos poco profundos dichas fluctuaciones está lejos de ser comprendido. Es por ello que ha sido objeto de amplio debate en el *workshop Water level fluctuations in shallow lake ecosystems*, llevado a cabo durante *the Shallow Lakes 2002 Conference, Hungary*, y cuyas conclusiones se recogen en Coops *et al.* (2003). Las principales conclusiones derivadas de este debate se resumen a continuación, a modo de revisión, para destacar el papel clave de las fluctuaciones del nivel del agua en la ecología de los humedales:

- Las fluctuaciones pueden aparecer en diferentes escalas de tiempo. En particular, las fluctuaciones anuales pueden tener un papel estructural en la extensión espacial y temporal y en el funcionamiento de la zona litoral, de transición entre los ambientes terrestre y acuático.
- En humedales no perturbados las fluctuaciones pueden crear, desde el borde de los lechos húmedos hasta las aguas abiertas, mayor diversidad de hábitats que deben mantener una alta diversidad de especies.

- Las comunidades, especialmente las que viven en zonas con vegetación, responden de forma diferencial a los cambios en la dinámica del hidropereodo. Niveles extremos de agua pueden causar cambios entre estados de aguas claras, dominados por macrófitos, y de aguas turbias, que son independientes del enriquecimiento en nutrientes y de los efectos *top-down* (Wallsten y Forsgren, 1989; Blindow, 1992a; Beklioglu *et al.*, 2001).
- Los efectos del cambio climático pueden alterar el funcionamiento de los lagos someros de manera distinta en regiones templadas húmedas y en regiones semiáridas a áridas (p.e. la región mediterránea).

Respuestas de las comunidades de macrófitos al régimen hídrico de las lagunas

La profundidad y la permanencia del agua desempeñan un papel fundamental en la selección y distribución de los tipos de plantas, así como en el modelo temporal de las comunidades. Se ha demostrado que es muy significativa la influencia del régimen hídrico -descrito según la profundidad del agua, variabilidad estacional, fluctuaciones del nivel del agua- sobre el crecimiento, composición y distribución de la vegetación (Spence, 1982; Duarte *et al.*, 1986; Froend y McComb, 1994; Fernández Aláez *et al.*, 1999a; Cirujano y Medina, 2002; Coops *et al.*, 2003). Como ejemplo destacan las comunidades litorales de helófitos, que pueden ser completamente dependientes de débiles fluctuaciones del nivel del agua y que exponen el sustrato para la germinación y/o inundación de las plántulas. Igualmente, las manipulaciones del nivel del agua pueden conducir a la expansión de la vegetación emergente (Ter Heerdt y Drost, 1994).

Influencia de las fluctuaciones del nivel del agua sobre la estructura y composición de la vegetación macrófita

En el sureste de la provincia de León las condiciones climáticas (clima mediterráneo templado seco) imponen inviernos fríos y generalmente lluviosos, y veranos calurosos con escasas precipitaciones, frecuentemente con un periodo de aridez en los meses de julio y agosto. En la **Figura 3** se representa la variación de temperatura y precipitación durante un ciclo hidrológico (Octubre 1994-Septiembre 1995) en el que la precipitación media anual (380 mm) fue inferior a la media para el periodo 1974-1989, de 565 mm (Fernández Aláez *et al.*, 1999a).

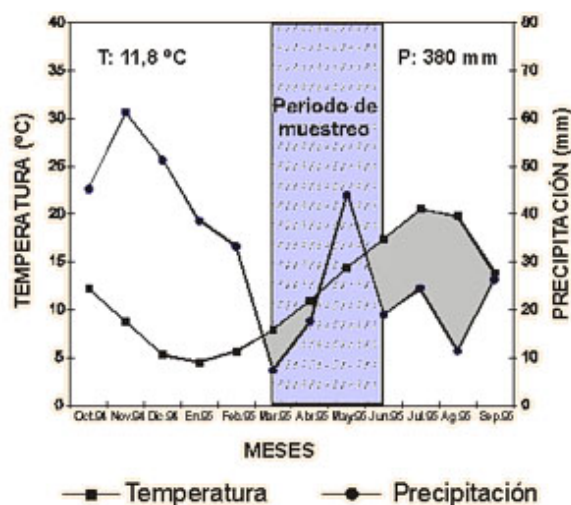


Figura 3.- Variación de temperatura y precipitación durante un ciclo hidrológico.

En esta zona geográfica se localizan formaciones palustres someras que podemos tomar como ejemplo de humedales en los que de forma natural las condiciones climáticas imponen fuertes fluctuaciones en el nivel del agua. El estudio de la vegetación macrófita (hidrófita e higrófila) en 27 lagunas de esta región (**Fig. 4**), que son permanentes o bien poseen ritmos de inundación anual, demostró que la duración de la inundación y la regularidad de este proceso en el tiempo, junto con la superficie (variable ligada a la permanencia del agua y la profundidad), son los principales factores que controlan la riqueza de especies (Fernández Aláez *et al.*, 1999b). La mayor diversidad, ligada a los sistemas permanentes y semipermanentes, que a su vez son los de mayor superficie, se podría explicar por la heterogeneidad espacial, que afecta a la disponibilidad de nichos; pero también, como han señalado otros autores (Holland y Jani, 1981), por efecto de la competencia, manifestada en la existencia de un amplio espectro de formas de crecimiento para los hidrófitos.



Figura 4.- Localización de las lagunas estudiadas en el sureste de la provincia de León.

En relación con un estudio realizado en 1981 (Fernández Aláez, 1984), la riqueza y composición de especies en estas lagunas se han mantenido muy constantes (Fernández Aláez *et al.*, 1999b). No resulta sorprendente esta constancia, puesto que las extinciones locales de las especies de lagunas temporales son raras, a pesar de las posibles variaciones interanuales en la disponibilidad de hábitats (Zedler, 1981). Además, las características de estas especies, entre las que se citan su tamaño pequeño, muchas semillas por unidad de biomasa y alta plasticidad reproductiva y vegetativa, reducen la probabilidad de extinción (Williams, 1985).

Entre este conjunto de lagunas estudiadas se encuentra el complejo lagunar de Chozas de Arriba. La laguna Chozas A se puede calificar como un humedal anual, en el sentido de Cirujano y Medina (2002), cuyo periodo de inundación efectiva suele repetirse año tras año (**Fig. 5** y **Fig. 6**). En contraste, la laguna Chozas C es un ambiente semipermanente, que aunque habitualmente está inundado, puede secarse con cierta frecuencia (**Fig. 7**). En estas dos lagunas, con tiempos diferentes de retención del agua, se realizó un estudio que puso en evidencia la influencia del régimen hídrico en el esquema de cambio temporal de la abundancia, distribución y diversidad de las especies de macrófitos (Fernández Aláez *et al.*, 1999a). Las dos lagunas poseen una comunidad macrofítica bien desarrollada, de notable diversidad (**Tabla 2**), indicando con ello que se trata de cuerpos de agua de llenado predecible, que mantienen agua durante varios meses (Comín y Williams, 1994). Sin embargo, la mayor persistencia del agua en Chozas C crea mayor disponibilidad de recursos y heterogeneidad ambiental, que se reflejan en valores más altos de diversidad. Cuando la temporalidad es más acusada, como es el caso de Chozas A, la laguna es ambientalmente más uniforme, está ocupada en gran parte por *Littorella uniflora* y la diversidad es menor.



Figura 5.- La laguna de Chozas **Figura 6.-** Aspecto de la cubeta **Figura 7.-** La laguna de Chozas de Arriba (C) en el

de Arriba (A), en el Páramo de Chozas de Arriba (A), que Páramo Leonés, es semipermanente y muestra una
 Leonés, es un humedal anual refleja la acusada temporalidad elevada diversidad de especies (Mayo 1995).
 (Abril 1995). de esta laguna (Mayo 1995).

Tabla 2. Cambios de diversidad (H') en las lagunas de Chozas de Arriba (León) durante el periodo de estudio (Marzo a Junio de 1995). Los valores están basados en la cobertura total de las especies registrada en tres transectos en cada laguna.

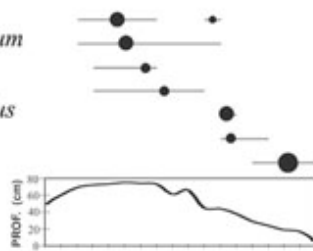
		MARZO	ABRIL	MAYO	JUNIO
CHOZAS A	Diversidad	2,19	2,39	2,68	3,14
	Riqueza	21	25	31	31
	Uniformidad	0,50	0,51	0,54	0,63
CHOZAS C	Diversidad	3,18	3,35	3,31	3,06
	Riqueza	19	24	29	26
	Uniformidad	0,75	0,73	0,68	0,65

Asumiendo que la respuesta de las especies con respecto al gradiente ambiental tiene un óptimo (posición preferida por la especie), se estableció en cada laguna un modelo de ordenación horizontal de las especies. A lo largo del gradiente de profundidad se observó una disposición distinta de los óptimos de las especies (centro de gravedad de la distribución de abundancias), que se mantuvo constante a lo largo del tiempo y que sugiere un reparto espacial de los recursos (Fig. 8 y Fig. 9). Grubb (1977) destaca que el uso diferencial de los recursos se puede realizar por mecanismos tales como la variación en la forma de vida o la separación fenológica. Evidentemente, en las lagunas estudiadas la segregación espacial se acentúa entre especies que pertenecen a diferentes tipos biológicos, por ejemplo, *Potamogeton natans* (Fig. 10) y *Juncus heterophyllus* (Fig. 8). No obstante, se producen extensos solapamientos entre especies de hidrófitos dominantes (*Ranunculus peltatus*, *Callitriche brutia*, *Myriophyllum alterniflorum*, *Potamogeton natans*) que se pueden explicar por el desarrollo de la arquitectura de la comunidad, que se encuentra en íntima conexión con el ritmo anual de actividad de las especies (Der Hartog y Van der Velde, 1988). Así, *Ranunculus peltatus* y *Callitriche brutia* alcanzaron la máxima biomasa al comienzo de la primavera, mostrando una sutil segregación temporal. En contraste, *Myriophyllum alterniflorum* y *Potamogeton natans* contribuyeron al máximo desarrollo de la comunidad de hidrófitos al final de la primavera (Fig. 8). El ritmo fenológico de estas dos especies condiciona que no aparezcan en Chozas A (Fig. 9), pues la pronta retirada del agua impediría que se completara su ciclo de desarrollo. El espacio de estos hidrófitos es ocupado entonces por helófitos con fase juvenil acuática: *Antinoria agrostidea* y *Juncus heterophyllus* (Fig. 11) que debido a su adaptación morfológica al ambiente acuático, pueden ampliar su periodo de crecimiento respecto a helófitos estrictos como *Eleocharis palustris*.

TRANSECTO 1

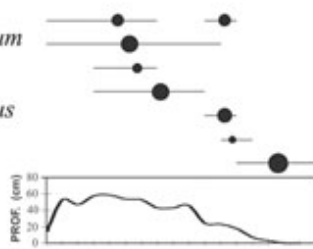
MARZO

R. peltatus
M. alterniflorum
C. brutia
P. natans
J. heterophyllus
A. agrostidea
L. uniflora



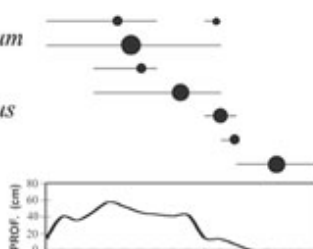
ABRIL

R. peltatus
M. alterniflorum
C. brutia
P. natans
J. heterophyllus
A. agrostidea
L. uniflora



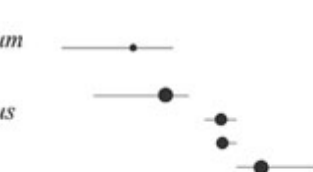
MAYO

R. peltatus
M. alterniflorum
C. brutia
P. natans
J. heterophyllus
A. agrostidea
L. uniflora



JUNIO

R. peltatus
M. alterniflorum
C. brutia
P. natans
J. heterophyllus
A. agrostidea
L. uniflora

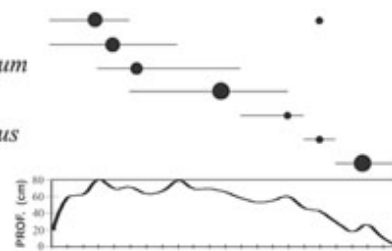


% COBERTURA TOTAL

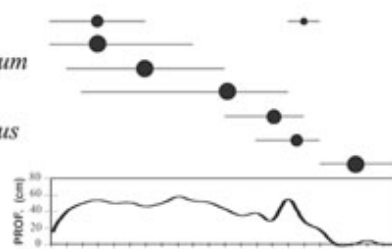
- 0-25
- 25-50
- 50-100
- 100-200
- 200-400
- 400-800
- > 800

TRANSECTO 2

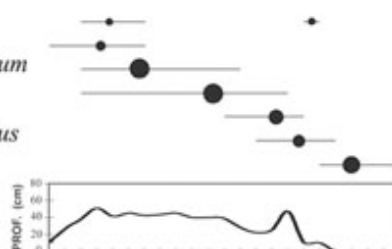
R. peltatus
C. brutia
M. alterniflorum
P. natans
E. palustris
J. heterophyllus
L. uniflora



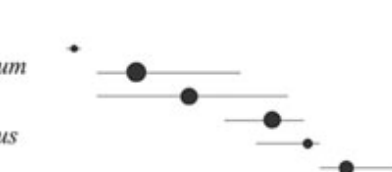
R. peltatus
C. brutia
M. alterniflorum
P. natans
E. palustris
J. heterophyllus
L. uniflora



R. peltatus
C. brutia
M. alterniflorum
P. natans
E. palustris
J. heterophyllus
L. uniflora



R. peltatus
C. brutia
M. alterniflorum
P. natans
E. palustris
J. heterophyllus
L. uniflora



ESPECIES

- | | |
|-----------------------------|-----------------------------------|
| <i>Ranunculus peltatus</i> | <i>Myriophyllum alterniflorum</i> |
| <i>Callitriche brutia</i> | <i>Potamogeton natans</i> |
| <i>Juncus heterophyllus</i> | <i>Antinoria agrostidea</i> |
| <i>Eleocharis palustris</i> | <i>Littorella uniflora</i> |

Figura 8.

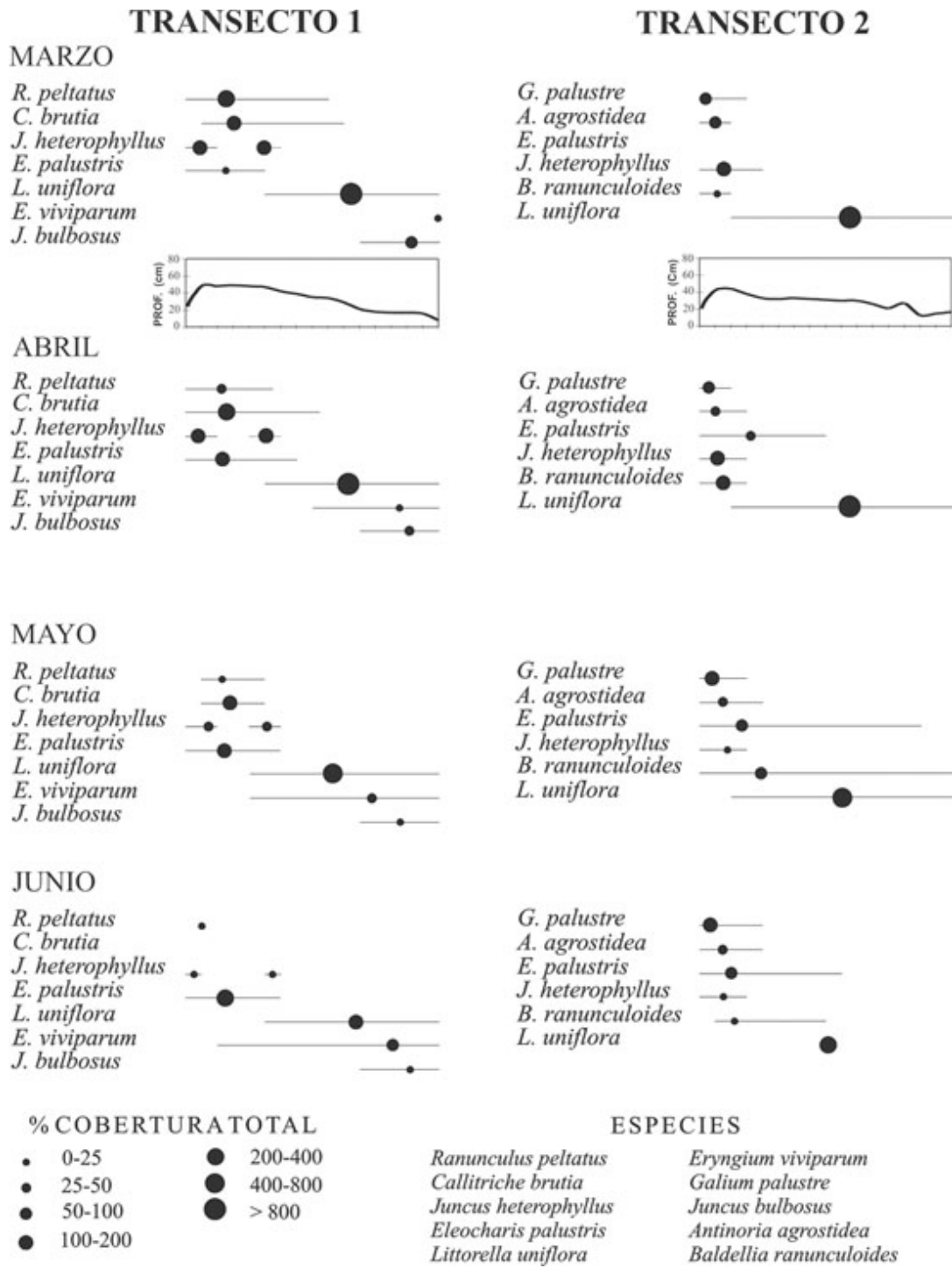


Figura 9.



Figura 10.- Formación de *Potamogeton natans* en la laguna de Chozas de Arriba (C).



Figura 11.- *Juncus heterophyllus* en la laguna de Chozas de Arriba (A).

Efecto del régimen hídrico sobre los cambios estacionales e interanuales de la biomasa de macrófitos sumergidos

Se ha demostrado que las condiciones meteorológicas y el régimen hídrico ejercen una fuerte influencia sobre el modelo estacional de biomasa y sobre las diferencias interanuales en la biomasa de los macrófitos sumergidos (Fernández Aláez *et al.*, 2002). Para ello se registraron los cambios de biomasa aérea en una comunidad de macrófitos sumergidos dominada por *Chara globularis* y *Myriophyllum alterniflorum* (Fig. 12) mediante muestreos realizados en la laguna Redos (sureste de la provincia de León) en el periodo Mayo 1996-Junio 1997 (Fig.13). En este estudio la biomasa se recogió mensualmente, y en el intervalo Julio-Septiembre la recogida se realizó cada quince días (Fig. 14).

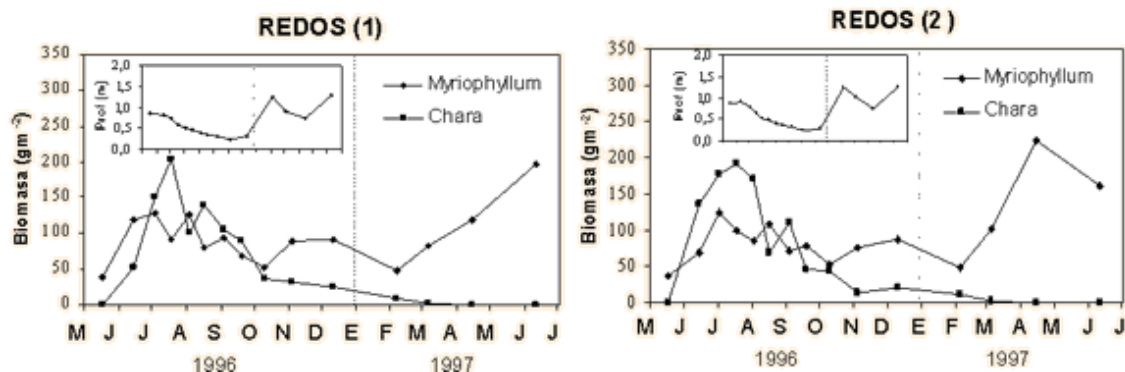


Figura 13. Muestrados realizados en la laguna Redos.



Figura 12.- Comunidad de *Chara globularis* y *Myriophyllum alterniflorum* en la laguna Redos (Junio 1996).



Figura 14.- Muestreo de biomasa en la comunidad de *Chara globularis* y *Myriophyllum alterniflorum* en la laguna Redos (León) en Diciembre de 1996.

Chara globularis desapareció de la laguna Redos durante 1997, y las diferencias que se produjeron entre 1996 y 1997 en temperatura y precipitación parece ser el factor clave que determinó dicha desaparición. En los meses de Febrero, Marzo y Abril de 1997 la temperatura media se elevó respecto a 1996 entre 4 y 7 °C, y la precipitación fue casi nula en este periodo. Sin embargo, se produjo un aumento muy significativo del nivel del agua en la laguna, debido a las lluvias de Mayo (**Fig. 13**), y un descenso en la temperatura media en Junio (7 °C en comparación con el mismo mes en 1996). Bajo estas condiciones meteorológicas, en 1997 el crecimiento de la vegetación sumergida se adelantó respecto al año anterior. Pero además, *Myriophyllum alterniflorum* inició el recrecimiento anual sin que lo hiciera *Chara globularis*. El aumento de profundidad después de las lluvias de Mayo y la baja temperatura media de Junio pudo afectar negativamente al crecimiento de *Chara*, mientras que la biomasa de *Myriophyllum* en Junio de 1997 (180 g peso seco por m⁻²) igualó a la biomasa total de la comunidad de hidrófitos de Junio de 1996. Es conocido que las angiospermas crecen a mayor profundidad que los carófitos, y que las especies que forman un dosel como *Myriophyllum* pueden ser mejores competidores que las plantas que tienen una forma de crecimiento que cubre el fondo (Blindow, 1992b; Van der Bijl et al., 1989; Van der Berg et al., 1998). Por otra parte, el aumento de turbidez en el agua debió de afectar también al crecimiento de *Chara globularis* en la primavera de 1997. La laguna Redos permaneció turbia un cierto tiempo después del periodo de llenado, debido a la resuspensión del sedimento (partículas de materiales arcillosos), lo que redujo la disponibilidad de luz para la vegetación sumergida y favoreció a *Myriophyllum alterniflorum* frente a *Chara globularis*. En definitiva, *Myriophyllum* fue mejor competidor que *Chara* en la laguna Redos. Por su parte Blindow (1992a) reconoció también la exclusión espacial en lagos moderadamente eutróficos, con fuertes fluctuaciones del nivel del agua, en los que los cambios en la vegetación sumergida fueron estudiados interanualmente. Blindow (1992b) demostró que las diferencias en el nivel del agua en Mayo entre diferentes años causaron años de expansión y años de escasez o declive de *Chara tomentosa*.

La necesidad de disponer de datos para la gestión de los sistemas palustres someros

Está demostrado que las lagunas temporales son importantes desde el punto de vista científico; sin embargo, las referencias limnológicas a las aguas temporales no concuerdan con su amplia distribución, abundancia e importancia ecológica (Williams, 1985).

Existen aún muchas lagunas en nuestro conocimiento acerca del funcionamiento de los humedales para reconocer, por ejemplo, diferentes estados ecológicos, tal como requiere la Directiva Marco del Agua (Directiva 2000/60/CE). Así, no está claro lo que significa 'alta calidad' en sistemas que tienden a cambiar frecuentemente entre estados como respuesta a la climatología y a las fluctuaciones del nivel del agua. Como consecuencia de este desconocimiento no podemos predecir los resultados de los procesos de restauración que se consideren necesarios (Jeppesen *et al.*, 1990; Meijer *et al.*, 1994).

Es importante resaltar que se ha planteado como un objetivo internacional por parte de los investigadores el disponer de datos de referencia en muchos lagos que de forma natural exhiben fluctuaciones del nivel del agua. El principal objetivo es el evaluar la relación entre los cambios hidrológicos y las respuestas del ecosistema.

Referencias

- Alonso, M. 2002. Humedales. En *La naturaleza de España* (ed. Reyero, J.M.), pp. 110-127, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, España.
- Beklioglu, M. Altinayar G., y Tan, C.O. 2001. Role of water level fluctuations, nutrients and fish in determining the macrophyte-dominated clear water states in five Turkish shallow lakes. *Shallow Lake Wetlands: Ecology, Eutrophication and Restoration International Workshop*, 28-30 October 2001, Ankara, Turkey.
- Blindow, I. 1992a. Long and short-term dynamics of submerged macrophytes in two shallow eutrophic lakes. *Freshwat. Biol.* 28: 15-27.
- Blindow, I. 1992b. Decline of charophytes during eutrophication :comparison with angiosperms. *Freshwat. Biol.* 28: 9-14.
- Cirujano, S y Medina, L. 2002. *Plantas acuáticas de las lagunas y humedales de Castilla la Mancha*. Real Jardín Botánico, CSIC, Junta de Comunidades de Castilla la Mancha, España.
- Comin, F.A. y Williams, W.D. 1994. Parched continents: Our common future. En *Limnology Now: A paradigm of planetary problems* (ed. Margalef, R.), pp. 113-153, Elsevier Science B.V., The Netherlands.
- Coops, H., Beklioglu, M. y Crisman, T.J. 2003. The role of water-level fluctuations in shallow the ecosystems-workshop conclusions. *Hydrobiologia* 506-509: 23-27.

Der Hartog, C. y Van der Velde, G. 1988. Structural species of aquatic plant communities. En *Vegetation on Inland Waters. Handbook of vegetation science* (ed. Symoens, J.J.), pp. 113-153, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.

Directiva 2000/60/CE del Parlamento Europeo y del Consejo de la Unión Europea por la que se establece un marco comunitario de actuación en el ámbito de la política de aguas.

Duarte, C.M., Kalff, J. y Peters, R.H. 1986. Patterns in biomass and cover of aquatic macrophytes in lakes. *Can. J. Fish Aquat. Sci.* 43: 1900-1908

Fernández Aláez, M. 1984. Distribución de la vegetación macrófita y evaluación de factores ecológicos en sistemas leníticos de la provincia de León. Tesis Doctoral, Universidad de León, León, España.

Fernández-Aláez, C., Fernández Aláez, M. y Bécares, E. 1999a. Influence of level fluctuation on the structure and composition of the macrophyte vegetation in two small temporary lakes in the northwest of Spain. *Hydrobiologia* 415: 155-162.

Fernández-Aláez, C., Fernández Aláez, M., Rodríguez, S. y Bécares, E. 1999b. Evaluation of the state of conservation of shallow lakes in the province of León (Northwest Spain) using botanical criteria. *Limnetica* 17: 107-117.

Fernández-Aláez, C., Fernández Aláez, M. y Rodríguez, S. 2002. Seasonal changes in biomass of charophytes in shallow lakes in the northwest of Spain. *Aquat. Bot.* 72: 335-348.

Froend, R.H. y McComb, A.J. 1994. Distribution, productivity and reproductive phenology of emergent macrophytes in relation to water regimes at wetlands of south-western Australia. *Aust. J. Mar. Freshwat Res.* 45: 1491-1508.

Gafny, S. y Gasith, 1999. Spatially and temporally sporadic appearance of macrophytes in the littoral zone of lake Kinneret, Israel: taking advantage of a window of opportunity. *Aquat. Bot.* 62: 249-267.

Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species richness in plant communities: The importance of the regeneration nich. *Biol. Rev.* 52: 107-145.

Holland, R. F. y Jain, S. K. 1981. Spatial and temporal variation in plant species diversity of vernal pools. En *Vernal Pools and Intermittent Streams* (eds. Jain, S. y Moyle), pp.198-209, Institute of Ecology, Univ. California, Davis, USA.

Jeppesen, E., Jensen, J.P., Kristensen, P., Sondergaard, M., Mortensen, E., Sortjjaer, O. y Olrik, K. 1990. Fish manipulation as a lake restoration tool in shallow, eutrophic lakes 2: Threshhold levels, long term stability and conclusions. *Hydrobiologia* 200/201: 219-227.

Meijer, M.L., Jeppesen, E., Van Donk, E., Moss, B., Scheffer, M., Lammens, E., Van Nes, E., Van Berkum, J.A., de Jong, G.L., Faafeng, B.A. y Jensen, J.P. 1994. Long-term responses to fish-stock reduction in small, shallow lakes: interpretation of five-year results of four biomanipulation cases in the Netherlands and Denmark. *Hydrobiologia* 275/276: 457-466.

Spence, D. H. N. 1982. The zonation of plants in freshwater lakes. *Adv. Ecol. Res.* 12: 37-125.

Ter Heerdt, G.N.J. y Drost, H. J. 1994. Potential for the development of marsh vegetation from the seed bank after a drawdown. *Biol. Conserv.* 67: 1-11.

Van der Berg, M. S., Coops, H., Simons J. y de Keizer, A. 1998. Competition between *Chara aspera* and *Potamogeton pectinatus* as a function of temperature and light. *Aquat. Bot.* 60: 241-250.

Van der Bijl, I., Sand Jensen, K. y Hjermand, A. J. 1989. Photosynthesis and canopy structure of a submerged plant *Potamogeton pectinatus* in a Danish lowland stream. *J. Ecol.* 77: 947-962.

Wallsten, M. y Forsgren, P.O. 1989. The effects of increased water-level on aquatic macrophytes. *J. Aquat. Plant Manag.* 27: 32-37.

Williams, D.D. 1985. *The ecology of temporary waters*. Croom Helm, London, UK.

Zedler, P.H. 1981. Microdistribution of vernal pool plants of Kearny Mesa, San Diego Country. En *Vernal Pools and Intermittent Streams* (eds. Jain, S. y Moyle, P.), pp. 198-209, Institute of Ecology, Univ. California, Davis, USA.