

Bentos de los embalses españoles.

NARCÍS PRAT

Departamento de Ecología, Facultad de Biología, Universidad de Barcelona

INTRODUCCIÓN

Recientemente se han publicado diferentes trabajos referentes a la limnología de los embalses españoles, todos ellos como resultado del programa de investigación que, con la colaboración del Ministerio de Obras Públicas, se desarrolló en el Departamento de Ecología de la Universidad de Barcelona. Algunos de estos trabajos tienen carácter muy general (MARGALEF, 1976; MARGALEF *et al.*, 1976) y otros se ciñen a diversos aspectos, como los referidos a la tipología (ESTRADA, 1975; MARGALEF, 1975), los crustáceos planctónicos (ARMENGOL, 1978) o el bentos (PRAT, 1978). Los embalses estudiados, con el número que se les adjudicó, su situación y algunas características morfométricas, pueden encontrarse en la tabla I. La distribución de los embalses en la geografía ibérica y las campañas de estudio se indican en la figura 2.

Los organismos bentónicos de las aguas continentales no han sido, en general, muy bien estudiados en España, y éste es el primer estudio sobre colonización y distribución del bentos de los embalses españoles. En nuestro trabajo se ha prestado un especial interés a los insectos, particularmente a los quironómidos (*Diptera*) por su frecuencia y abundancia en las aguas dulces. Los quironómidos ibéricos apenas si habían estado estudiados anteriormente y existe, por

tanto (como en la mayoría de grupos de insectos acuáticos), una considerable laguna en su conocimiento. El estudio de la presencia de las diferentes especies y su distribución debe basarse en los individuos adultos, ya que no es posible la identificación específica de las larvas. Las primeras aportaciones a la fauna de quironómidos ibéricos fueron hechas por LAVILLE & TOURENQ (1968) y más tarde por nosotros (PRAT, 1977). El estudio sistemático de los quironómidos adultos, capturados en los embalses españoles, se publica en otra parte (PRAT, 1979 y en prensa).

En este trabajo se abordan aspectos del poblamiento y distribución de los organismos bentónicos de los embalses españoles, así como de la influencia de algunos factores sobre su distribución y ecología. También se insiste en algunos aspectos de la tipología tratados anteriormente (PRAT, 1978).

Quiero agradecer muy especialmente al Dr. R. Margalef la dirección de este trabajo, así como a D. Planas, J. Armengol y A. Vidal, junto a otros muchos compañeros, la ayuda prestada en el muestreo y en las campañas. A.-M. Domingo cuidó de la realización de algunos gráficos. El trabajo se realizó en el Departamento de Ecología de la Facultad de Biología de la Universidad Central de Barcelona y contó con la ayuda material del servicio de lucha contra la contaminación del Ministerio de Obras Públicas.

CARACTERÍSTICAS DIFERENCIALES DEL SUSTRATO DE LAGOS Y EMBALSES

Se califican de organismos bentónicos los que se asientan sobre un sustrato sumergido. En el caso de los embalses, este sustrato es inicialmente el terreno sumergido en el momento de la construc-

ción de la presa. A lo largo de los años, éste va sufriendo transformaciones, con erosión de los márgenes y acumulación de fangos en el fondo. En relación con las condiciones del mismo (temperatura, concentración de oxígeno, eutrofia, etc.) se diferencian ciertas zonas en el sustrato bentónico de lagos y embalses.

TABLA I - Relación de embalses estudiados, cuenca, número, localización, altura sobre el nivel del mar, fecha de terminación y parámetros morfométricos más importantes. Según MARGALEF *et al.* (1976).

TABLE I - Reservoirs surveyed, code number, basin, geographic emplacement, altitude above sea level, date of completion and some morphometric parameters. After MARGALEF *et al.*, 1976.

EMBALSE	NUMERO	CUENCA	LATITUD	LONGITUD	ALTURA (m.s.n.m.)	AÑO	VOLUMEN (Hm ³)	SUPERFICIE (Ha)	PROFUNDIDAD	FLUJO (Hm ³ /año)	ALTURA MEDIA (m)	DESARROLLO VOLUMEN	SUPERFICIE CUENCA (Km ²)
SOTONERA	1	5	420640/03843W		420	1961	189.0	2757	29	96	6.85	0.642	2379
YESA	2	5	423635/10939W		490	1960	470.7	1900	60	1216	22.88	0.890	2190
ALLOZ	3	5	424220/15528W		475	1930	84.3	353	60	158	23.79	1.060	132
URRUNAGA	4	5	425725/23808W		548	1957	71.8	830	30	216	8.55	0.827	143
ORDUNTE	5	24	430935/31558W		310	1934	22.2	139	45	45	17.60	0.942	48
EBRO	6	5	425815/40158W		215	1945	540.0	6242	30	-	8.51	0.750	466
AGUILAR DE CAMPOO	7	16	424740/41018W		942	1963	247.0	1646	42	331	21.91	1.360	546
PORMA	8	16	425545/51623W		1098	1968	318.0	1153	72	215	27.49	1.057	250
BARRIOS DE LUNA	9	16	455100/55043W		1111	1956	308.0	1130	80	546	30.19	0.915	494
SALIME	10	23	431410/64943W		233	1966	265.0	1668	110	1760	15.88	0.350	1766
DOIRAS	11	23	432310/64818W		164	1934	114.7	564	80	2030	20.95	0.668	2289
ARBON	12	23	432835/64243W		36	1967	38.2	270	28	2200	14.07	1.319	2443
FORCADAS	13	27	433700/80358W		170	1967	7.6	200	15	-	5.03	0.719	-
RIBEIRA	14	21	432740/81052W		400	1961	33.0	162	49	-	20.37	1.153	-
FERVENZA	15	20	425915/85933W		286	1966	104.0	1250	20	-	8.32	0.780	423
PORTODEMOUROS	16	19	425125/81018W		252	1967	297.0	1204	50	1100	24.66	0.795	1190
VELLE	17	18	422209/70949W		108	1966	17.0	1238	14	-	6.53	0.726	-
BELESAR	18	18	423745/74138W		332	1963	655.0	1828	130	3153	35.28	0.820	4415
LOS PEARES	19	18	422750/74218W		196	1955	182.0	600	94	3090	28.52	0.910	4578
LAS CONCHAS	20	18	415635/80058W		303	1949	80.0	967	45	150	8.27	0.517	834
SAN ESTEBAN	21	18	422415/71946W		231	1956	213.2	736	99	5580	16.35	0.426	7216
CHANDREJA	22	18	421540/72208W		911	1953	60.6	260	78	134	23.07	0.814	130
BAO	23	18	421450/70848W		655	1960	238.0	820	65	480	28.00	0.785	728
CERNADILLA	24	16	420110/62628W		889	1969	255.0	1450	60	547	17.58	0.764	572
VILLALCAMPO	26	16	412920/60368W		599	1949	61.0	420	57	4597	16.26	0.976	63080
RICOBAYO	27	16	413140/55758W		684	1934	1048.0	5395	85	2349	22.24	0.674	16023
ALMENDRA	28	16	411610/60808W		732	1970	2500.0	8661	190	1690	28.26	0.428	7130
ALDEADAVILA	29	16	411235/64013W		333	1963	114.8	368	140	12404	40.06	0.858	71555
SAUCELLE	30	16	410220/64718W		194	1956	169.0	338	61	5125	26.48	0.863	71695
LINARES DEL ARROYO	31	16	413135/33203W		915	1951	58.0	550	35	114	7.73	0.662	756
CUERDA DEL POZO	32	16	425235/24108W		1078	1941	178.0	1700	36	-	11.79	0.884	380
TRANQUERA	33	5	411510/14858W		687	1960	83.0	530	46	375	15.84	0.587	-
MEQUINENZA	34	5	412205/01732E		124	1965	1530.0	7720	60	9190	19.81	0.734	57444
FLIX	35	5	411400/03357E		44	1948	11.4	320	13	14494	3.90	0.410	82246
BUENDIA	36	15	402355/24608W		714	1957	1520.0	8000	70	423	18.84	0.715	3342
ENTREPEÑAS	37	15	402935/24328W		723	1956	891.0	3400	68	820	23.78	0.839	3829
EL VADO	38	15	410010/31658W		924	1954	57.0	300	57	170	19.00	0.814	426
EL ATAZAR	39	15	405536/33908W		867	1972	426.0	1069	125	358	39.00	0.829	-
SANTILLANA	40	15	404225/34758W		894	1969	91.1	1000	33	110	6.13	0.460	236
SAN JUAN	41	15	402215/41748W		583	1955	162.0	650	67	790	25.19	0.969	1790
BURGUILLO	42	15	402530/43053W		730	1931	217.0	900	77	430	25.83	0.851	1050
SANTA TERESA	43	16	404010/53502W		887	1960	496.1	2200	53	496	22.34	1.136	1980
GABRIEL Y GALAN	44	15	401315/60648W		388	1961	924.0	4750	67	1332	19.43	0.799	1848
BORBOLLON	45	15	400730/63333W		321	1954	84.0	1485	30	193	5.63	0.547	329
ALCANTARA	46	15	394350/65143W		323	1969	3237.0	10400	120	7691	31.12	0.691	-
ORELLANA	48	14	385910/53113W		320	1961	834.0	5530	48	94	14.90	0.709	2612
ZUJAR	49	14	385500/52738W		320	1964	723.0	4520	46	900	15.99	0.786	7637
VALDECANAS	50	15	394640/63338W		317	1965	1443.0	7300	90	4054	19.80	0.606	3654
ROSARITO	51	15	403605/51818W		311	1958	84.7	1150	27	1024	7.39	0.583	1754
CAZALEGAS	52	15	400008/44243W		384	1949	26.0	500	5	-	0.66	0.123	3993
GUAJARAZ	53	15	395016/44510W		606	1971	25.0	160	42	23	15.62	0.997	-

EMBALSE	NUMERO	CUENCA	LATITUD	LONGITUD	ALTURA (m. s. n. m.)	AÑO	VOLUMEN (Hm ³)	SUPERFICIE (Ha)	PROFUNDIDAD	FLUJO (Hm ³ /año)	ALTURA MEDIA (m)	DESARROLLO VOLUMEN	SUPERFICIE CUENCA (Km ²)
TORCON	54	15	393838/42235W		600	1948	4.0	63	30	-	3.36	0.336	205
PEÑARROYA	55	14	390242/30010W		735	1959	48.7	412	30	-	9.77	0.586	950
ALARCON	56	8	393355/20533W		814	1955	1112.0	6480	47	421	16.25	0.686	2918
GENERALISIMO	57	7	394335/10448W		530	1955	228.0	1208	87	317	22.17	0.604	4264
LORIGUILLA	58	7	393955/05343W		322	1967	70.9	347	35	-	20.46	0.829	4716
SITJAR	59	6	400030/01248W		164	1960	52.5	317	54	49	16.40	0.848	2487
EL VELLON	60	15	404556/33708W		830	1967	45.0	433	47	55	10.39	0.577	-
GUADALMENA	61	13	381643/25428W		601	1969	346.5	1250	80	288	27.76	0.867	-
GUADALEN	62	13	380945/32733W		352	1954	173.0	1770	49	177	9.77	0.533	1281
TRANCO DE BEAS	63	13	381030/24538W		643	1945	500.0	1800	93	252	31.25	1.041	358
RUMBLAR	64	13	380941/34702W		344	1941	137.7	660	53	-	17.30	0.752	583
JANDULA	65	13	381207/35757W		363	1932	322.0	1300	86	-	23.46	0.799	2158
GUADALMELLATO	66	13	380051/44013W		212	1930	162.0	752	57	-	20.90	1.028	1195
LA BREÑA	67	13	375107/50324W		121	1935	115.0	600	52	180	17.34	0.897	1490
BEMBEZAR	68	13	375505/51347W		138	1954	347.4	1380	90	241	19.34	0.586	1715
RETORTILLO	69	13	374932/52108W		189	1970	73.0	499	30	79	12.20	0.704	-
GUADARRANQUE	70	12	361825/52633W		78	1968	87.0	400	73	78	14.97	0.632	143
GUADALTEBA	71	11	365414/44905W		364	1971	172.0	796	62	-	21.73	0.776	-
CONDE DE GUADALHORCE	72	11	365000/44713W		344	1921	86.0	547	37	71	28.66	1.162	258
IZNAJAR	73	13	371635/44220W		426	1969	980.0	2500	90	-	39.20	0.980	5000
BERMEJALES	74	13	365445/35228W		833	1958	104.0	573	55	61	19.62	0.905	300
CENAJO	75	10	382207/44500W		437	1960	472.0	1685	84	392	23.14	0.730	2637
TALAVE	76	10	382949/15108W		510	1921	42.0	169	36	-	22.97	1.490	757
PUNTES	77	10	374438/14824W		49	1883	12.6	274	48	-	10.47	0.455	1438
AMADORIO	78	9	382801/01419W		129	1960	15.0	83	59	6	14.45	0.688	203
BOADELLA	79	1	422025/22107E		160	1965	62.0	364	55	80	17.03	0.811	182
SUSQUEDA	80	2	415100/23359E		315	1968	233.0	463	129	623	50.32	1.118	-
EL GRADO	81	5	420905/01525E		365	1969	400.0	1273	88	1600	31.42	0.725	297
PINTADO	82	13	375930/53755W		342	1948	202.5	1100	79	-	14.85	0.506	1134
ARACENA	83	13	375457/60956W		346	1970	115.0	844	48	128	14.57	0.728	-
LA MINILLA	84	13	374358/60956W		165	1946	60.0	363	44	-	9.02	0.436	965
CALA	85	13	374215/60343W		289	1934	60.3	1117	46	51	5.37	0.394	535
TORRE DEL AGUILA	86	13	370235/54423W		55	1944	70.0	1068	12	44	6.46	0.462	432
BORNOS	87	26	364735/54423W		108	1961	260.0	4690	50	281	3.04	0.175	1357
GUADALCACIN	88	26	364010/54558W		68	1917	77.0	1150	26	221	6.96	0.475	680
CELEMIN	89	25	361656/54640W		35	1960	43.0	472	13	-	9.11	0.854	-
GUADALNUÑO	90	13	380000/44743W		513	1967	2.0	46	17	-	-	-	-
SOBRON	91	5	424611/30423W		512	1961	20.0	280	39	1743	7.14	0.510	-
BARASONA	92	5	420730/01947E		442	1932	92.0	560	60	948	16.46	0.759	1500
CANELLAS	93	5	415840/03752E		508	1960	678.0	1569	131	946	31.29	0.929	1757
CAMARASA	94	5	415430/05422E		333	1920	163.4	624	91	2181	11.46	0.333	2821
OLIANA	95	5	420612/11945E		518	1958	101.0	429	72	-	20.93	0.897	2694
SAN PONS	96	3	415745/13737E		530	1957	24.7	126	44	70	10.73	0.536	292
FRIEIRA	97	18	420852/81051W		67	1969	60.0	446	23	9536	9.44	0.858	-
SAN ROMAN	98	16	412943/54532W		616	1902	1.5	125	6	5073	-	-	-
MAO	99	18	420232/72838W		860	1949	4.0	57	21	-	-	-	-
RIUDECANYES	100	4	410806/05920E		210	1918	3.0	30	35	-	12.00	0.900	-
CACERES (=Guadiloba)	101	15	392801/61511W		360	1971	20.0	281	32	-	-	-	-
LA CONCEPCION	102	11	363258/45632W		105	1971	61.0	241	90	-	-	-	-
GUADALHORCE	103	11	365540/44545W		364	1974	155.0	759	75	-	-	-	-
CONTRERAS	104	8	392749/13814W		669	1974	984.0	271	129	-	-	-	-
ALMENDRA II	105	16	411258/60709W		732	1974	22500.0	8661	190	-	-	-	-

En los lagos pueden diferenciarse tres zonas características, en función de la profundidad (fig. 1). La zona superior o litoral comprende los primeros metros, donde existe una vegetación abundante de plantas enraizadas, flotantes o sumergidas que soportan una gran diversidad de animales. Cuando la luz se hace demasiado difusa para que vivan las plantas, pero sin llegar a extremos muy grandes de falta de oxígeno, se habla de la

zona sublitoral, en la que el número y variedad de organismos es superior a los de la zona profunda, marcada por la oscuridad y la baja concentración de oxígeno en los lagos eutróficos (BRINKHURST, 1974). La profundidad y el área sobre la que se extienden estas zonas son variables, según la morfometría del lago y las condiciones reinantes. La mayor diversidad y abundancia no suele hallarse en la línea de costa (batida por el olea

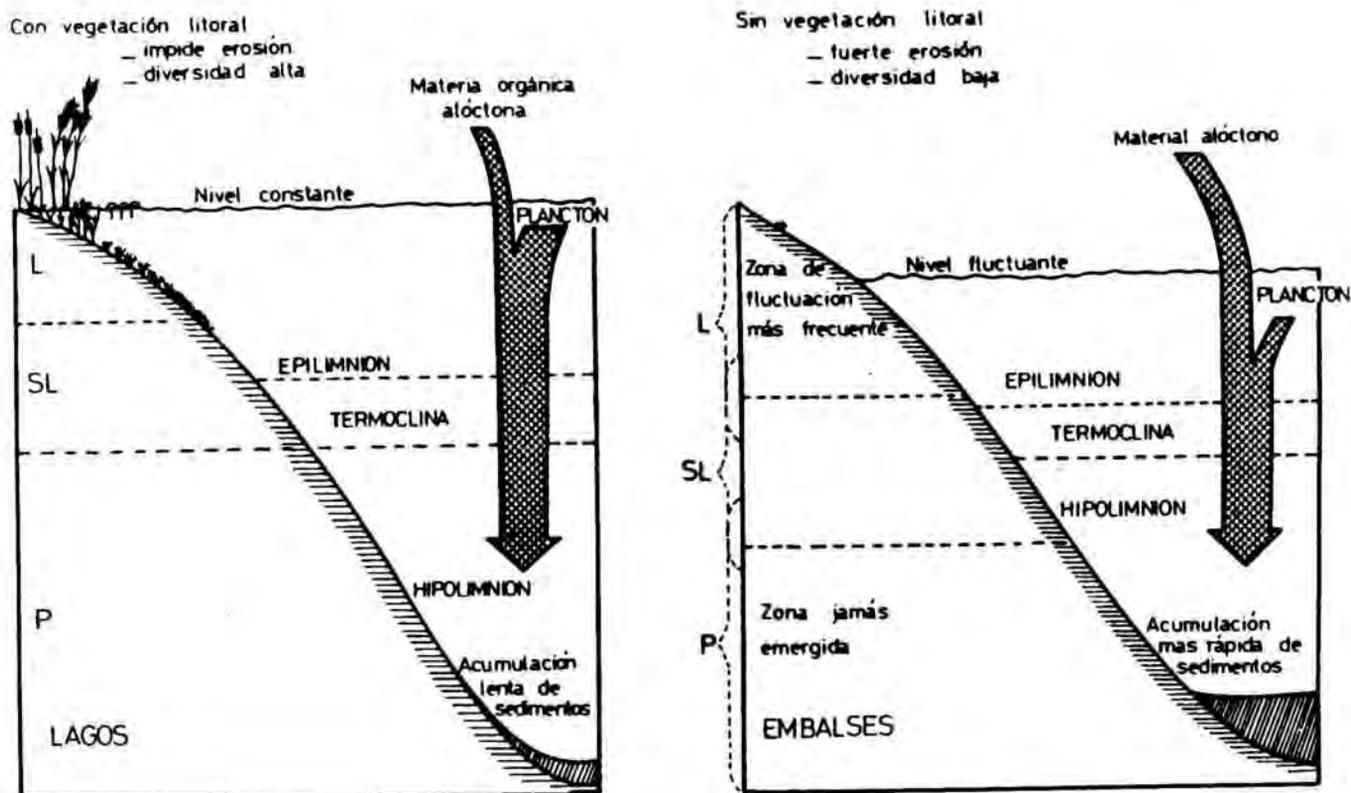


Fig. 1 - Diferencias en la zonación de lagos y embalses.

Fig. 1 - Differences in lake and reservoir benthic zones.

je) sino algo más profunda, en los primeros metros.

En los embalses (fig. 1) pueden también distinguirse estas tres zonas, pero debido al hecho de que el agua experimenta fuertes oscilaciones en su nivel, los límites de las mismas varían con la frecuencia de dichas oscilaciones. En la mayoría de los casos no existen vegetales acuáticos (orillas desnudas). Se ha propuesto dividir las orillas de los embalses también en tres zonas, de acuerdo con la profundidad de las aguas en cada momento (PATERSON & FERNANDO, 1969; ARMITAGE, 1977). La zona marginal es la superior y comprendería los primeros 80 cm de profundidad; a continuación vendría la zona submarginal hasta unos 6 m (variable según el embalse), y después la zona profunda. Por ejemplo, ARMITAGE (1977) divide el embalse de Cow Green en tres zonas: marginal (80 cm), submarginal (3-6 m) y profunda (18-20 m).

La fauna profunda es la más representativa de las condiciones generales del embalse, por lo que su estudio es el más adecuado para una comparación entre embalses diferentes. Los grupos de orga-

nismos que se encuentran son limitados y básicamente se reducen a dos: los oligoquetos del grupo de los Tubificidos y las larvas de dípteros de la familia Qui-ronómidos. La fauna marginal de los embalses se trata en otra publicación (PRAT, en prensa).

MATERIAL Y MÉTODOS

Para la toma de muestras se utilizó una draga del tipo Van Veen modificada de manera que en cada golpe de cuchara se tomaba una muestra de 40 cm² de superficie y 20 cm de altura. La superficie de muestreo resultante es así el doble de la de una draga Ekman del tipo de las usadas comúnmente en los estudios bentónicos.

En el curso de la segunda campaña de muestreo (la primera en la que se recogieron muestras, julio de 1973), el sedimento se filtró a través de una malla de 500 micras y en campañas posteriores de una de 250 micras. El residuo obtenido se fijaba en formaldehído concentrado

hasta una dilución aproximada de un 10%, y así se conservaban las muestras hasta su examen en el laboratorio. En éste se lavaban las muestras para eliminar el fijador y se examinaban bajo lupa a 10 aumentos. Los organismos que se encontraban se contaban y medían, en su caso, y a continuación se identificaban los quironómidos. Éstos se montaban en líquido de Hoyer, cuya ventaja es la de no necesitar una deshidratación previa del material y que las preparaciones pueden conservarse mucho tiempo.

Hay que prestar gran atención al método de toma de muestras, ya que condiciona los resultados obtenidos. Esta aseveración, válida en todos los campos de la Ecología, es aún más cierta cuando se

trata del bentos, ya que según el tipo de draga utilizado, la malla con que se filtra el fango o la forma de fijar las muestras, los resultados pueden ser dispares. Una amplia discusión sobre el método de toma de muestras en el fondo de los lagos puede encontrarse en BRINKHURST (1974).

La draga de tipo Ekman y los aparatos para sacar cilindros de sedimento múltiples son los más comúnmente utilizados para el estudio del bentos. Estos últimos son los que dan una mejor estimación de la fauna realmente presente en el fondo (FLANAGAN, 1970). Las dragas de tipo Van Veen presentan, al decir de ciertos autores, diversos inconvenientes. La fuente principal de error es la onda de

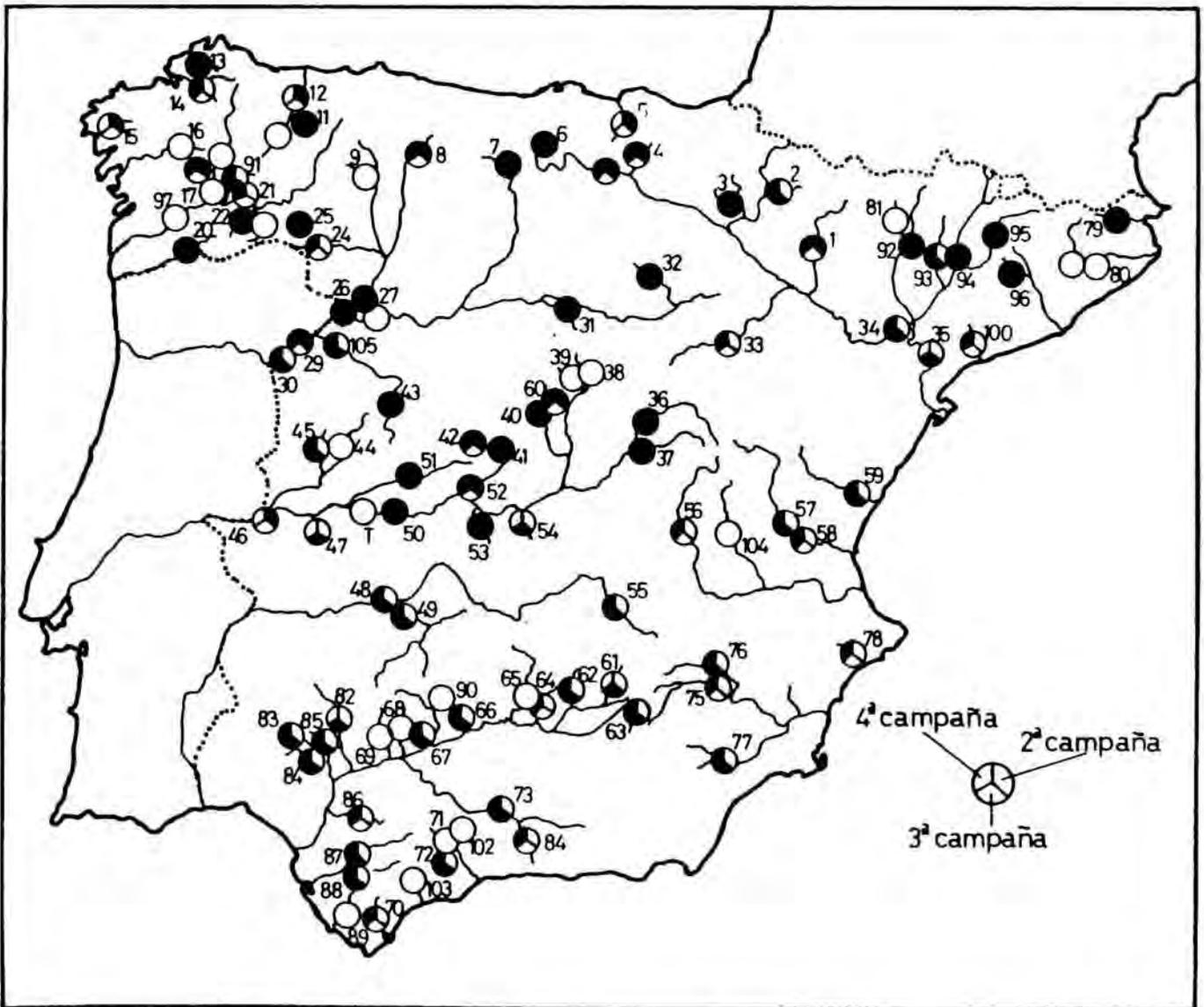


Fig. 2 - Embalses en que se tomaron muestras y campaña en que se efectuó el muestreo.

Fig. 2 - Sampled reservoirs in the three different sampling field programs.

presión que producen a su llegada al fondo, que puede dispersar a los organismos situados en la capa superior de fango, haciendo que se aparten de su campo de acción (WIGLEY, 1967). La naturaleza del sustrato es un factor a tener en cuenta al elegir el método de muestreo y diversos autores han propuesto trabajar con diferentes métodos según la naturaleza del material a explorar, incluso dentro de un mismo lago (BRINKHURST, 1974).

En los embalses no ha sido posible realizar una comparación de la eficacia de nuestra draga. La diversidad de sustrato entre diferentes embalses e incluso dentro del mismo embalse, por la mayor influencia terrestre desde su origen, hacía necesario un tipo de draga que pudiera funcionar bien sobre áreas extensas de lodo muy fino, como las que existen cerca de la presa de algunos embalses, así como que funcionara correctamente cuando el fango fuera más compacto o en el sedimento se encontrara abundante materia orgánica. Nuestra draga funcionó correctamente en diversos sustratos, incluso en fondos arenosos. En muchas ocasiones, sin embargo, la draga se recuperó vacía o con una piedra entre sus bordes cortantes. En la mayoría de los casos se muestreó sobre zonas limosas cercanas a la presa. Las muestras llegaban entonces inalteradas a la superficie, mostrando, en ocasiones, la estratificación en bandas claras y oscuras. La capa superior era siempre más esponjosa y, en muchos casos, se perdía material, pérdida que no podemos evaluar, por los agujeros superiores de la plancha.

La profundidad a que debe penetrar la draga para capturar el número máximo de organismos es variable, dependiendo de la naturaleza de los sedimentos. En sedimentos blandos, aquéllos se pueden encontrar mucho más profundamente. En embalses recién construidos, por el contrario, el 95 % de la fauna puede hallarse en los 20 cm superiores de la columna de sedimentos (MCLACHLAN, 1971). Normalmente, se acepta que en los 20 cm superiores del fango existe un 99 % de la fauna acumulada y en los 5 cm más cercanos al agua se acumula el 90 % de los organis-

mos (JONASSON, 1955).

En los embalses se tomaba un solo golpe de draga por muestreo. El número de muestras a tomar en cada estación es un punto de controversia entre diferentes autores. Mientras algunos consideran que es suficiente un solo dragado que recoja una gran superficie (DEEVEY, 1941), otros opinan que deben ser 4 o 5 muestras por estación para evitar el posible efecto de distribución no homogénea de la fauna; por ejemplo, KAJAK (1960) piensa que es mejor tomar 4 o 5 dragas de superficie menor que una draga grande de mayor superficie. Con una draga de tipo Ekman, usada de manera estándar por diferentes autores, se considera que de 2 a 4 muestras son suficientes. En este sentido, nuestra draga tiene una superficie de muestreo doble a la de una draga Ekman, aunque presenta todos los inconvenientes de realizar un solo golpe de draga por estación. El tipo de distribución de los organismos es importante para decidir cuántas muestras se deben tomar, y se han aportado diferentes argumentos para suponer distribuciones normales, de Poisson o en mosaico (BRINKHURST, 1974). El tipo de sustrato condiciona la distribución de muchos organismos así como el estadio larvario de los quironómidos, como se verá más tarde (SHIOZAWA & BARNES, 1977).

Otro aspecto importante en definir la representatividad de las muestras es el tipo de tamiz utilizado en la separación. La malla de 250 micras es la más corrientemente empleada por los diversos autores (MASON, 1977; JONASSON, 1955; MCLACHLAN, 1970). Según MASON (1977), la malla de 250 micras sólo deja escapar un 2 % de los quironómidos y un 1 % de los oligoquetos. JONASSON (1955) demostró que el tipo de malla utilizada por los primeros investigadores del bentos (500 micras) era insuficiente para retener los primeros y segundos estadios de los quironómidos. La retención de éstos es proporcional, según este autor, a la anchura de la cápsula cefálica de las larvas, por lo que la malla ideal resulta ser la de 200 micras. Algunos autores utilizan una malla de 115 micras (SHIOZA

WA & BARNES, 1977) para no perder los primeros estadios de algunos quironómidos, pero esta malla retiene también una gran cantidad de residuo, lo que no facilita la separación del material y puede influir en la buena distinción bajo lupa de los organismos tal como indica JONAS-SON (1972).

En los embalses españoles se muestreó en la segunda campaña (julio de 1973) con una malla de 500 micras, bajo la cual se dispuso una de 110 micras. En la primera quedaba retenida la mayor parte de la macrofauna, mientras que la gran cantidad de material retenido en la segunda imposibilitaba su separación. Algunos exámenes que se hicieron, un tanto irregularmente, de las muestras, demostraron la existencia de un buen número de oligoquetos y de pequeños quironómidos. Por ello, en las sucesivas campañas se adoptó una malla de 250 micras que, como se ha indicado, es la más utilizada por los diversos autores.

De todo lo que antecede puede concluirse que las densidades obtenidas con nuestra draga subvaloran la población real de la fauna profunda, y hay que aceptarlas críticamente. Creemos que nuestras muestras tienen un valor orientativo bastante bueno en cuanto a la composición y distribución de la fauna, a pesar de que se diera un solo golpe de draga. Las muestras recogidas en la segunda campaña deben aceptarse con más reservas, ya que al ser la malla de 500 micras podría haberse infravalorado la presencia de alguna especie.

RESULTADOS

La toma de muestras en la zona profunda de los embalses tenía dos objetivos principales: un censo de los organismos presentes y una comparación entre los diversos embalses para establecer cuáles eran los factores que podrían influir en la distribución de las especies.

En el estudio de los organismos se insistió sobre el grupo de los Quironómidos, en los cuales la sistemática se rea-

lizó hasta el nivel específico en algunos casos. Los otros grupos de organismos se identificaron más someramente. Sin duda alguna, la correcta determinación de los Tubificidos aportaría una visión mucho más completa de la composición específica del bentos profundo, dada la importancia de este grupo.

COMPOSICIÓN Y DISTRIBUCIÓN DE LA FAUNA BENTÓNICA PROFUNDA

El bentos profundo de los embalses españoles está constituido principalmente por gusanos del grupo de los Tubificidos y por larvas de dípteros de la familia Quironómidos. Los primeros están repartidos por la mayoría de los embalses (90,8 %) y los segundos son también muy frecuentes (75,8 %). Si se tienen en cuenta las consideraciones anteriores sobre el muestreo puede decirse que en los embalses españoles aparecen casi siempre estos dos grupos (tabla II).

Se considerarán principalmente los organismos macrobentónicos, excluyendo una serie de grupos del micro- y del meiobentos, algunos de los cuales aparecen con cierta frecuencia en nuestros muestreos. También se ha comentado antes que tanto la presencia como la abundancia de nemátodos, crustáceos e incluso moluscos, debe considerarse aproximada. Estos últimos pueden vivir enterra-

TABLA II - Frecuencia de los principales grupos de organismos bentónicos presentes en el fondo de los embalses españoles. E, embalses; M, muestras.

TABLE II - Frequency of the most important benthic groups on the profundal benthos of the Spanish reservoirs. E, reservoirs; M, samples.

	E	% (n=87)	M	% (n=173)
Oligochaeta	79	90,8	156	90,17
Chironomidae	66	75,86	114	65,89
Copepoda	39	44,88	49	28,32
Mollusca	23	26,43	35	20,23
Ostracoda	22	25,28	28	16,18
Chaoborus	12	13,79	18	10,40
Otros	12	13,79	13	7,51

Las densidades con las que se presentan los quironómidos, a pesar de su relativa frecuencia, son más bajas; nunca se encontraron más de 500 individuos por draga (nº 5), solamente en dos ocasiones se superaron los 100 individuos por draga (nº 4), y en tres los 50 individuos por draga (nº 3).

Mientras los ostrácodos son siempre escasos, los ciclópodos parecen ser en ocasiones muy abundantes. Sin embargo, algunas determinaciones específicas de estos últimos demuestran que podría tratarse de individuos procedentes del plancton, retenidos por la malla en el momento de lavar el fango con agua del propio embalse.

LOS TUBIFÍCIDOS

Como se ha comentado repetidamente, los gusanos del grupo de los Tubífidos dominan en la fauna del fondo de los embalses. Casi en un 70 % de los embalses hay más de 50 gusanos por draga, como promedio. Su abundancia, comparada con la de los quironómidos, manifiesta diversos tipos de distribución. Pueden hallarse coexistiendo con un buen número de quironómidos, como en algunos embalses eutróficos y poco profundos (Ebro, 6; Forcadas, 13). En otras ocasiones son muy numerosos, con ausencia total de larvas de insecto (Cenajo, 75). En los embalses con fuerte anoxia en el fondo, los oligoquetos pueden ser muy escasos o

incluso ausentes, como en San Juan (41), Orellana (48) o Aracena (83), en las ocasiones en que se muestrearon.

La determinación específica es difícil por la gran cantidad de formas juveniles existentes. Algunas determinaciones previas se han sumariado en la tabla IV (det. L. Campàs). La especie que se ha identificado en mayor número de embalses es Limnodrilus hoffmeisteri Clap., aunque en la mayoría de los casos lo que más abunda son fases juveniles de Tubifex sp. y Limnodrilus sp. Una especie interesante es, sin duda, Branchiura sowerbyi Bedd., tubífido de origen asiático, importado junto a plantas ornamentales (BRINKHURST, 1964) y que vive también en los embalses españoles, principalmente en las zonas marginales. En el embalse de Torrejón es relativamente frecuente en la materia orgánica acumulada entre 2 y 4 metros.

Junto a los gusanos se han hallado, en muchas ocasiones, sus capullos o cápsulas reproductoras, en algunas ocasiones en cantidad considerable. En la tabla V se da una relación de los embalses en los que se encontraron estas cápsulas con el número de ellas por draga. Su presencia no es constante; sólo en cuatro embalses se encontraron en los distintos muestreos. En ciertos embalses que se pueden considerar bien muestreados no se hallaron nunca estos capullos (por ejemplo en el embalse del Ebro, 6). El tanto por ciento de embalses con cápsulas crece con las sucesivas campañas (tabla VI), lo cual puede indicar simplemente que se contaban de una manera más sistemática o indicar que la reproducción se efectúa en épocas invernales. Es conocido, por ejemplo, que en el lago Me gozzo los tubífidos del fondo se reproducen a lo largo de todo el año a temperaturas de 4'5 °C (BONOMI & RIUGGI, 1966), aunque para muchos autores la reproducción se realiza en diferentes temporadas, según la población (KENNEDY, 1966; THOURAGE, 1975).

Entre los factores limitantes de la puesta en los tubífidos se cuentan la temperatura alta y las condiciones anaerobias en el fondo (THOURAGE, 1975).

*TABLA IV - Algunos tubífidos del fondo de los embalses españoles. El número es el del embalse correspondiente (véase la tabla I).

TABLE IV - Some Tubificidae from the profundal fauna of the Spanish reservoirs. The number is that of the reservoir (see table I).

<u>Tubifex tubifex</u>	92
<u>Limnodrilus hoffmeisteri</u>	13, 51, 27, 2, 92, 11
<u>Stylodrilus heringianus</u>	22
<u>Euilodrilus hammoniensis</u>	27
<u>Peloscolex velutinus</u>	11
<u>Branchiura sowerbyi</u>	52, 59, T

TABLA V - Número de cápsulas reproductoras de tubificidos por muestra (400 cm²) y campaña en los embalses españoles. 0 = muestra sin cápsulas; - = embalse no muestreado en esta campaña; + = presencia.

TABLE V - Number of reproductive cocoons of Tubificidae per sample (400 cm²) and sampling field program in the Spanish reservoirs. 0 = sample without cocoons; - = reservoir not sampled at that time; + = presence.

EMBALSE	CAMPAÑA		
	2ª	3ª	4ª
3	0	0	2
7	0	0	114
9	35	-	-
11	0	0	9
19	0	+	-
20	0	0	1
21	-	-	50
25	0	1	0
26	0	0	1
27	180	0	18
29	44	-	5
30	-	0	78
31	0	40	0
32	0	0	3
33	-	-	12
34	-	0	8
36	0	2	0
37	0	0	48
40	74	0	0
41	17	0	0
42	12	0	36
43	125	152	7
45	-	0	32
49	-	0	1
50	0	0	1
51	12	0	0
57	-	0	6
59	-	0	14
61	-	1	0
67	-	21	6
72	-	1	0
73	-	1	0
78	-	0	2
79	0	10	0
82	-	4	-
84	-	6	5
85	-	4	0
87	-	2	3
91	0	-	41
92	0	2	0
93	-	1	0
94	0	48	16
95	0	50	104
96	0	0	34
100	-	-	12
105	-	0	8

Ello podría explicar la falta de cápsulas en el fondo de los embalses en verano. Por otra parte, el número de cápsulas reproductoras por individuo crece con la temperatura y, en los embalses, el mayor número de cápsulas por embalse se da en verano, aunque ello no signifique un mayor número de cápsulas por individuo.

LOS QUIRONÓMIDOS

En el fondo de los lagos se encuentran de manera habitual larvas de quironómidos, en gran número. En muchas ocasiones las larvas de estos dípteros dominan sobre el resto de la fauna.

Mientras que las poblaciones de quironómidos del fondo de los lagos europeos han sido bien estudiadas, los estudios sobre las poblaciones bentónicas de los embalses son menos frecuentes y proceden en su mayor parte, de los países del este de Europa, donde se han hecho para evaluar el reflejo de la producción bentónica sobre la producción piscícola explotable de las masas de agua retenida.

Los embalses muestran grandes variaciones en la composición, número y producción de los quironómidos, especialmente en los primeros momentos de la inundación de la cubeta. Más tarde se estabiliza, aunque la variabilidad sigue persistiendo. Mientras que algunos autores en-

TABLA VI - Número de embalses muestreados y frecuencia de cápsulas reproductoras en los mismos en las diferentes campañas.

TABLE VI - Number of reservoirs sampled and frequency of cocoons in the samples at different sampling times.

Campaña	Embalses muestreados	Embalses con cápsulas	%
2ª	37	8	21,62
3ª	54	17	31,48
4ª	70	30	42,85
Total	87	46	52,87

TABLA VII - Presencia en los distintos embalses y en el número total de muestras de los diferentes géneros de quironómidos.

TABLE VII - Presence in the reservoirs and the total number of samples of the different genera of Chironomidae.

	Embalses	% (n=87)	Muestras	% (n=173)
<i>Procladius</i>	49	56,32	74	42,77
<i>Chironomus</i> gr. <i>plumosus</i>	35	40,22	56	32,36
<i>Stictochironomus</i>	23	26,43	32	18,49
<i>Chironomus</i> gr. <i>thummi</i>	9	10,34	10	5,78
<i>Tanytarsus</i> s. str.	8	9,19	16	9,24
<i>Polypedilum</i>	7	8,04	8	4,62
<i>Microchironomus tener</i>	6	6,89	7	4,04
<i>Cladotanytarsus</i>	4	4,6	4	2,31
<i>Tanytus punctipennis</i> , <i>Cryptochironomus</i>	3	3,4	3	1,73
<i>Harnischia</i> , <i>Prodiamesa</i>	2	2,3	2	1,15
<i>Micropsectra</i>	1	1,15	3	1,73
<i>Microtendipes</i>	1	1,15	2	1,15
<i>Paracladopelma</i> , <i>Cryptocladopelma</i> , <i>Chironomus</i> gr. <i>halophilus</i> , <i>Psectrocladius</i> , <i>Rheotanytarsus</i> , <i>Xenopelopia</i> (?)	1	1,15	1	0,57

cuentran una considerable diversidad en la fauna profunda de sus embalses (ARMITAGE, 1977), otros señalan más bien una vida reducida en el fondo que, en ocasiones, puede llegar a la ausencia total de larvas de quironómidos (MCLACHLAN, 1970).

En los embalses españoles se han hallado, en las muestras de profundidad, hasta 18 géneros diferentes de quironómidos (tabla VII), pero sólo tres de ellos se encontraron en más de un 10 % de las muestras. En la mayoría de éstas se encontraron 1 o 2 géneros, aunque la diversidad podía ser mayor en algunos embalses.

TABLA VIII - Presencia en embalses y muestras de los principales grupos de quironómidos.

TABLE VIII - Presence in reservoirs and samples of the principal Chironomidae groups.

	Embalses	% (n=87)	Muestras	% (n=173)
<i>Procladius</i>	49	56,32	74	42,77
<i>Chironomus</i>	38	43,68	60	34,68
<i>Stictochironomus</i>	23	26,42	32	18,49
<i>Tanytarsini</i>	14	16,09	28	16,18
Otros	18	20,68	26	15,02

Por ejemplo, en el embalse de Entrepeñas (37), en una sola muestra se encontraron hasta cinco géneros diferentes.

Ocho de los géneros se hallaron una sola vez, lo que da una idea de su accidentalidad. En líneas generales, la fauna del fondo de los embalses españoles aparece dominada por dos géneros, *Procladius* y *Chironomus*, que se han encontrado en más de un 40 % de los embalses (tabla VIII). *Stictochironomus* es también frecuente (hallado en un 26 % de los embalses). Los demás géneros se han agrupado en dos grandes grupos, los tanytarsinos (*Tanytarsus* s. str., *Micropsectra*, *Cladotanytarsus* y *Rheotanytarsus*) y el resto de los géneros, cuya frecuencia individual es siempre baja (tablas VII y VIII).

En general, los géneros de quironómidos frecuentes en el fondo de los embalses españoles son los mismos que más comúnmente han sido citados de los fondos de los lagos europeos y americanos (THIENEMANN, 1954; THUT, 1969). Las particularidades más importantes hay que buscarlas en la composición específica, con la ausencia de algunas especies típicamente lacustres centroeuropeas como *Chironomus anthracinus*, lo que se puede

adivinar por la falta de estas especies en las recolecciones de adultos (PRAT, en prensa). Las especies más frecuentes son las que tienen una valencia ecológica más amplia y que invaden los embalses desde medios adyacentes. Aunque sería de esperar una progresiva regularización de la fauna profunda con el tiempo, ello no parece suceder en los embalses españoles, siendo los mismos géneros los que dominan en los distintos embalses, sin tener en cuenta la edad de éstos. La falta de especies propiamente lacustres en España, por la ausencia de lagos y las grandes fluctuaciones que sufren la mayoría de nuestros embalses, puede ser la causa de que cada año las especies oportunistas sean las que tengan una cierta ventaja en el momento de colonizar el embalse.

PROCLADIUS

Es el género más frecuente en el fondo de los embalses españoles (tablas VII y VIII). Por la longitud de la cápsula cefálica pueden diferenciarse dos formas diferentes en sus poblaciones: una más grande, habitante principalmente de los embalses de la zona norte del país y encontrada en el embalse de Santillana (40), y otra más pequeña, distribuida por el sur y este del país. La primera (*Procladius* sp. 1) parece pues repartida por la zona de mineralización más baja (MARGALEF et al., 1976), mientras que la segunda (*Procladius* sp. 2) lo es por la otra zona (fig. 3).

El lago de Sanabria parece tener una especie diferente, ya que la medida de la cápsula cefálica da valores intermedios.

Procladius, principalmente en sus primeros estadios, aparece de manera más frecuente en las épocas de mezcla, lo que está de acuerdo con los resultados de diversos autores que definen el género como poco adaptado a las bajas tensiones de oxígeno. En verano la larva puede no encontrarse en el fondo, que es colonizado en otoño por descendientes de las generaciones que persisten en el litoral (JONASSON, 1972). Otra posibilidad es la

migración de las larvas de niveles superiores hasta el fondo en épocas favorables (MILLER, 1941).

La ausencia de *Procladius* en las muestras del fondo de los embalses españoles en verano, podría ser en parte aparente y debida a un efecto del tipo de filtrado ya que, como se ha dicho antes, al tamizar el fango con una malla de 500 micras podrían perderse los primeros estadios. Este efecto lo demostró JONASSON (1972) para las muestras que anteriormente había capturado BERG (1938) en el lago Esrom.

Hay que señalar que en los embalses eutróficos muestreados en la segunda campaña (números 6, 31, 13, 40), el número de *Procladius* es menor con respecto a las muestras de invierno y primavera de los mismos embalses. En cambio, en otros embalses cuyos sedimentos no aparecen con bandas oscuras, es decir, sin signos de anoxia en verano, en la segunda campaña, o sea en época de estratificación, se pueden hallar abundantemente los *Procladius* (embalses números 1, 25, 92, 96, 27).

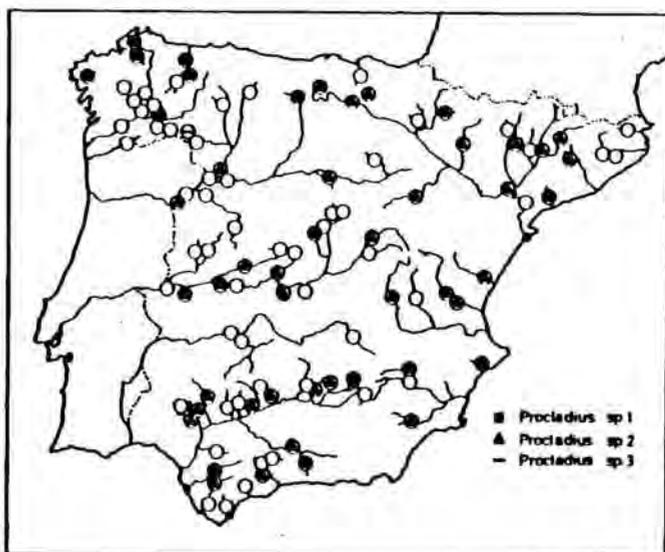


Fig. 3 - Distribución de las larvas de *Procladius* en las muestras profundas de los embalses españoles.

Fig. 3 - Distribution of *Procladius* larvae in the benthic samples of the Spanish reservoirs.

CHIRONOMUS

Este quironómido ha sido hallado casi en un 44 % de los embalses y suponemos que está de forma usual presente en el fondo. La ausencia en algunos embalses pueden explicarla diferentes factores. Por una parte, el muestreo poco intensivo, lo que puede demostrarse en el embalse de La Cuerda del Pozo (32). Éste es uno de los embalses que estudiamos de manera más intensiva, pues poseemos de él tres muestras. Sin embargo, nunca habían aparecido *Chironomus* en el fondo de este embalse y suponíamos que la gran cantidad de materia orgánica impedía la colonización de esta especie. Sin embargo, una muestra suplementaria tomada en septiembre de 1977 reveló la presencia de larvas de este género en el fondo de este embalse.

Por otra parte, factores ecológicos pueden ser responsables de la ausencia de *Chironomus* en el fondo de algunos embalses. Tanto la oligotrofia como la excesiva eutrofia pueden excluir a las larvas de este quironómido. La ventaja de éste frente a los otros géneros de quironómidos para colonizar los fondos de lagos y embalses estriba en su mayor resistencia a la anoxia. Gracias a la presencia de eritrocruorina, un pigmento res-

piratorio semejante a la hemoglobina (BRUNDIN, 1951), el oxígeno puede ser tomado cuando está a concentraciones muy bajas en el agua, y de manera constante independientemente de esta concentración, hasta contenidos del 15 % (WALSHE, 1950; BRUNDIN, 1951). Así, *Chironomus anthracinus* Zett. tiene un límite crítico de disminución de la tasa de respiración a un 5 % de saturación de oxígeno en el agua, y a un 1 % respira todavía a un 75 % de la tasa normal (JONASSON, 1972). Otros quironómidos poseen también este pigmento respiratorio, pero su tamaño es menor que el de los *Chironomus*. Dentro de este género se sitúan los quironómidos de mayor tamaño, y éste es, según BRUNDIN (1951), decisivo en la selección de las especies mejor adaptadas a la anoxia. A mayor tamaño aumenta la capacidad de sobrevivir, ya que se puede romper mejor la microestratificación en la interfase agua-sedimento. Según el grado de anoxia de los lagos, BRUNDIN (1951) observa una gradación: los más anóxicos tienen formas de quironómidos mayores.

De todo ello se deduce que la presencia o no de *Chironomus* está ligada a los niveles de anoxia del fondo, que no dependen solamente de la eutrofia de las aguas, sino también de otros factores, por lo que en embalses sin una eutrofia acusada pueden hallarse también *Chironomus*.

Por otra parte, el régimen inestable de los embalses y sus fuertes fluctuaciones, más acusadas hacia el sur de España, pueden variar las condiciones tróficas de un mismo embalse de un año al siguiente. Un embalse puede estar lleno y ser más oligotrófico un año, y al siguiente, coincidiendo con un período de sequía, puede quedar con pocos metros de agua y ser más eutrófico. La fauna del fondo en los dos años puede ser totalmente diferente.

Después del estudio morfológico de las larvas, sólo pueden diferenciarse claramente varios tipos definidos y dentro de cada uno de ellos se reúnen muchas especies (LENZ, 1954-1962). En los embalses se han distinguido tres formas, una sola de las cuales era muy abundante.

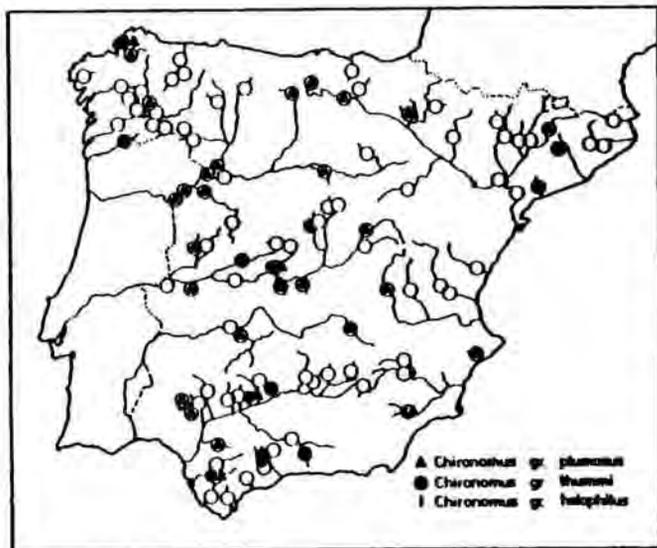


Fig. 4 - Distribución de los tipos larvarios de *Chironomus*.

Fig. 4 - Distribution of the larval types of *Chironomus*.

Chironomus gr. halophilus corresponde a larvas con los túbulos anteriores del último segmento abdominal poco desarrollados. Este tipo de larva sólo se ha encontrado en el embalse de Puentes (77), a 20 metros de profundidad en marzo de 1974. Simultáneamente, se capturaron los adultos correspondientes a esta especie. La salinidad era elevada (290 mg/l de cloruros); sin embargo, en otros embalses de salinidad mayor no se encontró esta larva, por lo que no es posible atribuir su presencia a este factor solamente.

También se presenta en los embalses Chironomus gr. thummi, otro tipo larvario sin un apéndice lateral característico en el octavo segmento abdominal. En este tipo se engloban muchas especies. En los embalses es poco frecuente en la zona profunda, aunque en muestras más someras o pretendidamente sublitorales puede ser abundante (como, por ejemplo, en el embalse de Bermejales, 74). Es la cuarta forma en orden de frecuencia decreciente, y se ha identificado en 9 embalses. Sus densidades son siempre bajas (entre 1 y 17 ind./draga).

El tipo larvario más ampliamente repartido en los embalses (fig. 4) corresponde a Chironomus gr. plumosus. Las larvas encontradas presentan una gran constancia en la longitud de la cápsula cefálica y son de gran tamaño (véase PRAT en MARGALEF et al., 1976). La forma que se repite constantemente es la correspondiente al Chironomus plumosus - "Gruppe i.e.s." de LENZ (1954-1962), que se caracteriza por una mancha alargada sobre el ojo. Solamente en dos embalses se encontraron larvas sin esta mancha y de tamaño algo menor. El clipeo de color claro separa a Ch. plumosus de la especie vecina Camptochironomus tentans, que tiene el clipeo oscuro. Puesto que la mayoría de nuestras larvas corresponden a la forma con el clipeo de color claro, lo que va unido a que Ch. plumosus es la especie que mayor número de veces se ha encontrado como adulto dentro del género, creemos que esta especie es la que más frecuentemente puebla el fondo de los embalses españoles. Parece natural este he-

cho, si se tienen en cuenta las pocas exigencias ecológicas de esta especie cosmopolita, que se ha hallado en los más diversos medios. En algunos casos, las larvas estaban parasitadas por nemátodos, lo cual explica el hallazgo de algunos intersexos entre los adultos recogidos, fenómeno perfectamente descrito por WÜLKER (1970).

STICTOCHIRONOMUS

Es el tercer género en importancia por su frecuencia, en el bentos profundo de los embalses españoles (tablas VII y VIII). Son formas comunes en el fondo de los lagos y se utilizan también en la distinción de tipos de aguas.

En los embalses aparecen tanto en el fondo como en el litoral. En la parte profunda la máxima densidad encontrada es de 48 ind./draga, en el embalse de Aguilar de Campóo (7), en julio de 1973.

Por otra parte, la especie adulta capturada en vuelo cerca de los embalses fue S. maculipennis (Meig.), por lo que es seguramente esta especie la que coloniza los embalses. Las exuvias pupales se encontraron, en ocasiones de manera

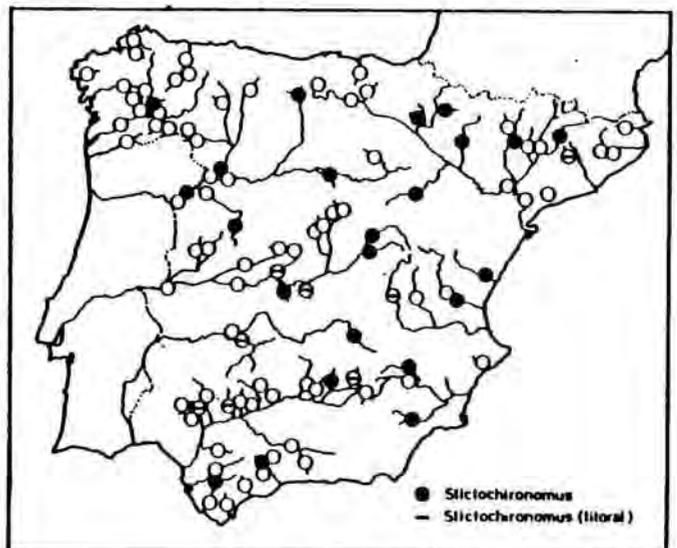


Fig. 5 - Embalses con Stictochironomus en las muestras profundas y litorales.

Fig. 5 - Distribution of Stictochironomus in marginal and profundal samples.

masiva, en los recodos de algunos embalses o en bahías remansadas.

Debe hacerse notar que Stictochironomus se concentra en los embalses de la región oriental del país, es decir, de aguas alcalinas (fig. 5); sólo en un embalse de Galicia se encontró su larva como componente de la fauna del fondo. Esta larva era algo más pequeña, aunque todas sus características morfológicas eran semejantes a las otras. El embalse donde fue hallada (Mao, 99) es muy pequeño, con mucha materia orgánica, por lo que pensamos que podría ser una especie diferente; aunque con ciertas reservas, creemos que S. maculipennis es una forma propia de la región oriental de la península.

TANYTARSINI

En el fondo de los embalses españoles se han hallado cuatro géneros que pertenecen a este grupo. En algunos casos ha sido posible la identificación específica gracias al hallazgo de pupas maduras, con la genitalia masculina formada, junto a las larvas.

Dos de los géneros se han encontrado una sola vez, por lo que pueden ser accidentales en los embalses. Rheotanytarsus fue encontrado sólo en el embalse de Mao (99) y es un típico género habitante de las aguas corrientes, donde forma unos estuches característicos; por el pequeño tamaño del embalse podría ser una forma arrastrada del río que alimenta a aquél.

Micropsectra apposita (Walk.) pudo determinarse gracias al hallazgo de pupas masculinas maduras junto a las larvas del fondo. Este quironómido está presente a lo largo de todo el año, a diferentes profundidades, en el bentos del lago de Sanabria (25). Es una especie típica de los lagos europeos (REISS, 1968), donde forma parte del bentos a todas las profundidades, principalmente en lagos oligotróficos, que es donde se encuentra en el fondo. Las densidades con que fue encontrada esta especie fueron entre 6 individuos/draga en mayo de 1974 y 42 individuos/draga en enero de 1975.

Cladotanytarsus no es un género que se encuentre habitualmente en el fondo de los lagos y embalses, sino que es una forma de la zona litoral y sublitoral (THUT, 1969). En los embalses se encuentra abundantemente en la zona marginal, entre 0 y 5 metros (ERBAEVA, 1971). En el embalse de Rybinsk tiene su dominancia a 2 metros (SOKOLOVA, 1971). En nuestros embalses ha sido hallado en la fauna profunda en cuatro ocasiones. En dos de ellas formaba parte de muestras que consideramos tomadas en la zona sublitoral (embalses de Valdecañas, 50, y Bermejales, 74). En las otras dos ocasiones vivía a considerable profundidad en embalses no muy eutróficos.

Un género que se encuentra comúnmente en la fauna profunda es Tanytarsus, principalmente en los lagos oligotróficos, y por ello ha sido usado para la tipificación de lagos (THIENEMANN, 1954). En uno de los embalses (Aguilar de Campoo, 7), pudo determinarse una especie (T. bathophilus Kieff.) gracias a la presencia de pupas. Sólo en un embalse es la forma dominante (Porma, 8), y en los otros es una forma acompañante de otros géneros; incluso llega a encontrarse junto a los Chironomus, lo cual es una paradoja como señala LAVILLE (1972). En las zonas litorales de los lagos suele ser muy abundante, y en una muestra submarginal de uno de nuestros embalses tenía una densidad de 70 individuos por draga.

En total, este género se encuentra en ocho embalses, donde su presencia se repite en las diferentes campañas. Estos embalses están relativamente cerca unos de otros (por ejemplo, los números 6, 7, y 8) y podrían haber sido invadidos por formas lacustres (como T. bathophilus Kieff.) procedentes de la próxima cordillera Cantábrica.

Es interesante constatar que en el fondo de los embalses no se encuentran Tanytarsus más allá de la parte central del estado. Con las mismas reservas de siempre, por la falta de muestreo intensivo, esta situación podría reflejar unas condiciones más duras de los embalses de la parte meridional, de fluctuaciones mayores y régimen térmico más cá-

lido, lo que puede traducirse en una anoxia más prolongada en el ciclo anual, que no favorece la existencia de este género en el fondo de los embalses. Más hacia el norte, las fluctuaciones pueden ser menores y el calentamiento de las aguas es más lento.

La distribución geográfica de los diferentes géneros de tanitarsinos puede verse en la figura 6.

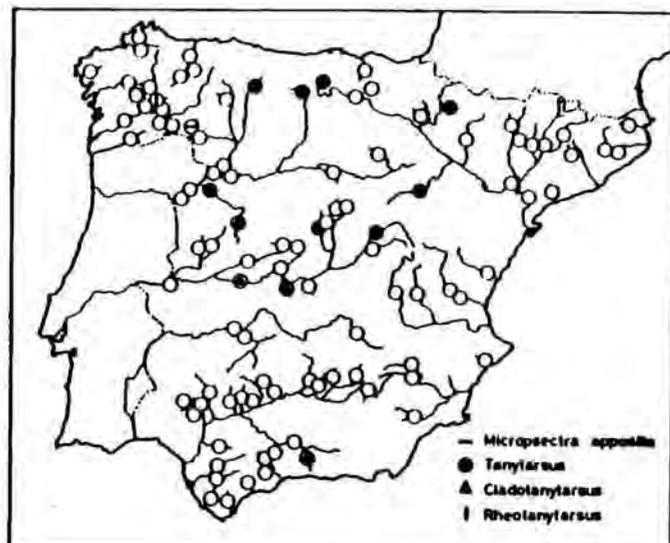


Fig. 6 - Tanitarsinos y su distribución en las muestras bentónicas profundas.

Fig. 6 - Tanytarsini and their distribution in the profundal benthic samples.

OTROS QUIRONÓMIDOS

Tal como se ha mostrado en la tabla XI, los quironómidos no incluidos en los grupos anteriores son poco frecuentes y menos abundantes en el fondo de los embalses españoles. Su distribución geográfica en éstos se presenta en la figura 7.

A profundidades moderadas, equivalentes a zonas submarginales, se pueden encontrar muchas más formas (MIRONISCHENKO, 1971), que son las que aparecen citadas como algo más frecuentes en la tabla XI. Las formas más grandes son las que pueden llegar hasta mayores profundidades en algunos casos, como Polypedilum y Cryptochironomus, que se han encontrado hasta 60 metros de profundidad en el embalse de Entrepeñas (37). En las zonas más someras, sus densidades pueden ser apreciables (hasta 10 ind./draga).

Una de las formas larvarias que coloniza frecuentemente los embalses es Microchironomus, que se presenta en 6 embalses formando parte de la fauna profunda y es abundante en las zonas submarginales del embalse de Torrejón (T). La frecuencia con que se encontró en este embalse nos hace pensar que puede ser una forma común de las zonas marginales, submarginales y, en algunos casos, incluso del nivel más profundo de los embalses españoles. En dos ocasiones diferentes se encontraron pupas maduras, por lo que se pudo establecer que se trataba de M. tener Kieff., especie conocida de los lagos europeos. La larva de los embalses presenta las mismas características que las descritas en el trabajo de revisión

de KUGLER (1971). Este género parece más común en la zona de aguas más alcalinas, en embalses eutróficos a poca profundidad (Cazalegas, 52; Bornos, 87) y a profundidad mayor en embalses más oligotróficos (La Tranquera, 33; Loriguilla, 58; La Breña, 67), llegando hasta los 30 m bajo el nivel de las aguas. Contiene también el pigmento respiratorio que le da el color rojo característico de algunos quironómidos, pero su tamaño es mucho menor al de los otros miembros de la familia encontrados en nuestras muestras.

Los miembros del grupo Harnischia (Harnischia, Paracladopelma, Cryptocladopelma y Cryptochironomus) son desigualmente frecuentes en las muestras, aunque el primero y el último género podrían ser formas relativamente abundantes. H. fuscimana Kieff. es una especie que como adulto es común volando cerca de los embalses españoles.

En general, la mayor diversidad se ha presentado en las muestras más someras, donde el número de géneros diferentes puede ser mayor, así como la abundancia de cada uno de ellos.

CHAOBORUS

Entre los elementos más comunes de la fauna profunda se encuentra la larva

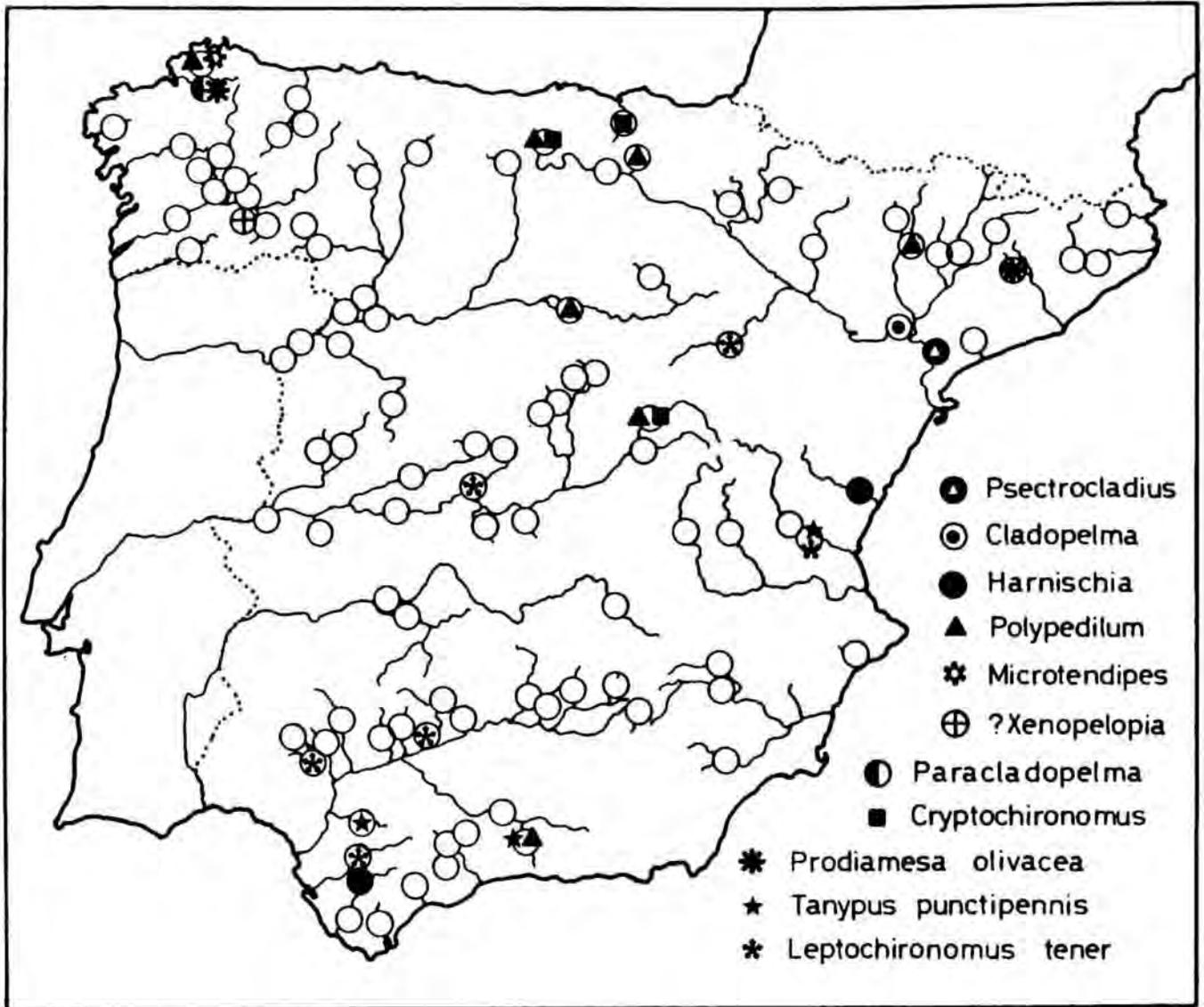


Fig. 7 - Algunos quironómidos presentes en la fauna profunda y su distribución.

Fig. 7 - Distribution of some Chironomidae in samples of profundal benthos.

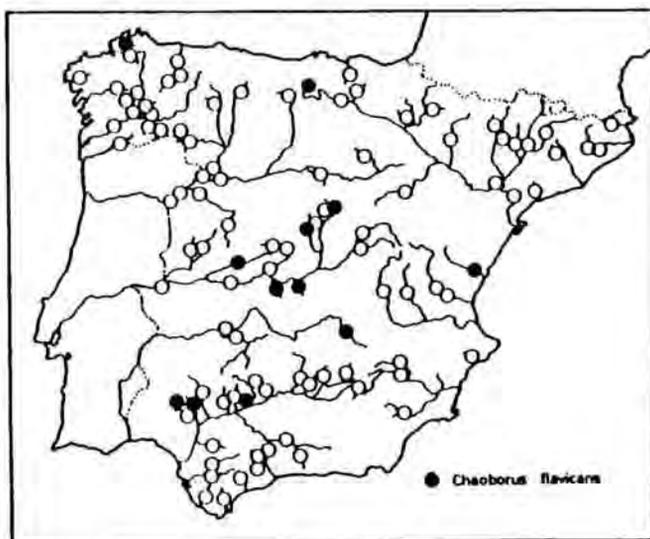


Fig. 8 - *Chaoborus flavicans*. Distribución en las muestras profundas.

Fig. 8 - *Chaoborus flavicans*. Distribution in profundal benthic samples.

de este díptero, cuya frecuencia se ha subestimado seguramente por las migraciones que realiza (fig. 8). *Chaoborus* es un habitante frecuente en los lagos (PARMA, 1969; SIKOROWA, 1968) y embalses (PETR, 1972).

En nuestros embalses no sólo es frecuente en los eutróficos, sino también en algunos mesotróficos muy alcalinos, como el de Peñarroya (55), donde llega a ser abundante. En este caso particular podría proceder de las lagunas de Ruidera, como ocurre con parte de la fauna planctónica que se encuentra en este embalse (ARMENGOL, 1977). Es de resaltar la semejanza de este embalse con el lago de Banyoles, también de bajo nivel trófico, donde también se encuentra este díptero.

LOS MOLUSCOS

En los embalses españoles los moluscos se han encontrado siempre en pequeña cantidad, excepto en un caso. La ausencia de este grupo en un número mayor de embalses puede atribuirse, en parte, al muestreo, pues los moluscos viven enterrados más profundamente que los gusanos o las larvas de quironómidos; pero también a la mayor dificultad que deben tener estos organismos en colonizar los embalses.

En muchos casos se hallaron sólo conchas vacías; el más espectacular lo constituye el embalse de Porma (8), en el que en la muestra de verano de 1973, en una sola draga se llegaron a encontrar hasta 1377 individuos de 5 especies diferentes (Pisidium sp., Planorbis sp., Gyraulus albus Müller, Limnaea spp. y Anisus sp.). Correspondía tal acúmulo seguramente a una reciente fauna marginal que con el crecimiento de las aguas había sido arrastrada y sepultada en el sedimento, ya que el embalse estaba en la fase de su primer llenado.

Los moluscos más frecuentemente encontrados han sido de los géneros Pisidium y Planorbis, estos últimos casi siempre con la concha vacía. Excluyendo el embalse de Porma (8), el número máximo de Pisidium hallados fue de 21 individuos en una muestra tomada en el embalse de Saucelle (30). Hay que tener en cuenta, además, que la fijación con formol afecta la concha de los moluscos, de manera que en ocasiones las conchas pudieran estar corroídas y entonces la masa de su cuerpo es fácil que pase inadvertida.

Los moluscos no parecen tener adaptaciones especiales a las bajas tensiones de oxígeno del fondo de los lagos y embalses, y algunos aspectos de su biología y adaptación a los fondos anóxicos son aún desconocidos (JONASSON, 1972).

En algunos embalses se encontraron grandes bivalvos (Unio o Anodonta), aunque nunca fueron capturados por la draga, sino que se observaron en las zonas marginales de embalses cuyo nivel había descendido mucho. Es presumible que vi-

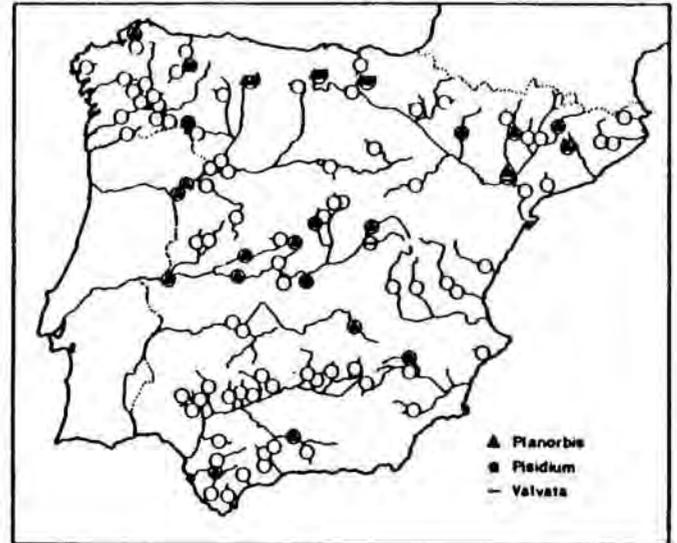


Fig. 9 - Distribución de los moluscos más frecuentemente encontrados en el fondo de los embalses españoles.

Fig. 9 - Distribution of the most frequent molluscan genera of the profundal benthic fauna.

van en estas zonas fangosas enterrados profundamente.

LOS NEMATODOS

Los nemátodos han sido encontrados de forma irregular en el bentos, en ocasiones abundantemente (tabla III). Tal como se ha comentado anteriormente, la malla de 250 micras dejaba escapar gran parte de estos organismos, por lo que su abundancia y composición específica no puede considerarse como representativa. La identificación de las formas de la tabla IX ha sido realizada por E. Gadea.

Como puede verse en esta tabla, una forma es dominante y aparece en la mayo

TABLA IX - Nemátodos de algunas muestras de los embalses españoles. El número corresponde al del embalse.

TABLE IX - Some Nematoda of profundal benthic samples. The number is that of the reservoir.

<i>Dorylaimus stagnalis</i>	4, 5, 27, 36, 37, 56, 59, 63, 76, 94
<i>Tobrilus gracilis</i>	3, 7, 27, 17
<i>Limnomermis bostrychodes</i>	5, 11, 16
<i>Ironus ignavus</i>	37

ría de los embalses en los que se identificaron individuos de este grupo; es Dorylaimus stagnalis.

Grandes nemátodos de un color blanquizco aparecieron en algunos embalses dentro de las larvas de Chironomus. Estas son especies que parasitan a las larvas de Chironomus y provocan la aparición de intersexos en los adultos de este género (WULKER, 1970).

OTROS ORGANISMOS

Los ostrácodos son poco frecuentes en la fauna profunda. Cypria ophthalmica (Jurine) (det. J. Armengol), es una especie que ha sido encontrada en el fondo de dos embalses. Seguramente se pueden encontrar muchas más especies, aunque no creemos que sean abundantes.

En ciertas ocasiones pueden encontrarse en el fondo de los embalses otros insectos, como las formas saprófilas de Ephemera (en 4 embalses), género que en Yesa (2) se encontró a cierta profundidad. Micronecta es muy frecuente en el litoral, por lo que su presencia en la draga hay que pensar que es accidental, como lo es la de las larvas de ceratopogónidos (dípteros), más propias de pequeñas charcas o musgos que del fondo de los embalses.

El hallazgo de hidrácaros a grandes profundidades puede tener su explicación por el parasitismo que sufren algunos quironómidos por estos artrópodos.

Stictochironomus, en particular, está especialmente afectado en el embalse de Peñarroya, llegando a transportar un solo macho hasta 12 individuos del parásito.

COMPOSICIÓN CUANTITATIVA DE LA FAUNA BENTÓNICA PROFUNDA

Ya se ha indicado anteriormente que con un promedio de dos muestras por embalse era difícil realizar un estudio cuantitativo apropiado para cada uno de los embalses, y aún más teniendo en cuenta que sólo se tomaba un solo golpe de draga en cada muestreo. Por ello se han reunido todas las muestras (173) y, sin incluir los copépodos, se ha hecho una estima del número medio de individuos por muestra en todo su conjunto, tomándolo como representación cuantitativa de la fauna del fondo de los embalses españoles.

Los resultados se exponen en la tabla X para los diferentes grupos en general, en la tabla XII para los quironómidos; en la tabla XI se realizan unas comparaciones entre la composición cuantitativa de los embalses españoles, la de otros embalses y la del lago Esrom.

Como se puede observar en la tabla X, los oligoquetos representan más del 90 % del total de individuos capturados con las dragas, y los quironómidos forman un 6,5 %. Son los dos grupos dominantes, aunque los gusanos lo sean de forma absoluta. En la misma tabla se expresa

TABLA X - Densidad media y máxima de la fauna profunda de los embalses españoles.

TABLE X - Mean and maximum density of the profundal fauna of the Spanish reservoirs.

	ind./muestra	ind./m ²	%	ind./muestra	ind./m ²
Oligoquetos	213,09	5327,25	90,35	2.000	50.000
Quironómidos	15,381	384,52	6,52	278	6.950
Chaoborus	2,93	73,25	1,24	210	5.250
Nemátodos	2,32	65,5	0,99	120	3.000
Ostrácodos	1,18	29,5	0,50	40	1.000
Moluscos	0,763	19,07	0,32	21	525
Otros	0,173	4,325	0,07	-	-

TABLA XI - Comparación entre las densidades medias del lago Esrom, diversos embalses de Europa y Canadá, y los embalses españoles. Densidades en individuos por metro cuadrado.

TABLE XI - Comparison between the mean density (in individuals per square meter) of the profundal fauna of the Esrom Lake, some European and Canadian reservoirs, and Spanish reservoirs.

Embalse o lago	Lago Esrom	Embalse de Laurel Creek		Embalse de Goczalkowice		Embalse de Cow Green		Embalses españoles
Autor	JONASSON(1972) (media anual)	PATERSON & FERNANDO (1970) Abril-67 Agosto-67		KRZYZANEK (1977) 1973 1975		ARMITAGE(1977) 1971 1975		Promedio
Profundidad (m)	20	3,6	3,6	Zona media		15-18	15-18	34,86
Oligoquetos	5500	725	7597	69	263	2180	1781	5327,25
Quironómidos	9250	211	9262	484	1187	134	1083	384,52
Moluscos	975	-	-	-	19	20	-	19,07
Chaoborus	525	-	-	-	-	-	-	73,25
Otros	-	35	700	13	89	997	4428	99,32

el número máximo de individuos encontrados en una muestra; como puede verse, es muy elevado, mucho más que la media de un lago eutrófico (tabla XI), aunque para los quironómidos no alcanza el promedio de aquel lago.

Las fluctuaciones en torno a los valores medios son muy grandes, desde no encontrar ningún tipo de organismo, hasta los valores máximos de oligoquetos o de quironómidos excluyéndose, pasando por situaciones de cierto equilibrio. Estos valores medios reflejan, en cierta manera, lo que ocurre en la mayoría de los embalses: una proporción aproximada de 15:1 entre los tubificidos y los quironómidos.

En los lagos eutróficos la situación suele ser inversa, ya que los quironómidos suelen dominar sobre los oligoquetos, como en el lago Esrom (JONASSON, 1972, tabla XI). En los embalses, en general, la situación es diversa según los diferentes autores, embalses y épocas, y depende de la profundidad. Así, a poca profundidad, en dos meses diferentes del mismo año se pueden encontrar situaciones diferentes con predominio de uno u otro grupo y con densidades diferentes (PATERSON & FERNANDO, 1970; véase también tabla XI). Lo mismo ocurre para un mismo embalse, en una misma zona, para diferentes años. KRZYZANEK (1977) observa, en la zona más profunda, una va-

riación menor de la fauna y una influencia muy fuerte del régimen anual del embalse. En su caso los oligoquetos eran siempre inferiores en número a los quironómidos, y los dos grupos eran dominantes sobre el resto de la fauna (tabla XI). Otras circunstancias presenta el embalse de Cow Green, en Inglaterra (ARMITAGE, 1977), donde a lo largo de dos años los oligoquetos son mucho más abundantes que los quironómidos. Estas diferencias responden a la variación en la composición del sustrato, formado desde hace algunos años en el primer caso y muy reciente en el segundo, y a otros factores cuyas combinaciones se dan asimismo en los embalses españoles, por lo que no son de extrañar las fluctuaciones en la variación del número de organismos. El efecto de la utilización de un tipo u otro de malla puede observarse en los resultados de estos dos autores, ya que mientras uno de ellos utiliza una malla de 500 micras (KRZYZANEK, 1977), el otro investiga la microfauna y en la tabla XI puede verse, en el apartado de otros organismos, valores muy altos del número de individuos, debidos, principalmente, a la gran cantidad de ostrácodos y de Hydra.

La densidad media total de quironómidos es reducida, de 15,4 individuos por muestra, de los cuales 12 ind./muestra pertenecen a los dos géneros más

abundantes (Procladius y Chironomus). Estos dos géneros son pues los más frecuentes y también los más abundantes (tabla XII). Las densidades medias y las máximas absolutas presentan valores normales dentro de los embalses, o algo más bajos (tabla XII).

No siempre las formas más frecuentes son las más abundantes, ya que algunas especies pueden presentarse preferentemente en un embalse, por lo que en la tabla XII pueden figurar con abundancia mayor que especies de mayor dispersión. Este es el caso de Micropsectra apposita Walk., abundante en el lago de Sanabria, y de las larvas de Microtendipes o de Chironomus gr. halophilus, de los embalses de Forcadas (13) y Puentes (77).

EL EFECTO DE CONTAGIO SOBRE LAS MUESTRAS

En algunos estudios sobre la densidad de la fauna del fondo de lagos se atribuye a las muestras una distribución

de contagio (THUT, 1969; SHIOZAWA & BARNES, 1977). Estas distribuciones se observan, principalmente, cuando la heterogeneidad del medio es grande (CUMMINS, 1962) o cuando hay un gran número de los estadios larvarios iniciales de los insectos, particularmente de quironómidos (SHIOZAWA & BARNES, 1977).

En los embalses este efecto es especialmente notorio, ya que la heterogeneidad del sustrato está asegurada por el origen de la cubeta y también por las corrientes subsuperficiales que pueden depositar selectivamente los materiales en ciertas áreas. Algunas zonas relativamente extensas de sedimentos homogéneos pueden hallarse cerca de la presa o en áreas protegidas. En nuestros muestreos se procuraba tirar la draga siempre en el mismo sitio, ya que la experiencia demostró que pocos metros de desviación podían derivar en una extracción negativa.

En los embalses, las distribuciones de contagio debidas a la escasa dispersión de los primeros estadios larvarios de los quironómidos alrededor del punto de puesta son seguramente frecuentes.

TABLA XII - Abundancia media y máxima de los quironómidos del bentos profundo de los embalses españoles y comparación con la frecuencia de los mismos en las muestras.

TABLE XII - Mean and maximum abundance of the genera of Chironomidae of profundal benthic fauna of the Spanish reservoirs, and percentage compared with that of the frequency of different genera in samples.

	ind./muestra	ind./m ²	%	muestras	% (n=173)	número máximo	
						ind./muestra	ind./m ²
<u>Procladius</u>	6,34	158,5	41,21	74	42,77	165	4125
<u>Chironomus</u> gr. <u>plumosus</u>	5,70	142,5	37,08	56	32,36	277	6925
<u>Stictochironomus</u>	1,19	29,25	7,33	32	18,49	48	1260
<u>Tanytarsus</u> s. str.	0,94	23,5	6,11	16	9,24	70	1750
<u>Micropsectra apposita</u>	0,31	7,75	2,01	3	1,73	42	1050
<u>Chironomus</u> gr. <u>thummi</u>	0,19	4,75	1,23	10	5,78	17	425
<u>Polypedilum</u>	0,18	4,5	1,17	8	4,62	10	250
<u>Microchironomus</u>	0,14	3,5	0,91	7	4,04	8	200
<u>Microtendipes</u>	0,11	2,75	0,71	1	0,57	18	450
<u>Cladotanytarsus</u>	0,07	1,75	0,45	4	2,31	5	125
<u>Chironomus</u> gr. <u>halophilus</u>	0,06	1,5	0,39	1	0,57	10	250
<u>Tanytus</u> gr. <u>punctipennis</u>	0,03	0,75	0,195	3	1,73	2	50
<u>Cryptochironomus</u>	0,02	0,5	0,13	3	1,73	2	50
<u>Harnischia</u> , <u>Prodiamesa</u>	0,017	0,42	0,11	2	1,14	2	50
<u>Rheotanytarsus</u> , <u>Paracladopelma</u>	0,01	0,25	0,065	1	0,57	2	50
<u>Cryptocladopelma</u> , <u>Psectrocladius</u> , <u>Xenopelopia</u>	0,005	0,125	0,132	1	0,57	1	25

Las dos muestras en que se encontraron el mayor número de Chironomus (embalse de la Torre del Aguila, 86; diciembre de 1974) y el mayor número de Procladius (embalse de La Tranquera, 33; febrero de 1975), son también las que tienen una mayor proporción de primeros estadios larvarios de estos quironómidos, como puede apreciarse a continuación.

Embalse 86:

<u>Chironomus</u>	estadio II	-	158	individuos
"	III	-	111	"
"	IV	-	7	"

Embalse 33:

<u>Procladius</u>	estadio II	-	10	individuos
"	III	-	54	"
"	IV	-	81	"

Hay que tener en cuenta, además, que el estadio I es tan pequeño que escapa a la malla de 250 micras, al igual que ocurre con parte de los estadios II de Procladius.

Esta extraordinaria frecuencia de larvas de estos dípteros podría ser más bien simulada, por una distribución de contagio, que debida a una alta densidad real en todo el embalse. Estas muestras fueron tomadas en la época de mezcla, cuando los quironómidos colonizan de nuevo el fondo después de la estratificación estival. La presencia de oxígeno y la temperatura alta, unidas a una fuerte producción planctónica, hacen que sea una época muy adecuada para el rápido crecimiento de los quironómidos en el fondo de los embalses.

Una muestra complementaria tomada en el embalse de La Tranquera (33) en septiembre de 1977, también en época de mezcla, demostró que si bien la composición específica era semejante, el número de Procladius era muy inferior (sólo 7 individuos de los últimos estadios larvarios), confirmando la impresión de que la densidad de este quironómido encontrada anteriormente podía ser debida a un efecto del contagio.

FACTORES QUE AFECTAN LA COMPOSICIÓN Y DISTRIBUCIÓN DE LA FAUNA PROFUNDA

Algunos de los factores que condicionan la composición de la fauna profunda han sido comentados someramente en el capítulo anterior. Alusiones a la influencia de la profundidad, la eutrofia o la estructura del sedimento, pueden encontrarse frecuentemente. En este capítulo se pretende establecer algunas relaciones cuantitativas de algunos de los factores medidos en los embalses que influyen en la distribución de las especies. La profundidad, la temperatura y la cantidad de clorofila de cada uno de los embalses pudo medirse en los muestreos, y con estos factores se compararán los resultados que se tienen de composición faunística de los dragados. De una manera indirecta se verá la relación de los datos sobre fauna bentónica con la anoxia del fondo, ya que al no existir medidas de concentración de oxígeno cerca del sedimento, por exigencias del muestreo general de los embalses, no se puede saber si aquella existía o no y el tiempo de su duración. Se han tomado, pues, los datos de épocas de mezcla contrapuestos a los de épocas de estratificación, como medida indirecta de la anoxia del fondo (para la especificación de estos datos véase MARGALEF *et al.*, 1976).

No se posee información acerca de la naturaleza del sedimento y de su estructuración; sólo se observó el color del mismo. Por ello, a pesar de la importancia de este factor en los embalses, no puede saberse su efecto sobre nuestras muestras, aunque en ocasiones intuimos su importancia.

EVOLUCIÓN DE LA FAUNA BENTÓNICA CON LA PROFUNDIDAD

Dentro de un mismo lago o embalse se encuentra normalmente una disminución del número total de especies con la profundidad, aunque el número máximo de especies nunca se encuentra en la misma orilla (BRINKHURST, 1974). La zona pro-

TABLA XIII - Frecuencia de aparición en cada intervalo de profundidad de los diferentes grupos de organismos capturados en los embalses españoles.

TABLE XIII - Frequency of the different taxa in the depth intervals of the samples taken in Spanish reservoirs.

	Intervalos de profundidad (m)															
	0-10		10-20		20-30		30-40		40-50		50-60		60-80		80-100	
Número de muestras	16		41		30		30		18		23		9		6	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
Oligoquetos	14	87	39	95	28	93	26	86	14	77	20	87	9	100	6	100
Quironómidos	14	87	37	90	16	53	21	70	8	44	11	48	4	44	3	50
Chaoborus	4	12	9	22	3	10	2	7	-	-	-	-	-	-	-	-
Moluscos	2	6	11	27	2	7	3	10	2	11	7	30	3	33	-	-
Nemátodos	1	3	2	5	4	13	5	17	1	6	7	30	-	-	-	-
Ostrácodos	1	3	5	12	4	13	3	10	1	6	4	17	1	11	-	-
Otros	2	16	5	12	2	6	1	3	1	6	1	4	-	-	-	-
Quironómidos																
Procladius	6	56	26	63	10	33	15	50	5	28	4	17	4	44	1	16
Chironomus	10	62	29	71	7	23	6	20	1	6	4	17	4	44	2	33
Stictochironomus	3	19	7	17	5	17	8	26	-	-	7	34	1	11	1	16
Tanytarsini	-	-	6	15	4	13	3	10	2	11	4	17	1	11	-	-
Otros	7	44	10	24	2	7	6	20	3	17	2	9	-	-	-	-

funda está suficientemente individualizada y existe en los lagos a partir de diferentes profundidades, según cada lago y sobre zonas más o menos extensas, que varían según las características morfológicas, químicas y biológicas propias (EGGLETON, 1931, 1934; DUNN, 1954). En los embalses habría que añadir como factor muy importante en los primeros momentos de la colonización, la naturaleza del suelo inundado (PATERSON & FERNANDO, 1969a).

Para estudiar la variación de la distribución de los organismos respecto a la profundidad, se han agrupado las 173 muestras en intervalos, de 10 metros hasta 60 metros y de 20 metros a partir de esta profundidad, dado el escaso número de muestras tomadas. Se ha estudiado la variación de la proporción de cada uno de los grupos en general y de los géneros más importantes de quironómidos en particular, así como la abundancia por intervalo.

Como puede verse en la tabla XIII, las formas euribáticas (que se han encontrado a todas las profundidades) son los

tubificidos y los tres géneros de quironómidos más abundantes.

Los oligoquetos se encuentran siempre en más de un 75 % de las muestras de cada intervalo y los quironómidos en un 40 %, pero mientras que en los gusanos no se aprecia ninguna tendencia de variación con la profundidad, en las larvas de los insectos la proporción disminuye con aquélla. Hasta 20 metros, un 80 % o más de las muestras poseen quironómidos, hasta 40 metros entre un 50 y un 70 % de las muestras tenían larvas de estos dípteros. Entre los grupos restantes no se pueden observar tendencias de variación claras, dada su poca importancia y el hecho de que su muestreo no fuera específico. Hay que notar que *Chaoborus* no desciende más allá de los 40 metros.

Entre los quironómidos (fig. 10), se presentan como especies euribáticas *Procladius*, *Chironomus* y *Stictochironomus*, y otro género, *Tanytarsus*, puede encontrarse a considerable profundidad. Entre los géneros encontrados en más de una ocasión, algunos presentan distribuciones limitadas a zonas poco profundas,

mientras que otros, como Cryptochironomus, pueden alcanzar profundidades considerables.

La distribución de Micropsectra appositata Walk., refleja la de esta especie en el lago de Sanabria, donde se encuentra tanto a 25 como a 50 metros. Microchironomus Kieff. es normalmente abundante en la zona marginal y submarginal, pero en embalses más oligotróficos puede alcanzar profundidades de hasta 33 metros (embalse de la Tranquera, 33). En este caso, de distribuciones limitadas a cierta profundidad, se encuentran la mayoría de los géneros del grupo Harnischia y también Tanytus. Los Chironomus del grupo thummi parecen confinados a zonas más someras (son especies de menor tamaño) y, en ocasiones, pueden encontrarse junto a Chironomus plumosus L., como en el embalse de Bermejales (74) en diciembre de 1974. Algo contradictoria resulta la distribución de Cladotanytarsus, cuya presencia a profundidades de 50 metros en el embalse de Valdecañas (50) en verano de 1973 resulta totalmente inesperada.

La distribución de la figura 10 se refuerza en la tabla XIII, en la que puede verse que la proporción de Chironomus y Procladius es mayor en las zonas más someras, aunque se presentan en todas las profundidades. El descenso más espectacular en la frecuencia de aparición se tiene en Chironomus, que si hasta 20 metros se presenta en el 60 % de las muestras, entre 20 y 40 metros pasa a valores cercanos al 20 %, mientras que si se exceptúa el valor del intervalo 80-100 metros, en el que se tienen sólo 4 muestras, la presencia de Chironomus por debajo de 40 metros es inferior al 20 % de las muestras tomadas.

La misma tendencia puede señalarse para Procladius, aunque sin un cambio tan brusco, ya que hasta 40 metros se tienen valores de frecuencia en las muestras de más del 30 %. Entre 60 y 80 metros también aparecen como frecuentes, aunque aquí debe recordarse lo dicho anteriormente a propósito de la escasez de las muestras. Hay que tener en cuenta que a mayor profundidad la draga funcio-

na de manera correcta, principalmente en áreas fangosas, favorables a la presencia de quironómidos.

Stictochironomus y Tanytarsus muestran un comportamiento algo diferente, con acumulación de las mayores proporciones de presencia en profundidades medias o altas (tabla XIII).

IMPORTANCIA CUANTITATIVA DE LOS DIFERENTES GRUPOS SEGÚN LA PROFUNDIDAD

Se ha indicado anteriormente como, a medida que aumentaba la profundidad, disminuía la frecuencia de los quironómidos en las muestras. Es un hecho conocido en los lagos que al aumentar la profundidad el número de tubificidos aumenta, mientras disminuye el de quironómidos (THUT, 1969). En los embalses, la situación es diversa según los diferentes

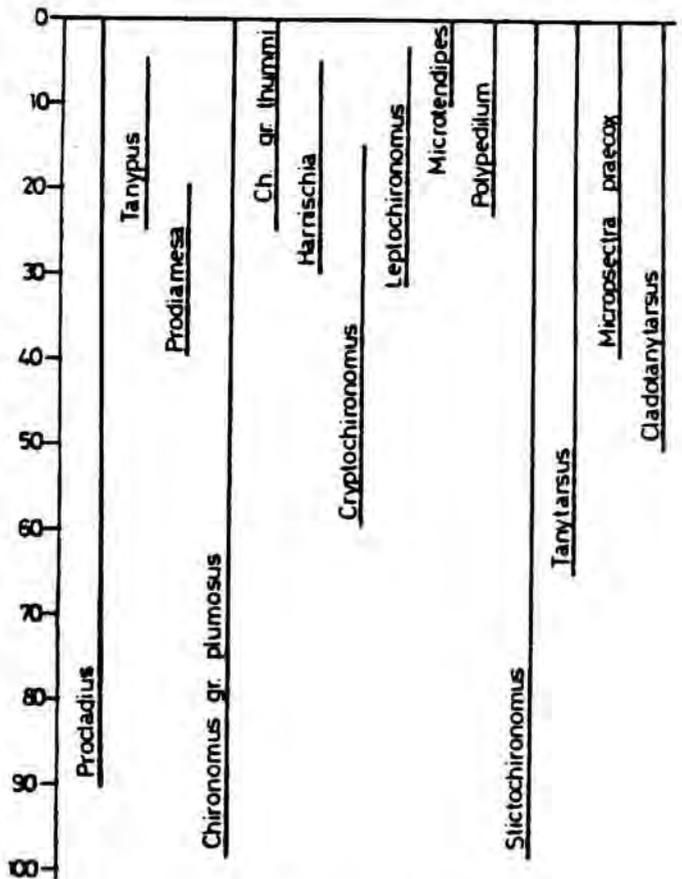


Fig. 10 - Distribución de los principales géneros de quironómidos de la fauna profunda de los embalses en relación con la profundidad.

Fig. 10 - Distribution of the main genera of benthic Chironomidae with depth.

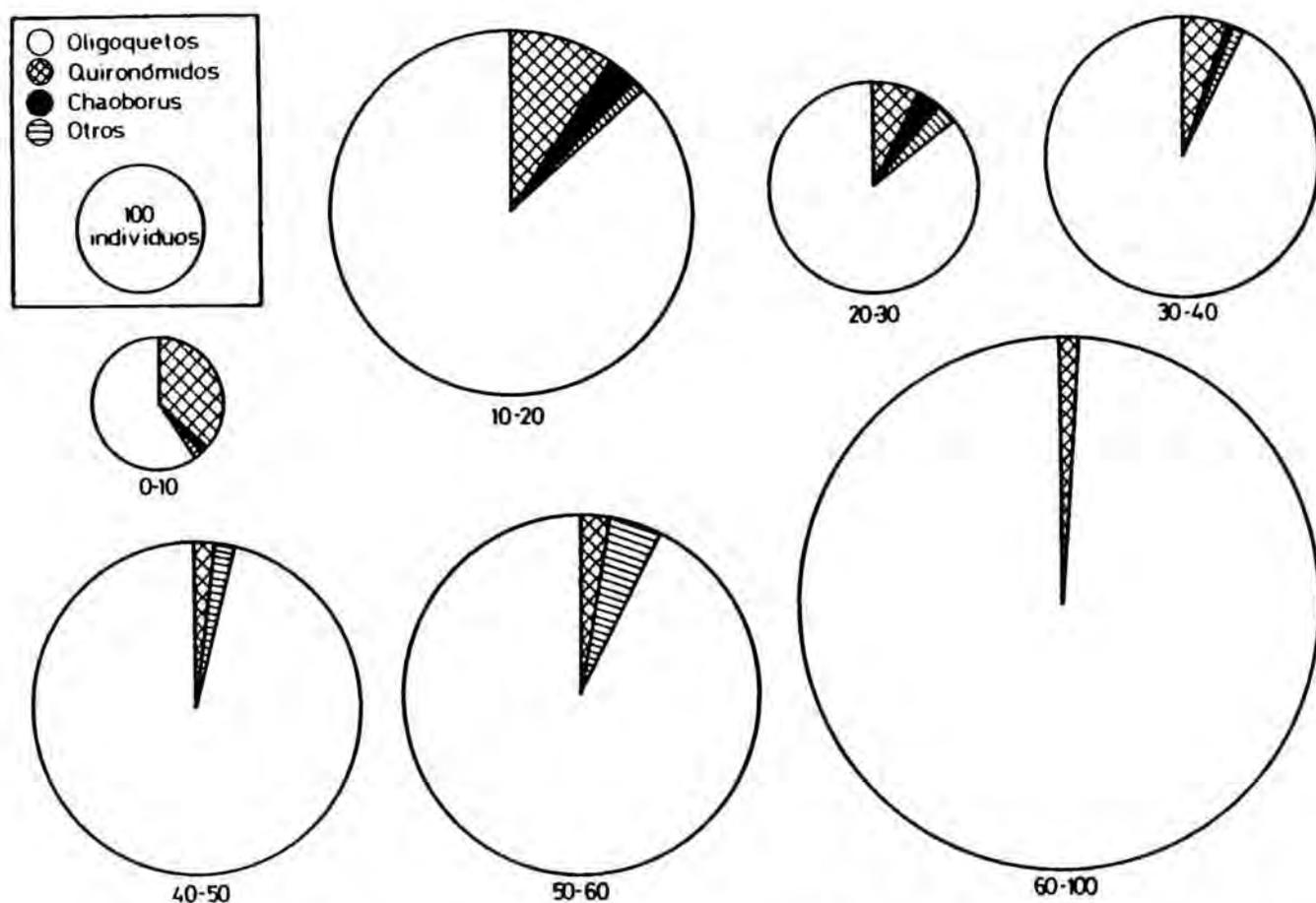


Fig. 11 - Abundancia de los diferentes grupos de organismos en relación con la profundidad, considerada a diferentes intervalos. El área del círculo es proporcional al número de individuos.

Fig. 11 - Mean density of the different organism groups with the depth intervals. The circle area is related to the total number of organisms.

TABLA XIV - Abundancia de individuos por muestra (400 cm^2) en los diferentes intervalos de profundidad en que se distribuyen las muestras tomadas en el fondo de los embalses españoles.

TABLE XIV - Abundance in individuals per sample (400 cm^2) at different intervals of depth in the profundal samples taken in Spanish reservoirs.

	intervalos de profundidad (m)							
	0-10	10-20	20-30	30-40	40-50	50-60	60-80	80-100
Oligoquetos	46,43	237,51	134,7	193,16	241,61	243,43	509,66	268,5
Quironómidos	35,37	24,59	16,41	11,98	5,31	5,72	3,33	0,65
Chaoborus	2,5	8,26	4,16	0,13	-	-	-	-
Moluscos	0,62	0,75	1,43	0,26	0,27	1,30	0,66	-
Nemátodos	0,81	1,92	0,2	1,23	0,38	11,34	2,22	-
Ostrácodos	1,37	0,90	1,43	0,36	0,05	1,39	0,04	-
Otros	0,18	0,40	0,1	0,1	0,05	0,04	-	-
Quironómidos								
Procladius	7	12,29	4,06	8,86	2,61	0,78	3	0,16
Chironomus	24,93	9,24	7,23	0,8	0,05	1,21	0,11	0,22
Stictochironomus	0,93	0,7	2,03	1,36	-	2,52	0,11	0,16
Tanytarsini	-	1,29	2,76	0,53	2,38	1	0,11	-
Otros	2,5	1,07	0,33	0,43	0,27	0,21	-	-

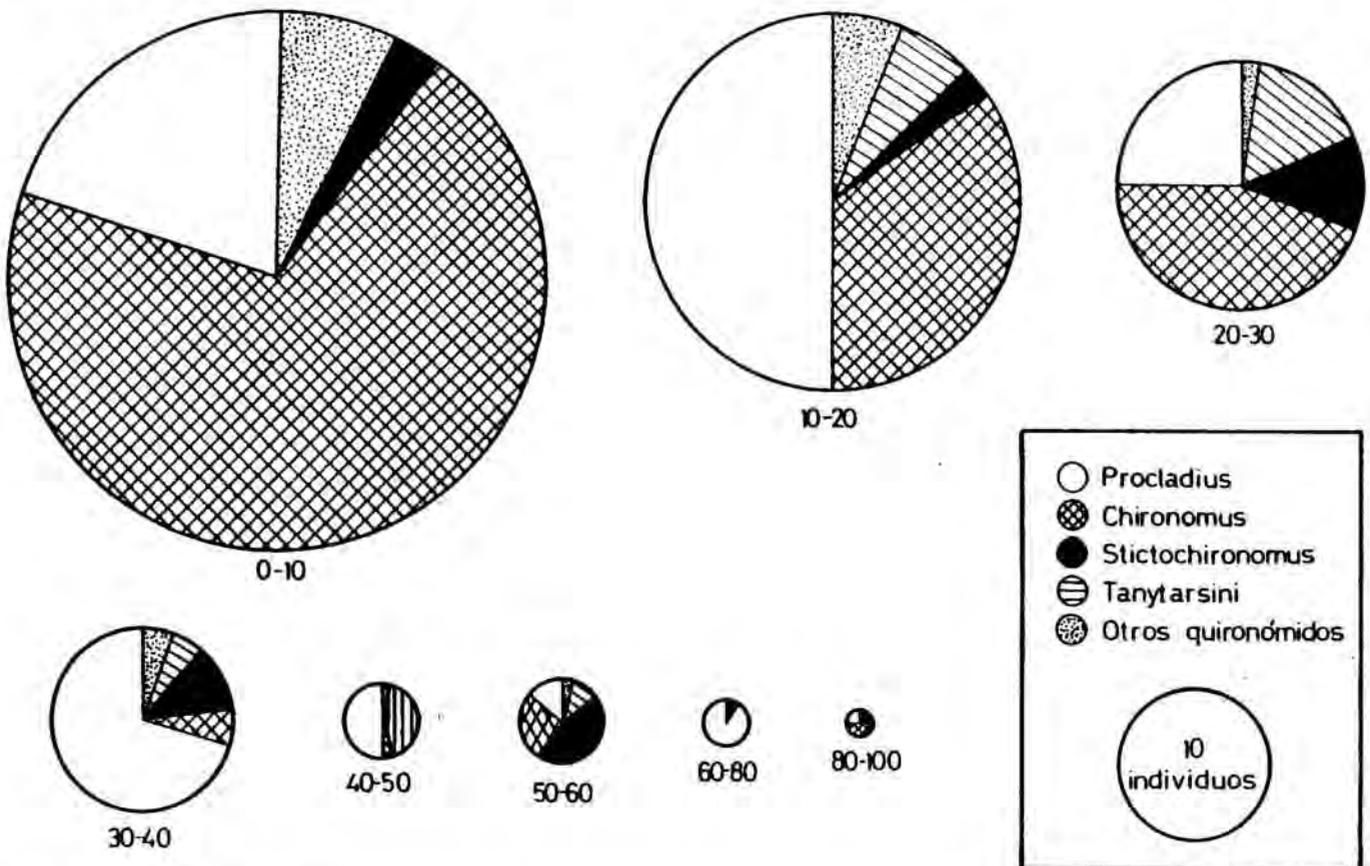


Fig. 12.- Importancia cuantitativa de los diferentes grupos de quironómidos de las muestras bentónicas en relación con la profundidad.

Fig. 12 - Mean density at different depth intervals of the main genera of Chironomidae. The circle area is related to the density.

autores, llegando incluso a desaparecer todo tipo de fauna en ciertos meses (MCLACHLAN, 1971).

En los intervalos establecidos en los embalses españoles puede observarse que el número total de quironómidos desciende gradualmente hacia el fondo (tabla XIV). En los tubificidos parece existir la tendencia contraria, si se exceptúan los valores entre 11 y 20 metros, fuertemente influenciados por las muestras de algunos embalses eutróficos. Hacia la superficie, los valores de gusanos no superan el doble del número de quironómidos, mientras que hacia el fondo son hasta 100 veces mayores. En los quironómidos en general, sólo hasta 40 metros se superan los 10 individuos por muestra (unos 250 individuos por m^2), valores que se pueden comparar con los de otros embalses. Por ejemplo, en el embalse de Kariba, en Africa, los valores de la fauna bentónica profunda fluctúan entre 0 y 709 individuos por metro cuadra-

do a lo largo del año y a 20 metros de profundidad (MCLACHLAN, 1970).

Para el resto de organismos, los valores encontrados son casi siempre inferiores a 2 individuos por muestra, exceptuando Chaoborus, frecuente y abundante en los niveles superiores, y los nemátodos en el intervalo de 50-60 metros, donde en una sola muestra se acumulaban todos los individuos (Entrepeñas, 37).

La importancia de los diferentes organismos se refleja en la figura 11, donde puede seguirse el aumento del número total de individuos hacia el fondo debido principalmente a los gusanos. (En esta figura se han reunido los intervalos de 60 a 80 metros y de 80 a 100 metros en uno solo para simplificar).

Las especies de quironómidos se reparten en dos grupos según las tendencias de su distribución (tabla XIV y fig. 12). En unas especies la densidad disminuye con la profundidad (Procladius, Chironomus y el grupo de quironómidos po

co frecuentes). En otras, la densidad es máxima a cierta profundidad (los tanitarsinos y Stictochironomus). Ambos tipos de distribuciones se pueden reconocer en lagos, cuando se estudian de manera más específica las poblaciones. Así, THUT (1969) encuentra en el lago Washington que las dos formas de Chironomus presentes (Ch. plumosus L. y Ch. near ferrogineovittatus), se distribuyen de manera diferente con la profundidad. Mientras que el primero es más frecuente y abundante en las zonas someras, el segundo es más abundante en el fondo, donde sustituye al primero.

Entre las especies más frecuentes en las zonas someras, algunas sufren reducciones muy grandes en su densidad a partir de los 30 metros, como Chironomus, mientras que otras, como Procladius, son aún más abundantes a mayor profundidad, principalmente en épocas de mezcla.

La distribución cuantitativa de los grupos de quironómidos puede verse de una manera gráfica en la figura 12, donde se observa la paulatina disminución de su número total y en particular de Chironomus. En las distribuciones por la abundancia de los organismos bentónicos

de los embalses españoles, pueden influir de manera exagerada los resultados de una determinada muestra. Con un máximo de 30 muestras por intervalo, una sola de las muestras puede tener más individuos que el resto. Como ejemplo están las densidades de Chironomus en el embalse de La Torre del Aguila (86), que condicionan mucho las densidades en el intervalo 0-10 metros, o los tanitarsinos del embalse de La Almendra (105) en el intervalo de 40 a 50 metros. Sin embargo, los resultados muestran una coherencia con lo que generalmente se conoce de la distribución con la profundidad de los organismos bentónicos.

ÉPOCAS DE MEZCLA Y ESTRATIFICACIÓN Y SU REFLEJO EN LA FAUNA PROFUNDA

En el estudio de los embalses españoles se tomaron muestras de los parámetros químicos sólo hasta 20 metros; por ello, en los más profundos no es posible saber cómo evolucionaban las concentraciones de oxígeno cerca del sedimento. Sí es posible, en cambio, dividir los em

TABLA XV - Presencia y abundancia de los principales grupos de organismos de la fauna profunda durante las épocas de mezcla y estratificación de las aguas.

TABLE XV - Presence and mean density of the profundal benthic groups in circulation and stratification periods.

	Estratificación (n=49)		Mezcla (n=124)	
	%	ind./muestra	%	ind./muestra
Oligoquetos	91,83	258,77	93,54	212,42
Quironómidos	53,06	5,08	71,57	19,41
Chaoborus	2,04	0,02	13,70	4,08
Moluscos	12,24	0,37	20,96	0,92
Nemátodos	10,2	0,38	12,90	1,22
Ostrácodos	2,04	0,02	14,51	1,33
Otros	2,04	0,06	9,07	0,18
Quironómidos				
Procladius	24,48	0,91	50,80	6,08
Chironomus	22,44	2,14	40,32	7,76
Stictochironomus	18,36	1,22	19,35	0,81
Tanytarsini	14,28	0,61	10,84	1,54
Otros	6,12	0,18	21,77	0,82

balses en dos grupos, según sus perfiles térmicos: los embalses que tenían el agua mezclada y los que la tenían estratificada. Ambos grupos presentaban diferencias significativas en la evolución de algunos parámetros (MARGALEF et al., 1976).

La mayoría de nuestras muestras están tomadas en épocas de mezcla (124 muestras en embalses mezclados frente a 49 en embalses estratificados). Las muestras de los embalses estratificados se tomaron preferentemente en la segunda campaña, cuando sólo se muestreó una parte de los embalses. Las diferencias entre los dos grupos pueden dar una idea de la relación de los organismos del fondo con factores ligados a la estratificación, tales como la anoxia.

En lo que se refiere a los oligoquetos (tabla XV), no existen grandes diferencias entre la frecuencia de aparición ni la densidad media de las poblaciones entre las épocas de estratificación y las de mezcla. Si, en cambio, existen algunas diferencias significativas en los quironómidos, que son mucho menos frecuentes y abundantes en el bentos durante la época de estratificación.

Procladius y Chironomus muestran diferencias sensibles, tanto en la frecuencia como en la abundancia, entre las muestras de verano y las de primavera y otoño. En las muestras del período de estratificación, la frecuencia de Procladius es muy baja, producto de una falta real o de una deficiencia en la retención de las larvas pequeñas por haberse usado la malla de 500 micras. En esta época los ejemplares de este quironómido se capturaron preferentemente en embalses mesotróficos con fangos poco anóxicos (Sotonera, 1; Barasona, 92) o en embalses eutróficos poco profundos (Cazalegas, 52), normalmente todos ellos a profundidades inferiores a los 35 metros.

Chironomus es más frecuente en las muestras de la época de mezcla que en las de estratificación, y su número medio también es mayor, aunque las diferencias son menores que en el caso anterior.

En otros quironómidos la abundancia es siempre baja, aunque algo superior en

época de mezcla. La frecuencia es significativamente mayor en estas épocas. Sin embargo, en embalses poco eutróficos pueden encontrarse Cryptochironomus a 60 metros en verano (Entrepeñas, 37).

Stictochironomus es igualmente frecuente en las dos épocas y su abundancia media es incluso superior en las de estratificación. Lo mismo ocurre en los tanitarsinos, que son más abundantes en invierno gracias a la contribución particular de la muestra del embalse de La Alameda (105).

Para los otros organismos, posibles diferencias entre las frecuencias y abundancias de las dos épocas pueden considerarse poco significativas, aunque existe una tendencia a encontrar más Chaoborus u ostrácodos en épocas de mezcla.

El ciclo biológico de cada embalse puede influir mucho en la presencia o ausencia de alguna especie en el fondo. En los embalses más fríos de la región septentrional (como Ebro, 6; Aguilar de Campóo, 7; o Porma, 8), la emergencia de la generación de primavera puede venir retardada por los factores climáticos respecto al sur de España o a otros embalses de la misma latitud pero situados a menor altura. En aquéllos pueden medirse en el mes de julio temperaturas inferiores a los 10°C, demasiado bajas para permitir un desarrollo rápido de los quironómidos.

TEMPERATURA, PROFUNDIDAD Y DENSIDAD DE ALGUNOS QUIRONÓMIDOS BENTÓNICOS

La temperatura influye en el crecimiento de los organismos, ya que a temperaturas más bajas el metabolismo se reduce y el desarrollo de los organismos es más lento (JONASSON, 1972). Según la temperatura la duración de la fase larvaria de los quironómidos es mayor o menor, y una misma especie puede tener un ciclo biológico que dura de unos días hasta un año o más. En los trópicos, un quironómido puede tardar sólo dos semanas en completar su ciclo biológico, mientras que a latitudes árticas pueden transcurrir

hasta 3 años (OLIVER, 1968). El alto grado de adaptabilidad del grupo se demuestra en las temperaturas a que pueden desarrollarse algunas especies. Mientras algunas completan su ciclo biológico a 40°C, como ciertos *Cricotopus*, otras lo hacen a temperaturas cercanas a los 0°C (OLIVER, 1971).

La emergencia de los adultos está, pues, ligada a la temperatura, la cual varía de unos embalses a otros y de unos a otros años. A mayor profundidad las temperaturas serán más bajas durante épocas más prolongadas del año; los ciclos serán, por lo tanto, más largos, independientemente de otros factores, como pueden ser el alimento a disposición de las larvas o el grado de anoxia.

Normalmente, para medir la dependencia de las diferentes especies respecto de la temperatura, se acepta la hipótesis de la acumulación térmica, y se acumulan los grados-día necesarios para que la especie emerja (sumando las temperaturas medias de cada día desde la puesta hasta la emergencia de los adultos). Cada especie tiene unos requerimientos específicos en grados-día. Ello hace que las emergencias de algunas especies se hagan en masa, en cuestión de una semana o menos, empezando por los individuos que se han criado en las partes superiores del embalse y siguiendo hasta el fondo (THUT, 1969; LAVILLE, 1972). En MILLER (1941) pueden encontrarse datos sobre los diferentes grados-día que necesitan distintas especies, el determinismo de su emergencia y de qué forma ello incide sobre la no coincidencia en el tiempo de especies próximas, con el alivio de la competencia interespecífica.

En nuestros embalses no fue posible determinar la secuencia de variación de la temperatura del fondo a lo largo de los diversos meses, por lo que sólo se tiene la temperatura del fondo de los embalses en ciertas épocas. Como ejemplo, en los embalses del sur del país se observa (fig. 13) cómo entre la tercera y cuarta campaña (primavera y otoño de 1974) variaron las temperaturas del fondo. En primavera las temperaturas eran más bajas (entre 5 y 13 °C) que en otoño

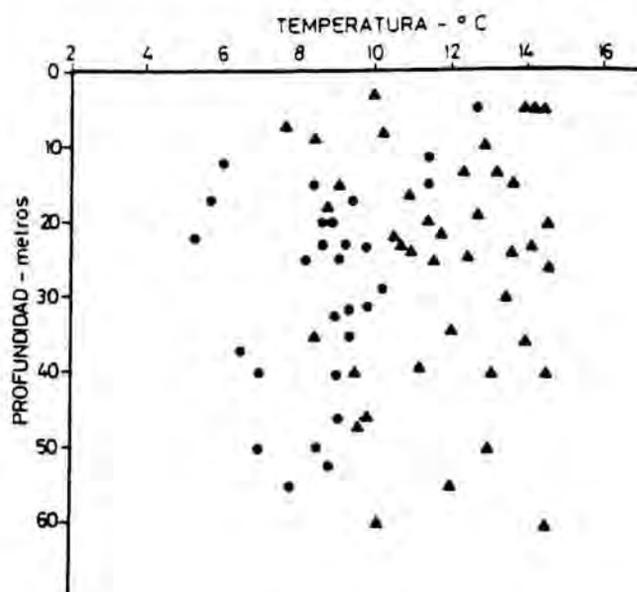


Fig. 13 - Variación de la temperatura en el fondo de los embalses de la zona sur y centro de España entre la tercera campaña (primavera de 1974, círculos), y la cuarta campaña (otoño del mismo año, triángulos)

Fig. 13 - Variation of the profundal temperature of some southern Spanish reservoirs between spring 1974 (circles) and fall of same year (triangles).

(de 8 a 15 °C), y mientras que en la primera época los valores más altos de temperatura se localizaban en áreas más someras, en otoño lo fueron en las zonas más profundas. En esta última ocasión las temperaturas más bajas se encontraron en embalses menos profundos. La situación es explicable por la estratificación que empezaba en marzo, que calentaba más las aguas someras; mientras que en octubre se estaba destruyendo la termoclina, enfriándose primero las aguas superficiales. En ambas ocasiones la situación era favorable al bentos, ya que en primavera las temperaturas estaban aumentando y había una buena disponibilidad de alimento y de oxígeno, por lo que las especies podían crecer rápidamente. En otoño, con la mezcla, volvía el oxígeno al fondo cuando las temperaturas aún no eran bajas. Ello coincidía con un momento de alta producción en el embalse, por lo que también era una buena ocasión de colonización del mismo. En estas condiciones pueden observarse dos situaciones diferentes: o bien una ausencia total de organismos, por emergencia rápida

y reciente, o una gran densidad de las pequeñas larvitas procedentes de puestas recién avivadas, como se puede ver en algunas de las muestras tomadas (especialmente en la ya citada anteriormente de La Torre del Aguila, 86).

Las preferencias de algunas especies por un rango de temperaturas determinado, pueden observarse, a modo de ejemplo, en la figura 14. Las larvas de *Stictochironomus* se han encontrado abundantemente en muestras relativamente profundas y con temperaturas bajas (entre 6 y 10 °C). En cambio, en las muestras de profundidad semejante pero con temperaturas más altas, así como en las muestras de temperatura alta y poca profundidad, las larvas de este género están ausentes o se encuentran en reducido número.

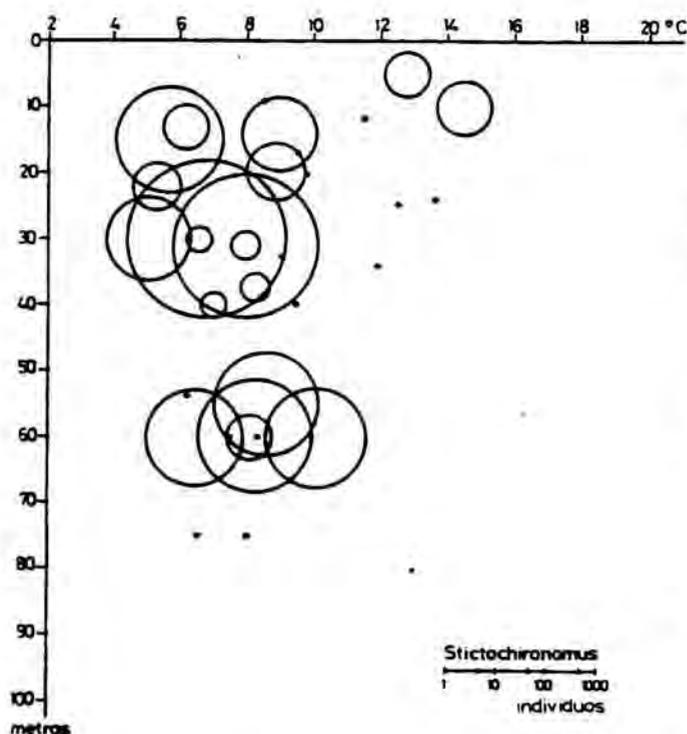


Fig. 14 - Densidad de las larvas del género *Stictochironomus* (Chironomidae) en relación con la profundidad y la temperatura en el momento de la toma de muestras. La abundancia es proporcional en una escala logarítmica al radio de la circunferencia según la escala. Los puntos indican la presencia de un solo individuo.

Fig. 14 - Density of the larvae of *Stictochironomus* (Chironomidae) related to the profundity and temperature. Abundance is proportional to the radius of the circumference in logarithmic scale. Dots indicate only one individual.

PRODUCCIÓN PLANCTÓNICA Y PRODUCCIÓN BENTÓNICA

La dependencia de la producción secundaria bentónica con respecto a la producción fitoplanctónica fué demostrada por JONASSON (1964, 1972). Los organismos del bentos siguen un ritmo de crecimiento marcado por el ritmo general del lago en todos sus aspectos, tanto físico químicos como biológicos. El crecimiento de las especies bentónicas se realiza principalmente en las épocas de mayor producción planctónica, es decir, en primavera y otoño. En estos períodos el incremento de peso fresco de *Chironomus anthracinus* Zett. puede ser del 255 % en los segundos estadios larvarios o del 775 % en el tercer estadio (JONASSON, 1972). La relación entre la producción primaria y la producción del bentos profundo es, pues, muy directa en los lagos, donde los máximos de crecimiento coinciden con los de producción primaria. En invierno las bajas temperaturas impiden el crecimiento tanto a nivel planctónico como bentónico, y en verano la estratificación provoca un déficit de oxígeno en el fondo de los lagos que limita el crecimiento de los animales del fondo.

En los embalses españoles, aunque no ha sido posible establecer una relación directa para cada uno de ellos entre las producciones del bentos y del plancton, sí se ha observado que existe una cierta congruencia en la relación entre la cantidad de clorofila resultante de la integración de los valores medidos entre 0 y 20 metros y la presencia y abundancia de los quironómidos más importantes.

Para hacer resaltar estas relaciones se han reunido aquellos valores por intervalos de valores crecientes de clorofila *a*. Los límites se han establecido de manera regular, procurando integrar en cada grupo un número de embalses superior a 10.

En la tabla XVI se comparan los valores de la presencia de los tres quironómidos más importantes respecto a las concentraciones de clorofila *a*. En los intervalos de menor concentración, los

TABLA XVI - Presencia de los tres géneros de quironómidos más importantes en relación a la cantidad de clorofila a presente en el embalse por m^2 . E, embalses; Q, embalses con quironómidos; P, con Procladius; C, con Chironomus; S, con Stictochironomus.

TABLE XVI - Presence of the three main genera of Chironomidae of the profundal benthic fauna of Spanish reservoirs related to the chlorophyll a concentration per square meter. E, reservoir; Q, reservoirs with Chironomidae; P, with Procladius; C, with Chironomus; S, with Stictochironomus.

mg Cl <u>a</u> / m^2	E	Q	P	C	S
0-25	12	11	8	4	0
25-50	26	20	15	6	7
50-75	14	11	9	8	4
75-100	10	9	9	7	2
100-200	14	7	4	4	1
200-700	11	10	4	9	3

embalses con Procladius y Stictochironomus en el fondo superan al número de embalses que poseen Chironomus. Para valores de concentración de clorofila a intermedios (entre 50 y 100 mg Cl. a m^{-2}), aún es Procladius el quironómido más frecuente, pero con una ventaja mínima, mientras que los embalses con Stictochironomus se presentan en una proporción menor. Para valores de clorofila a más altos es Chironomus el más frecuente de los insectos en el bentos.

Los valores para las abundancias (tabla XVII) resultan más difíciles de interpretar. En primer lugar, hay que mencionar que en el intervalo entre 100

y 200 mg Cl. a m^{-2}), la mitad de los embalses no tienen quironómidos y los que tienen estas larvas de insecto las poseen en número escaso. Los promedios de las poblaciones de insectos en este intervalo son de significación dudosa.

Procladius es más abundante en los valores de clorofila a inferiores a 100 mg Cl. a m^{-2} , donde la densidad media rebasa los 6 individuos por embalse, mientras que a partir de aquel valor es inferior a 2 individuos por embalse.

En Chironomus, salvando la circunstancia anteriormente reseñada, las mayores densidades se acumulan en los grupos con mayor concentración de clorofila. Sin embargo, en cantidades reducidas de clorofila a pueden encontrarse valores muy altos en la densidad de este quironómido.

Por el contrario, Stictochironomus resulta más abundante en embalses menos eutróficos, es decir, con valores bajos y medios de clorofila, aunque la distribución de densidades viene más afectada por los valores particulares. Este último extremo ocurre en los demás quironómidos, cuyos valores de presencia o de densidad son demasiado bajos y no proporcionan información suplementaria.

ORDENACIÓN DE LOS EMBALSES SEGÚN SU FAUNA BENTÓNICA

El establecer grupos discretos de lagos es algo que se ha intentado repeti

TABLA XVII - Abundancia (en individuos por 400 cm^2) de los grupos de organismos de la fauna profunda en relación con la cantidad de clorofila a por m^2 . O, Oligoquetos; P, Procladius; S, Stictochironomus; T, Tanitarsinos; Q, otros quironómidos; Z, Chaoborus.

TABLE XVII - Abundance (in individuals per 400 cm^2) of the major benthic groups in relation to chlorophyll a concentration per square meter. O, Oligochaeta; P, Procladius; C, Chironomus; S, Stictochironomus; T, Tanytarsini; Q, other Chironomids; Z, Chaoborus.

mg Cl <u>a</u> / m^2	O	P	C	S	T	Q	Z
0 - 25	264	7,76	4,05	0,93	0,87	0,22	5,20
25 - 50	155	10,20	0,34	0,83	2,14	0,43	0,05
50 - 75	224	6,07	3,33	3,01	0,59	0,64	2,52
75 - 100	290	17,05	6,76	0,08	1,46	0,7	7,93
100 - 200	122	1,92	0,41	0,06	0,1	0,45	0,75
200 - 700	172	1,36	38,36	0,37	0,54	1,06	1,27

TABLA XVIII - Tipología bentónica comparada de los lagos europeos (BRUNDIN, 1958), los lagos americanos (SAETHER, 1975) y los embalses españoles.

TABLE XVIII - Comparative typology of European lakes (BRUNDIN, 1958), American lakes (SAETHER, 1975), and Spanish reservoirs in relation to profundal fauna..

	Lagos europeos	Lagos americanos	Embalses españoles
I-ULTRAOLIGOTRÓFICOS	Heterotrissocladius subpilosus	Heterotrissocladius oliveri	-----
II-OLIGOTRÓFICOS	Tanytarsus lugens (con H. grimshawi o H. scutellatus)	Tanytarsus sp ? (Monodiamesa tuberculata y Heterotrissocladius changi)	Tanytarsus sp. Micropsectra apposita (SANABRIA-25)
II/III-MODERADAMENTE OLIGOTRÓFICOS	Stictochironomus ro-senschöldi	Chironomus atritibia, Phaenopsectra coracina	Stictochironomus macu lipennis
III-EUTRÓFICOS			
a) moderados	Chironomus anthracinus	Chironomus decorus	Stictochironomus macu lipennis, Chironomus plumosus
b) eutróficos	Chironomus plumosus	Chironomus plumosus	Chironomus plumosus
c) ultraeutróficos	-----	-----	Sin quironómidos

das veces, y desde diferentes puntos de vista, en la limnología. Los primeros intentos datan de la primera mitad de este siglo, con la publicación de los trabajos de NAUMANN (1932) y THIENEMANN (1925), y el establecimiento de lo que se denominó limnología regional, que oponía los lagos oligotróficos, fríos y profundos de Suecia a los lagos eutróficos, más someros, del norte de Alemania. Ya en estos trabajos se utilizaron los quironómidos para caracterizar los diferentes fondos, diferenciándose los lagos oligotróficos con Tanytarsus de los eutróficos con Chironomus (THIENEMANN, 1925).

Según la especialidad a que se dedican los diferentes autores, se realizan tipologías con unos u otros organismos (crustáceos, quironómidos, etc.). Algunas de las ordenaciones establecidas en principio estaban afectadas de localismo, ya que se incluían como elementos indicadores especies relictas que impedían una comparación con otras áreas (ALM, 1922).

En los quironómidos se siguió durante mucho tiempo el sistema propuesto por Thienemann, oponiendo los lagos con Ta-

nytarsus a los que tienen Chironomus. A medida que avanzaron los estudios sobre otros lagos se estableció un sistema más gradual, con la presencia en la zona profunda de otros quironómidos que indicaban estadios intermedios entre los dos sistemas (LUNDBECK, 1936). Al investigar se los lagos de alta montaña, muy fríos, con poco aporte de nutrientes, se añadió un nuevo tipo de comunidad, dominada por ortocladinos (BRUNDIN, 1958).

Un nuevo paso se dió al llevar la identificación de los quironómidos del fondo hasta el nivel de especie, por medio de captura directa con trampas de los insectos cuando éstos abandonan la piel de las pupas. Con ello se pudieron establecer diferencias a nivel específico entre zonas geográficas distintas. Esta línea fue seguida principalmente por BRUNDIN (1958), que estableció cinco grupos discretos; el grupo de los embalses mesotróficos, entre ellos, se consideraba más como una expresión del paso gradual de un grupo a otro que como un grupo concreto (tabla XVIII).

SAETHER (1975) ha estudiado los lagos americanos aplicando los criterios

de Brundin, identificando las especies y estableciendo un sistema semejante, en el que al pasar de un grupo a otro se asiste a la sustitución gradual de unas especies por otras. Los dos autores mencionados insisten en que una lista completa tiene mucho mayor valor indicador que una especie determinada.

En los embalses españoles no ha sido posible determinar las especies, pero la comparación de nuestros inventarios sugiere un poblamiento bastante uniforme en el sentido de que sólo unas pocas especies son abundantes y están frecuentemente repartidas en el bentos de los embalses. Si se observan los géneros más frecuentes en el fondo se puede establecer una clasificación en grupos asimilable a la de Brundin y Saether, con las cuales se compara en la tabla XVIII. En esta ordenación se pueden señalar algunas diferencias entre los embalses españoles y los lagos centroeuropeos y americanos.

En primer lugar, la ausencia de lo que BRUNDIN (1958) y SAETHER (1975) llaman lagos ultraoligotróficos, dominados por larvas del género Heterotrissocladus. Este tipo estaría limitado a lagos muy fríos de montaña y no parece hallarse frecuentemente ni en España ni en el Pirineo (LAVILLE, 1972).

El segundo tipo (lagos oligotróficos), está formado por aquéllos en cuyo fondo domina Tanytarsus. Este tipo no está muy claramente definido en América, y en los dos sistemas se halla acompañado por Heterotrissocladus (tabla XVIII). En los embalses españoles, sólo en uno domina Tanytarsus en las dos veces que se muestreó, sin ningún otro quironómido acompañante (Porma, 8). Es el embalse muestreado a mayor altura (1800 m), y sus aguas son claras, frías, con gran proporción de materia orgánica en el fondo. Puede incluirse en este grupo el lago de Sanabria, cuyo bentos estaba dominado por Micropsectra apposita (Walk.) en todas las ocasiones en que se muestreó. Las características del bentos de este lago lo hacen semejante a un lago alpino centroeuropeo. Algunos de los em-

balses con Tanytarsus en el fondo contienen también Chironomus como acompañante, lo que no deja de ser paradójico, como ya resaltó LAVILLE (1972) en el lago de Port-Bielh, a 2.200 m, en el Pirineo central francés.

El grupo de lagos que se pueden considerar como moderadamente oligotróficos, comprende lagos de características intermedias entre los oligotróficos y los eutróficos, por lo que BRUNDIN (1958) les atribuyó el grupo II/III (tabla XVIII). En Europa, el quironómido que domina en sus fondos es Stictochironomus rosenschöldi (Zett.), mientras que en América, según SAETHER (1975), son dos quironómidos de otro género (tabla XVIII). En los embalses esta función podría atribuirse a Stictochironomus maculipennis (Meig.), una especie del mismo género que el quironómido dominante en los lagos mesotróficos suecos y centroeuropeos.

En los lagos eutróficos, tanto BRUNDIN (1958) como SAETHER (1975) realizan dos subdivisiones, una de embalses moderadamente eutróficos, en cuyo fondo domina Chironomus anthracinus Zett. en Europa y Ch. decorus Mall. en América, y otra de embalses eutróficos dominados por Ch. plumosus L. En los embalses no es posible una delimitación clara en este sentido, ya que existe una variación estacional que, unida a la temperatura más alta, permite a los organismos tener varios ciclos biológicos en un mismo año, con lo que en un embalse pueden darse diversas situaciones en el curso de un mismo año, con fauna de significado distinto con relación a la definición de comunidades.

Los embalses moderadamente eutróficos pueden compararse a los que en España tienen en el fondo una mezcla de Chironomus y Stictochironomus, y los más eutróficos serían los que sólo poseen Chironomus plumosus L. en la zona profunda.

Cabe preguntarse cómo es posible diferenciar las larvas de Ch. plumosus L. y Ch. anthracinus Zett., para poder afirmar la ausencia de esta última especie en los embalses españoles. Nos basamos principalmente en dos hechos: la ausencia de Ch. anthracinus Zett. en las cap-

turas de quironómidos adultos que hemos realizado en la península, y la homogeneidad de tamaño de la cápsula cefálica de las larvas de Chironomus capturadas en el fondo, junto a la típica mancha negra por encima de los ojos, propia, según LENZ (1954-1962), de Chironomus plumosus L.

Por todo ello, creemos que S. maculipennis (Meig.) -de tamaño superior a S. rosenschöldi (Zett.)-, substituye en España a Ch. anthracinus Zett. en su función, que comparte con Ch. plumosus L. Una afirmación de este tipo, sin embargo, debe ser confirmada posteriormente, y contemplarse por el momento como hipótesis de trabajo.

Otro tipo de lagos y embalses que no parecen haber identificado ni BRUNDIN (1958) ni SAETHER (1975), son los que podríamos llamar ultraeutróficos: aquéllos cuyo fondo es tan anóxico durante gran parte del año, que no hay colonización por los quironómidos. En muchos casos es una consecuencia de la actividad humana, siendo frecuente por ello en los embalses, donde el grado de anoxia puede ser excesivo para la vida de los Chironomus. Sin embargo, otros factores pueden ocasionar fondos de este tipo, ya que en el embalse de Orellana (48), lejos de presiones humanas intensas, se da un bentos de este tipo en su parte más profunda. En condiciones naturales algunos lagos pueden presentar fondos de esta clase, por ejemplo, el lago de Montcortés (Lleida), cuyo especial flujo hace permanecer en estado de anoxia, durante todo el año, la zona por debajo de los 15 m de profundidad. La ausencia de todo tipo de fauna en ciertas épocas ha sido señalada en otros embalses (MCLACHLAN, 1971), así como la rápida recolonización en épocas favorables. De todo ello resulta una considerable fluctuación en el número de individuos y la presencia de algunas especies según las épocas o los años.

Resaltadas estas diferencias, con las peculiaridades propias de la península ibérica, puede decirse que el sistema propuesto por BRUNDIN (1958) tiene una validez general para la comprensión, en relación a los tipos de lagos, de la po-

blación bentónica y su distribución en embalses y lagos.

TIPOLOGÍA PLANCTÓNICA Y TIPOLOGÍA BENTÓNICA EN LOS EMBALSES ESPAÑOLES

La composición química del agua, la fertilidad y las especies fitoplanctónicas, fueron los factores que impulsaron a una ordenación en una serie discontinua de 6 grupos de los embalses españoles (MARGALEF et al., 1976). Ya anteriormente se habían resaltado algunos factores en los que se podía basar la tipología de los embalses españoles (ESTRADA, 1975; MARGALEF, 1975), y posteriormente se han reafirmado estas posibilidades con el estudio de los crustáceos (ARMENGOL, 1977). En síntesis, y basándose en los caracteres mencionados, MARGALEF (en MARGALEF et al., 1976) distingue 6 tipos de embalses; los de agua menos mineralizada (grupos I al III) se separan de los alcalinos (grupos IV al VI). Dentro de cada subgrupo, los tipos I y VI son los más oligotróficos, y los otros son más fértiles.

Creemos que puede ser interesante intentar comparar los grupos establecidos a nivel general con los grupos basados en el estudio del bentos. En la tabla XIX se han agrupado los embalses en los 6 tipos reconocidos en MARGALEF et al. (1976), incluyendo todos los embalses en los que se ha muestreado el bentos sin reparar en su grado de muestreo e indicando la presencia o ausencia de los géneros principales.

Las frecuencias de cada género en los diferentes tipos de embalses pueden dar una información sobre algunas diferencias entre los grupos. Para el total de organismos, puede apreciarse una presencia semejante de los quironómidos en general en cada grupo, siendo algo más frecuentes en los embalses de la región oriental (alcalina) y en los más oligotróficos (grupo VI). Esto se cumple también para la abundancia (tablas XX y XXI).

Chironomus es menos frecuente en los grupos extremos (grupos I y VI), con

frecuencias cercanas al 30 % de los embalses (tabla XX), mientras en los otros grupos se presenta por lo menos en la mitad de los embalses. En parte hay que atribuir la presencia de este género en los grupos II al V a una mayor eutrofia, aunque, como se ha dicho repetidas veces, su presencia va ligada al factor anoxia, y ésta se presenta por diversas causas y no sólo por una gran producción en el epilimnion.

Stictochironomus es el único quironómido cuya presencia parece tener cierta relación con la reacción del agua o su grado de mineralización. No se presenta en el grupo I y es escaso en los grupos II y III, aumentando su presencia en los embalses orientales, llegando a estar presente en la mitad de los embalses del grupo VI, es decir, en los más alcalinos y oligotróficos.

Procladius es más frecuente en los embalses orientales (los más alcalinos),

con presencia siempre en más del 60 % de los embalses. Es también algo más frecuente en los oligotróficos. Se ha señalado anteriormente que sus larvas pueden distribuirse en dos tipos o especies diferentes, que podrían poblar regiones distintas. En el grupo de embalses I, todos poseen larvas de *Procladius* sp. 1 (de longitud de cápsula cefálica mayor) Esta especie sólo se encuentra en este grupo de embalses y en los embalses más eutróficos de Ebro (6) y Santillana (40).

Los demás quironómidos (incluidos los tanitarsinos), no muestran una tendencia definida en su distribución y frecuencia en los grupos de embalses, por la baja frecuencia con la que se presentan. Algunos embalses (Ebro, 6; Forcadas, 13; Entrepeñas, 37) han presentado, en las tres veces que se muestrearon, diversos géneros, mientras que otros, igualmente bien muestreados, no han presentado más que las especies más abundantes.

TABLA XIX - Quironómidos usados en la tipología lacustre y su presencia en los diferentes grupos de embalses españoles definidos por sus características físicoquímicas y de composición del fitoplancton, según MARGALEF et al. (1976). Para los tanitarsinos se indica el género con una inicial y para los demás quironómidos se expresa el número de géneros diferentes.

TABLE XIX - Commonly used Chironomidae in the benthic typology and their presence in the different reservoir groups defined by MARGALEF et al. (1976) according to the physico-chemical composition of waters and the phytoplankton species. The Tanitarsini genera are indicated by the initial of the name, and the remaining Chironomids by the number of different genera.

Chironomus s. str.	I	16 38 24 21 11 15 12 25 14 13 20	II	41 42 32 22 99 105 47 51 52 26	III	19 46 60 50 43 54 29 30 40 45
Stictochironomus	
Procladius	
Tanytarsini	 M R T C C C . . . T .
Otros quironómidos	 2 2 1 1
Chironomus s. str.	IV	6 28 72 27 66 4 5 48 68 9	V	83 49 53 56 67 84 91 100 55 7 31 95 62 34 64 73 82 85 94 79 75 35 69 65		
Stictochironomus		X X X X X		X X X X X X X X X X X		
Procladius		. X X X X X X X X		
Tanytarsini		X X X X X X X X X X X X X . X X X X X X X X X		
Otros quironómidos		T T		
		3 1 1 1 1 1 1 . . 1 1		
Chironomus s. str.	VI					86 78 96 74 37 77 3 58 59 92 33 2 76 1 36 87 57 61 8 63 70 93
Stictochironomus						X X X X X X X
Procladius					 X X X X X X X X X X
Tanytarsini						. X X X X X . X X X X X X X . X X X
Otros quironómidos					 C T T T T
						1 . 1 2 2 . . . 2 1 1 1 1

TABLA XX - Frecuencia de los quironómidos bentónicos del fondo de los embalses españoles en cada uno de los grupos de embalses definidos por MARGALEF *et al.* (1976).

TABLE XX - Frequency of the most important benthic Chironomid groups in the reservoir groups defined by MARGALEF *et al.* (1976).

	Grupo I		Grupo II		Grupo III		Grupo IV		Grupo V		Grupo VI	
	n=9		n=10		n=10		n=10		n=24		n=22	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
QUIRONÓMIDOS (total)	8	73	7	70	7	70	7	70	20	83	19	86
<i>Chironomus</i>	3	33	6	60	5	50	5	50	12	50	7	32
<i>Stictochironomus</i>	-	-	1	10	3	30	3	30	5	21	11	50
<i>Procladius</i>	7	64	3	30	2	20	6	60	16	67	15	68
<i>Tanytarsini</i>	1	9	2	20	4	40	1	10	1	4	5	23
Otros quironómidos	2	18	2	20	-	-	4	40	5	21	9	41

En las densidades de cada uno de los tipos de organismos principales en los grupos de embalses establecidos en MARGALEF *et al.* (1976), se refleja la influencia de determinadas muestras (tabla XXI). En los *Chironomus* es donde en mayor grado puede verse este efecto, ya que situar la muestra del embalse de la Torre del Aguila (86) en el grupo VI hace que el grupo donde este quironómido es menos frecuente se convierta en el grupo con una mayor abundancia del mismo. Exceptuando este hecho, la abundancia de *Chironomus* va descendiendo desde los grupos centrales, más eutróficos, hacia los laterales, que lo son menos. La abundancia de *Stictochironomus* es mucho

más baja, mayor en los grupos V y VI, y resalta su carácter de especie más propia de embalses alcalinos y mesotróficos.

Procladius, siguiendo sus frecuencias, es mucho más abundante en la región oriental que en la occidental, y dentro de cada una de ellas, más abundante en los embalses menos eutróficos, definidos por su grado de fertilidad y su fitoplancton.

CONCLUSIONES

La fauna bentónica profunda de los embalses españoles se halla compuesta en su mayor parte por dos grupos principa-

TABLA XXI - Densidades de los diferentes organismos del bentos profundo de los embalses españoles en cada uno de los grupos definidos por MARGALEF *et al.* (1976).

TABLE XXI - Mean density of the benthic fauna on the reservoir groups defined by MARGALEF *et al.* (1976).

	Grupo I	Grupo II	Grupo III	Grupo IV	Grupo V	Grupo VI
OLIGOQUETOS	217	110	454	157,6	143	180
QUIRONÓMIDOS (total)	7	6,23	16,2	13,69	11,12	34,3
<i>Chaoborus</i>	0,75	0,06	3,76	0,33	6,08	0,09
Otros	1,36	1,06	2,23	3,46	4,91	3,01
QUIRONÓMIDOS						
<i>Procladius</i>	2	0,84	1,66	6,26	8,37	15,8
<i>Chironomus</i>	1	2,51	13,4	5,04	1,31	15,54
<i>Stictochironomus</i>	-	0,85	0,31	0,28	1,25	1,49
<i>Tanytarsini</i>	1,66	3,04	0,23	1,46	0,21	0,57
Otros quironómidos	1,05	0,36	0,7	0,66	0,23	0,89

les de organismos: los tubificidos y los quironómidos (Diptera), que se presentan por lo menos en el 75 % de las muestras tomadas y constituyen más del 90 % del total de individuos capturados.

Entre los quironómidos se han censado hasta 19 géneros diferentes en la fauna profunda, pero sólo 3 de ellos se encuentran en más del 25 % de los embalses. Cuantitativamente, los oligoquetos dominan sobre los quironómidos en la mayoría de las muestras, haciéndose mayor esta diferencia en cuanto aumenta la profundidad.

La mineralización no parece dividir excesivamente las áreas de distribución de las diferentes especies bentónicas (al contrario de lo que ocurre en el fitoplancton). Sólo uno de los géneros de quironómidos (Stictochironomus) parece distribuirse selectivamente en la zona oriental de la península ibérica, con aguas más mineralizadas.

La eutrofia parece ser un factor condicionante de la presencia de diferentes tipos de organismos. Para una mayor eutrofia aumenta el número de Chironomus en los embalses más someros y el de oligoquetos en los más profundos. Stictochironomus es más frecuente en embalses con eutrofia moderada o mesotróficos y en embalses más fríos y profundos. Pro-

cladius se distribuye bien hacia el fondo en las épocas de mezcla, pero no en las de estratificación, tanto en embalses oligotróficos como en eutróficos.

La profundidad a que están tomadas las muestras, el grado de eutrofia y la época de muestreo son algunos de los factores de mayor importancia en la regulación de la presencia y abundancia de los componentes de la macrofauna bentónica de los embalses.

Finalmente, es posible establecer, de acuerdo con los géneros de quironómidos encontrados en el fondo de los embalses, un sistema tipológico similar al usado por otros autores en los lagos europeos y americanos. En los embalses estudiados se advierte la ausencia del tipo ultraoligotrófico de Brundin (BRUNDIN, 1958), la sustitución de las especies de los lagos mesotróficos por Stictochironomus maculipennis y la ausencia del tipo de embalses eutróficos moderados, ya que la especie típica de Europa central (Chironomus anthracinus) se halla ausente de la península, probablemente por razones biogeográficas. En los embalses españoles se pasa de los mesotróficos a los eutróficos con mezcla de las dos especies típicas de estos estadios, Stictochironomus maculipennis y Chironomus plumosus respectivamente.

SUMMARY

BENTHOS OF THE SPANISH RESERVOIRS

As a part of the research-program on the limnology of the Spain reservoirs (MARGALEF et al., 1976), benthic samples were taken near the dam of 75 reservoirs. Some considerations about the benthic conditions of both lakes and reservoirs, and critical remarks to the methodology used in collecting the samples are made. A total of 173 samples collected in summer 1973 and spring, fall and winter 1974 are examined.

The composition of profundal fauna reveals the dominance of two groups: the Tubificidae and the Chironomidae. The first group is present in 90 % of the samples and the insects in 75 % of them. Among the Oligochaeta, Tubifex tubifex and Limnodrilus hoffmeisteri seem to be the most frequent and abundant. It is interesting to note the presence of Branchiura sowerbyi in some reservoirs.

19 genera of Chironomidae were present in our benthic samples, but only three were frequent: Procladius, Chironomus and Stictochironomus, which occur in 25 % or more of the reservoirs.

Quantitatively, the Oligochaeta are more important than the Chironomidae, and make the 90 % of the total of individuals collected, with mean densities which are near that of eutrophic reservoirs. Among the Chironomidae the same genera are the most abundant, although locally some species can dominate (e. g., Micropsectra apposita in the lake of Sanabria, or Chironomus halophilus in the Puentes reservoir).

The factors affecting the composition and distribution of the different genera of Chironomidae are related with the depth at which the samples are taken, the sampling time and the de-

gree of eutrophy of the reservoirs. Procladius is more frequent and abundant in winter and spring, when oxygen is available. Chironomus is more abundant in eutrophic and shallow reservoirs. Stictochironomus occurs mainly in the mesotrophic and more mineralized eastern reservoirs.

According to the most usual criterions in benthic typology (BRUNDIN, 1958; SAETHER, 1975), a typological interpretation of benthic fauna of the Spanish reservoirs is proposed. The type I of BRUNDIN (1958) -the ultraoligotrophic lakes- is not present in our study, and the oligotrophic ones -type II in Brundin's typology- is represented by one reservoir (Porma, 8) and the lake of Sanabria, both with Tanytarsini dominant in the profundal fauna.

Stictochironomus is more frequent and abundant in mesotrophic reservoirs and Chironomus gr. plumosus in the eutrophic ones. The absence of Ch. anthracinus in our samples is probably due to biogeographic reasons, and this makes it possible to make a distinction between the moderately eutrophic reservoirs and the eutrophic

ones (groups IIIa and IIIb of Brundin). A mixture of Chironomus plumosus and Stictochironomus maculipennis seems to be dominant in these moderately eutrophic reservoirs, and there is a gradual increase of Chironomus or Stictochironomus according to the increase or decrease of eutrophy.

Also a comparison is made between the reservoir groups established by MARGALEF (in MARGALEF et al., 1976) and the composition of the profundal fauna in these groups. The six groups considered in Margalef's paper are established according to water mineralization, the eutrophy and the species composition of phytoplankton. The benthic samples are also grouped in these six groups and the results show a convergent pattern with Margalef's results and the frequency of distribution of dominant genera of Chironomidae. Chironomus is more frequent in the groups II-III-IV and V (the most eutrophic ones), and Stictochironomus in the III-IV-V and VI (the mineralised ones), and more abundant in the moderately eutrophic reservoirs (groups V and VI).

BIBLIOGRAFÍA

- ALM, G. - 1922. Bottenfauna och fiskens biologi i Yxtasjön samt jämförande studien över bottenfauna och fiskavkastning i vara sjöar. Medd. Landbrusstyret, 236:1-186.
- ARMENGOL, J. - 1977. Los crustáceos planctónicos de los embalses españoles. Tesis doctoral. Barcelona. 349 págs.
- 1978. Los crustáceos del plancton de los embalses españoles. Oecología aquatica, 3:3-96.
- ARMITAGE, P.D. - 1977. Development of the macroinvertebrate fauna of Cow Green reservoir (Upper Teesdale) in the first five years of its existence. Freshwat. Biol., 7:441-454.
- BERG, K. - 1938. Studies on the bottom animals of Esrom Lake. K. danske Vidensk. Selks. Naturzv. Math. Afd., 8:1
- BONOMI, G. & RIUGGIO, D. - 1966. Il macrobentos profundo del lago Mergozzo. Mem. Ist. Ital. Idrobiologia, 20:153-200
- BRINKHURST, R.O. - 1964. Observations on the biology of lake dwelling Tubificidae. Arch. Hydrobiol., 60:385-418.
- 1974. The Benthos of Lakes. Mac Millan Press Ltd. London. 190 págs.
- BRUNDIN, L. - 1951. The relation of O₂-microstratification at the mud surface to the ecology of the profundal bottom fauna. Rept. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm, 32:32-42.
- 1958. The bottom faunistical lake type system and its application to the southern hemisphere. Moreover a theory of glacial erosion as a factor of productivity in lakes and oceans. Verh. Internat. Verein. Limnol., 13:288-297.
- CUMMINS, K.W. - 1962. An evaluation of some techniques for the collection and analysis of benthic samples with special emphasis on lotic waters. Am. Midl. Nat., 67:477-504.
- DEEVEY, E.S. - 1941. Limnological studies in Connecticut. VI. The quantity and composition of the bottom fauna of thirty-six Connecticut and New York lakes. Ecol. Monographs, 14:222-257.
- DUNN, D. - 1954. Notes on the bottom fauna of twelve Danish lakes. Vidensk. Medd. fra. Dansk. naturh. Fren., 116:252-266.
- EGGLETON, F.E. - 1931. A limnological study of the profundal bottom fauna of certain freshwater lakes. Ecol. Monographs, 1:231-332.
- ERBAEVA, E.A. - 1971. Formation of chironomid fauna in the Bratsk water reservoir. Limnologia, 8:105-106.
- ESTRADA, M. - 1975. Statistical consideration of some limnological parameters in Spain reservoirs. Verh. Internat. Verein. Limnol., 19:1849-1859.
- FLANAGAN, J.F. - 1970. Efficiencies of various grabs and corers in sampling freshwater benthos. J. Fish. Res. Bd. Canada, 27:1691-1700.
- JONASSON, P.M. - 1955. The efficiency of sieving techniques for sampling freshwater bo-

- ttom fauna. Oikos, 6:183-207.
- 1964. The relationship between primary production and production of profundal bottom invertebrates in a Danish eutrophic lake. Verh. Int. Verein. Limnol., 15: 471-479.
- 1972. Ecology and production of the profundal benthos. Oikos. Suppl. 14: 1-148.
- KAJAK, Z. - 1960. The representativeness of benthos samples. Bull. Acad. Pol. Sci., 8(2).
- KENNEDY, C.R. - 1966. The life history of Limnodrilus hoffmeisteri Clap. (Oligochaeta, Tubificidae) and its adaptative significance. Oikos, 17:158-168.
- KRZYZANEK, E. - 1977. Bottom macrofauna of the dam reservoir at Goczlzowice in the years 1970-75. Acta hydrobiol., 19(1):1-92.
- KUGLER, J. - 1971. The developmental stages of Leptochironomus stilifer (Diptera, Chironomidae) and the characters of the genus Leptochironomus. Can. Ent., 103:341-346.
- LAVILLE, H. - 1972. Recherches écologiques sur les Chironomidés (Diptera) des lacs de montagne. Thèse. Université Paul Sabatier. Toulouse. 413 págs.
- LAVILLE, H. & TOURENO, J.N. - 1968. Nouvelles récoltes de Chironomidés en Camargue et dans les Marismas du Guadalquivir. Ann. Limnol., 4:73-80.
- LENZ, F. - 1954-1962. Tendipedidae (Chironomidae). b, subfamilie Tendipedinae (Chironomidae). B. Die Metamorphose der Tendipedinae. In: Lindner, E. (ed.): Die Fliegen der Palearktischen Region, 13c:139-260. Schweizerbart's. Stuttgart.
- LINDBECK, J. - 1936. Untersuchungen über die Bodenbesiedlung der Alpenrandseen. Arch. Hydrobiol., Suppl. 10:208-358.
- MARGALEF, R. - 1975. Typology of reservoirs. Verh. Internat. Verein. Limnol., 19:1841-1848.
- 1976. Biología de los embalses. Investigación y Ciencia, 1:50-62.
- MARGALEF, R., PLANAS, D., ARMENGOL, J., VIDAL, A., PRAT, N., GUISET, A., TOJA, J. & ESTRADA, M. - 1976. Limnología de los embalses españoles. Publicaciones del Ministerio de Obras Públicas. Madrid. nº 123. 454 págs. + Apéndice.
- MASON, C.F. - 1977. Populations and production of benthic animals in two contrasting shallow lakes in Norfolk. J. Anim. Ecol., 46: 147-172.
- MCLACHLAN, A.J. - 1970. Some effects of annual fluctuations in water level on the larval chironomid communities of the Lake Kariba. J. Anim. Ecol., 39:79-90.
- MCLACHLAN, A.J. & MCLACHLAN S.M. - 1971. Benthic fauna and sediments in the newly created lake Kariba (Central Africa). Ecology, 52:800-809.
- MILLER, R.B. - 1941. A contribution to the ecology of the Chironomidae of Costello Lake, Algonquin Park, Ontario. Univ. Toronto Stud. 49:1-63.
- MIRONISCHENKO, M.P. - 1971. Chironomid larvae of the Tsimlyanskoye reservoir. Limnologica, 8:107-109.
- NAUMANN, E. - 1932. Grundzuge der regionalen Limnologie. Binnengewässer, 11:1-176.
- OLIVER, D.R. - 1968. Adaptations of the arctic Chironomidae. Ann. Zool. Fenn., 5:11-18.
- 1971. Life history of the Chironomidae. Ann. Rev. Ent., 16:211-230.
- PARMA, S. - 1969. The life cycle of Chaoborus crystallinus (De Geer) (Diptera, Chaoboridae) in a Dutch pond. Verh. Internat. Verein. Limnol., 17:888-894.
- PATERSON, C.G. & FERNANDO, C.H. - 1969. The effect on winter drainage on reservoir benthic fauna. Can. J. Zool., 47:589-595.
- 1969a. Macroinvertebrate colonization of the marginal zone of a small impoundment in Eastern Canada. Can. J. Zool., 47:1229-1230.
- 1970. Benthic fauna colonization of a new reservoir with particular reference to the Chironomidae. J. Fish. Res. Bd. Canada, 27:213-232.
- PETR, T. - 1972. Benthic fauna of a tropical man-made lake (Volta-lake, Ghana, 1965-1968.). Arch. Hydrobiol., 70:484-533.
- PRAT, N. - 1977. Quironómidos de Cataluña. Graellsia, 31:157-185.
- 1978. Benthic typology of Spanish reservoirs. Verh. Internat. Verein. Limnol., 20:1647-1651.
- 1979. Quironómidos de los embalses españoles. Parte I. Tanypodinae y Orthocla-diinae. Graellsia, 33:37-96.
- , en prensa. Quironómidos de los embalses españoles. Parte II. Chironomidae. Graellsia.
- , en prensa. Fauna marginal de los embalses españoles. Misc. Zool.
- PREJS, K. - 1977. The littoral and profundal benthic nematodes of lakes with different trophy. Ekol. Pol., 25:21-30.
- REISS, F. - 1968. Okologische und systematische Untersuchungen aus Chironomiden (Diptera) des Bodensees. Arch. Hydrobiol., 64:176-323.
- SAETHER, O.A. - 1975. Nearctic Chironomids as indicators of lake typology. Verh. Internat. Verein. Limnol., 19:3127-3133.
- SHIOZAWA, D.K. & BARNES, J.R. - 1977. The micro distribution and population trends of larval Tanypus stellatus Coquillet and Chironomus frommeri Atchley and Martin (Diptera, Chironomidae) in Utah Lake, Utah. Ecology, 58:610-618.
- SOKOROWA, A. - 1968. The behaviour of Chaoborus larvae under unfavourable oxygen conditions.

- Ekol. Polska., 16:185-192.
- SOKOLOVA, N. Yu. - 1971. Life cycles of Chironomids in the Uchinskoye Reservoir. Limnologia, 8:151-155.
- THIENEMANN, A. - 1925. Die Binnengewässer Mitteleuropas: Eine limnologische Einführung. Binnengewässer, 1:255 págs.
- 1954. Chironomus. Leben, Verbreitung und wirtschaftliche Bedeutung der Chironomiden. Binnengewässer, 20:384 págs.
- THOURAGE, F.- 1975. Reproduction of Potamothrix hammoniensis (Tubificidae, Oligochaeta) in Lake Esrom, Denmark. A field and laboratory study. Arch. Hydrobiol., 76:449-474.
- THUT, R.N. - 1969. Study of the profundal bottom fauna of Lake Washington. Ecol. Monographs, 39:79-100.
- WALSHE, B. - 1950. The function of haemoglobin in Chironomus plumosus under natural conditions. J. exp. biology, 27:73-95.
- WIGLEY, R.L. - 1967. Comparative efficiencies of Van Veen and Smith-McIntyre grab samples as revealed by motion pictures. Ecology, 48:168-169.
- WÜLKER, W. - 1970. Parasitismus des Nematoden Gastromermis rosea in Chironomus anthracinus. J. Parasit., 56(4,II):485.