

EVALUACIÓN Y SEGUIMIENTO DEL CAMBIO GLOBAL EN DOS LAGOS DE ALTA MONTAÑA (ENOL Y MARBORÉ) DE LA RED ESPAÑOLA DE PARQUES NATURALES: INDICADORES BIOLÓGICOS (CLAM 2)

MARÍA RIERADEVALL^{1*}, PENÉLOPE GONZÁLEZ-SAMPÉRIZ²,
CARMEN PÉREZ-MARTÍNEZ³, POL TARRATS⁴, MARÍA LEUNDA⁵,
JOSU ARANBARRI⁶, GRACIELA GIL-ROMERA⁷, NARCÍS PRAT⁸

RESUMEN

En el proyecto CLAM2 se han estudiado las comunidades biológicas actuales y subfósiles de los lagos de Enol y Marboré, así como las secuencias palinológicas y lluvia polínica de ambos sistemas para poder obtener indicadores fiables de cambio global en escalas temporales largas. Los resultados muestran que el lago Enol tiene unos valores de densidad y biomasa de fitoplancton mucho mayores que Marboré, siendo el primero oligo-mesotrófico y el segundo ultraoligotrófico. En el epilíton de la zona litoral domina *Encyonema minutum* en Marboré y *Encionopsis minuta* en Enol. Marboré tiene un zooplancton con una riqueza específica menor que Enol, con *Diatomus cyaneus* como especie dominante en el primero y *Ceriodaphnia quadrangula* en el segundo. En lo referente al bentos profundo, dominan los quironómidos con especies típicas de lagos oligotróficos de montaña: en Marboré *Micropsectra radialis* y *Pseudodiamesa nivosa*, mientras que en Enol la única especie presente en el fondo es *Chironomus plumosus*, lo que indica falta de oxígeno en la parte profunda del lago. En las zonas más someras de Enol, la comunidad es diferente y cuando existen praderas de caráceas domina *Paratanytarsus bituberculatus*. Por lo que respecta a la lluvia polínica, tanto en Marboré como en Enol, *Pinus* aparece sobre-representado frente a las especies más próximas al lago, mientras que *Fagus* sí se registra en proporción a su abundancia relativa. A pesar de la abundante presencia de zonas abiertas y prados en la actualidad, estas formaciones están claramente infra-representadas en el contenido

¹ Grup de Recerca F. E. M. (Freshwater Ecology and Management) Departament de Biologia Evolutiva, Ecologia y Medi Ambient, Universitat de Barcelona, Diagonal, 643; 08028, Barcelona. *Fallecida

² Instituto Pirenaico de Ecología-CSIC, Av/ Montañana 1005, 50059, Zaragoza. Email: pgonzal@ipe.csic.es;

³ 3 Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias, Avda. Fuentenueva s/n, Universidad de Granada, 18071-Granada. Email: cperezm@ugr.es

⁴ Grup de Recerca F. E. M. (Freshwater Ecology and Management) Departament de Biologia Evolutiva, Ecologia y Medi Ambient, Universitat de Barcelona, Diagonal, 643; 08028 Barcelona. Email: ptarrats@ub.edu

⁵ Instituto Pirenaico de Ecología-CSIC, Av/ Montañana 1005, 50059, Zaragoza. Email: mleunda@ipe.csic.es

⁶ Departamento de Geografía, Prehistoria y Arqueología, Universidad del País Vasco-Euskal Herriko Unibertsitatea. C/ Tomás y Valiente s/n; 01006 Vitoria-Gasteiz. Email: josu.aranbarri@ehu.eus

⁷ Instituto Pirenaico de Ecología-CSIC, Av/ Montañana 1005, 50059, Zaragoza. Email: graciela.gil@ipe.csic.es

⁸ Grup de Recerca F. E. M. (Freshwater Ecology and Management) Departament de Biologia Evolutiva, Ecologia y Medi Ambient, Universitat de Barcelona, Diagonal, 643; 08028, Barcelona. Email: nprat@ub.edu

polínico. Los datos paleolimnológicos muestran que *Chironomus* se hace más abundante en la parte superior del sondeo en Enol, lo que indicaría una eutrofización reciente del mismo, mientras que Marboré presenta las mismas especies que se encuentran en la fauna actual. Las secuencias palinológicas fósiles también muestran cambios a lo largo del tiempo, registrando una antropización intensa en fechas recientes. Mientras Marboré resulta un lago interesante para usarlo como referencia de posibles cambios globales en el futuro, Enol ya muestra signos importantes de este cambio.

Palabras clave: Lagos de montaña, cambio global, fitoplancton, epilithon, bentos, lluvia polínica, indicadores biológicos, paleolimnología.

EVALUATION AND MONITORING OF GLOBAL CHANGE IN TWO MOUNTAIN LAKES (ENOL AND MARBORÉ) LOCATED IN TWO SPANISH NATIONAL PARKS: BIOLOGICAL INDICATORS (CLAM 2)

ABSTRACT

In the CLAM2 project we have studied the current and subfossil biological communities of lakes Enol and Marboré as well as the palynological sequences and pollen rain of both systems in order to obtain reliable indicators of global change on long-time scales. The results show that the lake Enol has values of density and biomass of phytoplankton much larger than Marboré, being the first oligo-mesotrophic and ultraoligotrophic the second. Epilithon in the littoral zone of Marboré was dominated by *Encyonema minutum* while *Encionopsis minuta* was the dominant species in Enol. The lake Marboré has lower zooplankton species richness than Enol, with *Diatomus cyaneus* as the dominant species in the first lake and *Ceriodaphnia quadrangula* in the second. Regarding the profundal benthos, the more abundant chironomids in Marboré were two species typical of oligotrophic mountain lakes: *Microsectra radialis* and *Pseudodiamesa nivosa*, while in Enol the only species presents in the profundal area is *Chironomus plumosus*, indicating lack of oxygen in the deepest part of the lake. The benthic community is more diverse in the shallower areas of Enol, being *Paratanytarsus bituberculatus* the most abundant species in the characean meadows. With regard to pollen rain, in both, Enol and Marboré, *Pinus* appears over-represented compared to other tree species present around the lake while *Fagus* itself is recorded in a proportion similar to their relative abundance in the Enol watershed. Despite the abundance of open areas and meadows today, these formations are clearly under-represented in the pollen content. The chironomids paleolimnological data show that *Chironomus* becomes more abundant in the top of the Enol core, indicating a recent eutrophication of the lake, while the sediment record of Marboré does not show significant changes in the species assemblages. Fossil palynological sequences also show changes over time, indicating an intense recent anthropization. While Marboré is an interesting lake that may be used as a reference site to follow the global changes in the future, Enol already shows major signs of this change.

Keywords: Mountain lakes, global change, phytoplankton, epilithon, bentos, pollen rain, biological indicators, paleolimnology.

INTRODUCCIÓN

El proyecto CLAM (Evaluación y seguimiento del cambio global en tres lagos de alta montaña) ha planteado el estudio comparativo y complementario de tres lagos de alta montaña, Marboré, Enol y La Mosca, situados en tres Parques Nacionales (Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido-PNOMP, Parque Nacional de Picos de Europa-PNPE y Parque Nacional de Sierra Nevada-PNSN, respectivamente), con el fin de realizar una evaluación y un seguimiento multidisciplinar de indicadores de Cambio Global (biológicos, físico-químicos y paleolimnológicos), siguiendo los protocolos LTER (Long Term Evolution Research). Se buscaba mejorar la información disponible ya que resultaba insuficiente en algunos aspectos y desigual entre cada lago, además de contemplar tanto la caracterización de su funcionamiento actual como los cambios producidos en ellos durante los últimos 2000-3000 años.

El objetivo final era poder llegar a diseñar mecanismos de gestión para la mejor adaptación de estos sistemas a escenarios futuros de Cambio Global. El proyecto CLAM, compuesto por dos subproyectos (CLAM-1 y CLAM-2), pretendía ofrecer a los gestores de los Parques una caracterización de los lagos lo más completa posible. En el caso del CLAM-2 en concreto, sobre la biodiversidad de varios grupos de indicadores biológicos seleccionados (diatomeas, cladóceros, quironómidos y polen), con el fin de facilitar el diseño de un programa adecuado para el seguimiento de la respuesta de la biota al Cambio Global, más allá de los actuales programas de calidad de agua. Los resultados deberían permitir la integración de la monitorización que se realice en estos Parques Nacionales en las redes de seguimiento internacionales a largo plazo de ecosistemas lacustres de alta montaña (LTER), facilitando así el intercambio de información entre diferentes lugares y mejorando la implementación de los protocolos de seguimiento.

En este trabajo se presentan los resultados correspondientes al subproyecto CLAM-2, es decir, a los

indicadores biológicos, analizados en los lagos de Enol y Marboré, mientras que los de la laguna de la Mosca (Sierra Nevada), se presentan en otro artículo (Pérez-Martínez *et al.*, de este mismo volumen). El trabajo incluye diferentes escalas temporales (caracterización actual y paleo), haciendo hincapié en tres puntos principales:

1. La caracterización de la comunidad biótica acuática actual en los lagos de Enol (PNPE) y Marboré (PNOMP) y su relación con los factores ambientales que puedan determinar su composición y/o evolución a lo largo del tiempo.
2. La calibración del registro polínico fósil de los lagos de Enol y Marboré a través de la lluvia polínica actual del entorno de ambos lagos para mejorar la interpretación de la historia del paisaje vegetal.
3. La reconstrucción de los cambios acaecidos durante los últimos 200-3000 años en el entorno de los lagos seleccionados, utilizando los indicadores ambientales estudiados en la caracterización actual de cada uno de ellos y valorando su posible relación con cambios climáticos y/o antropogénicos.

Nuestra hipótesis es que la información de este tipo, y en distintas escalas temporales (estacional, anual o incluso milenaria), resulta indispensable para poder realizar una correcta evaluación de los impactos que el actual Cambio Global está teniendo en nuestros ecosistemas. Sólo así podrán elaborarse políticas de mitigación y prevención adecuadas ante posibles escenarios de cambio en el futuro.

MATERIAL Y MÉTODOS

Lagos estudiados

Para la consecución de los objetivos propuestos en el proyecto CLAM-2, se realizó tanto trabajo de campo como de laboratorio, en los lagos de

Enol (Asturias) (Fig. 1) y Marboré (Huesca) (Fig. 2), centrándose los esfuerzos de este trabajo en la caracterización de la comunidad biótica actual y de la lluvia polínica en el entorno de los dos lagos y en el estudio de sondeos sedimentarios y de secuencias ya obtenidas en el marco de proyectos anteriores de PPNN (refs 53/2006 y 83/2009 respectivamente).

Los dos lagos (Enol y Marboré) han sido descritos de forma más detallada en Mata *et al.*, (este volumen), ya que eran objeto de estudio del subproyecto CLAM-I. Tal como se ha mencionado anteriormente, en este trabajo sólo se incluyen los resultados concernientes a CLAM-2 (indicadores biológicos), aunque buena parte de las campañas de campo han sido compartidas entre ambos subproyectos. Parte de los datos obtenidos en el proyecto CLAM-I se utilizan en este estudio para interpretar los resultados biológicos.

Trabajos de campo y toma de muestras

Organismos acuáticos

Para el estudio de los organismos en el lago Enol se han realizado 8 campañas de muestreo estacional distribuidas a lo largo de los años 2013-2014, y 2 anuales en Marboré (2013 y 2014), destinadas a caracterizar en cada cuenca los organismos biológicos disponibles y/o más apropiados como indicadores del cambio global. La localización de las muestras obtenidas en los diferentes lagos se puede ver en las figuras 1 (Enol) y 2 (Marboré).

Las muestras de fitoplancton se tomaron a diferentes profundidades (Enol: 0.5, 5, 10, 15 and 18 m; Marboré: 0, 7, 15 y 20 m) con una botella Van Dorn® (KC Denmark), bimensualmente desde mayo a noviembre en 2013 y 2014 en el lago Enol y en septiembre de 2013 y 2014 en el lago Marboré. Las muestras fueron fijadas con lugol acético en el momento de su recolección (concentración final 4%).

En los dos lagos se han tomado muestras de diatomeas epilíticas siguiendo la metodología recogida en CONFEDERACIÓN HIDROGRÁFICA DEL EBRO (2005), en un total de diez puntos de la orilla de cada sistema acuático (Figs. 1 y 2), con tres réplicas en cada uno de ellos que se unieron en una sola muestra de epilíton. En cada una de las réplicas se raspaba con un cepillo 10 cm² de la superficie de una piedra sumergida en la orilla del lago. Las muestras se fijaban en campo con etanol 70%. Para los macroinvertebrados bentónicos se han tomado dos tipos de muestras: en la zona litoral y en la parte profunda del lago. Por un lado, en la zona litoral se siguió la metodología «kick» con una red de 250 µm de malla. En ambos lagos se recolectaron, por cada campaña, 3 réplicas por cada hábitat dominante presente: i) sedimento, ii) piedras y iii) bloques. En el caso de la zona sublitoral y profunda, se usó una draga Eckman (superficie de muestreo 225 cm²), con 3 réplicas por profundidad siguiendo un transecto de profundidades cuya resolución varió para cada lago (cada 2 m en el lago Enol y entre 2 y 7 metros en Marboré). En este caso las muestras se tamizaron también usando una red de 250 µm en la orilla del lago. Ambos tipos de muestra se preservaron con formaldehído al 4%. Para el lago Enol se han analizado un total de 204 muestras (24 de la zona litoral y 180 de la zona sublitoral y profunda). En Marboré se obtuvieron un total de 18 muestras de la zona litoral en las 2 campañas realizadas, mientras que las muestras recolectadas en la zona sublitoral y profunda variaron dependiendo del muestreo. En Septiembre de 2013 se obtuvieron 12 muestras en la zona profunda, siguiendo un transecto de profundidades a 2, 7, 15, y 28 m (3 réplicas por cada profundidad). Por su parte, en Septiembre de 2014 se obtuvieron un total de 24 muestras, situadas a 2, 5, 7, 10, 12, 15, 20 y 25 m (también 3 réplicas por cada profundidad). Por lo que se refiere al registro paleolimnológico de los quironómidos, se han analizado dos testigos de sedimento obtenidos en 2014. Dichos testigos de sedimento cubren aproximadamente el último milenio (80 cm) y fueron obtenidos a dos profun-

tidades diferentes (8 y 22 m) con el objetivo de interpretar posibles diferencias entre la secuencia más somera y la más profunda. En el caso de Mar-

boré, se ha avanzado en el análisis de la secuencia obtenida en el seno de un proyecto anterior de PPNN (OLIVA-URCIA *Et al.*, en revisión).

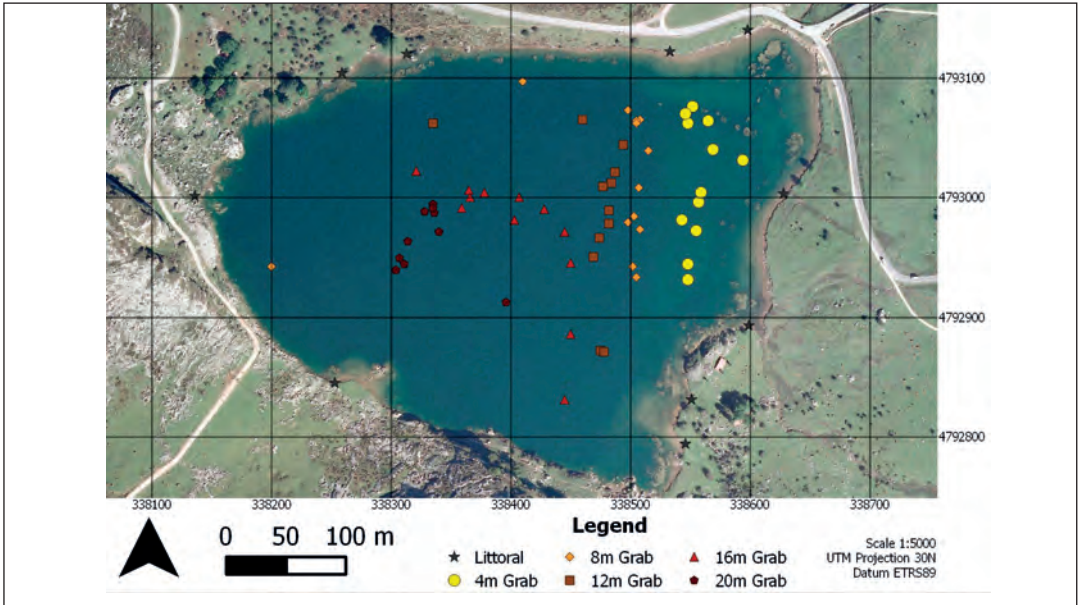


Fig. 1. Foto de satélite (1:5000) del lago Enol con el posicionamiento geográfico de las muestras de bentos recolectadas.

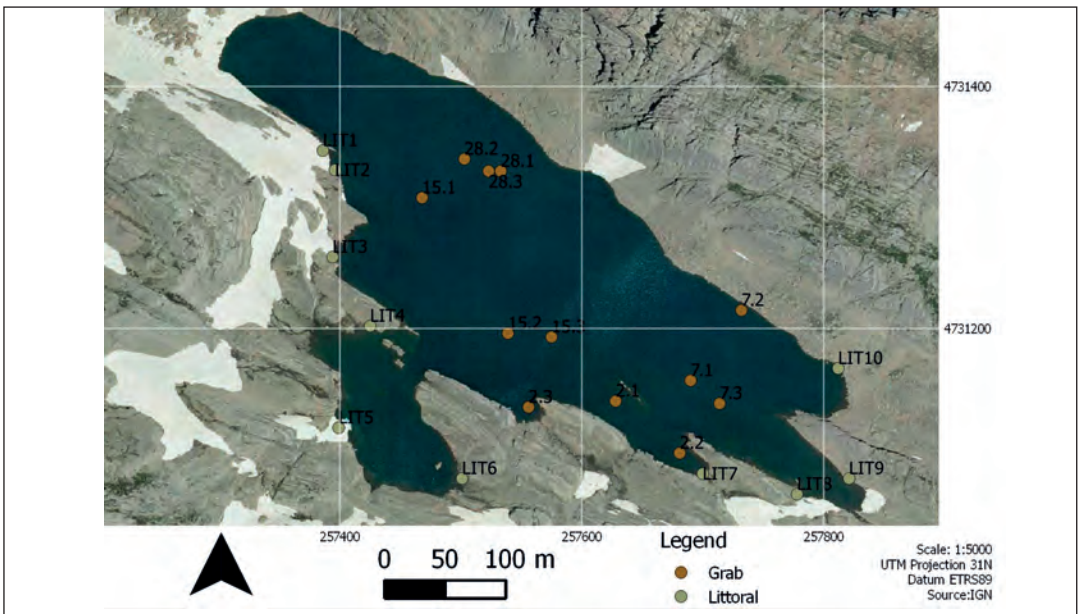


Fig. 2. Foto de satélite (1:5000) del lago Marboré con el posicionamiento geográfico de las muestras de bentos recolectadas.

Polen

Las muestras de lluvia polínica en el entorno de los lagos de Enol y Marboré, tras realizar una exhaustiva cartografía de la vegetación existente en las áreas de captación potencial de ambas cuencas, se recolectaron en musgos (excelentes captadores de lluvia polínica) y a lo largo de un gradiente altitudinal, cubriendo las principales formaciones vegetales existentes. En los puntos seleccionados se muestrearon diferentes cepellones de musgos y se realizaron inventarios preliminares de flora siguiendo la metodología habitual del equipo del IPE-CSIC en análisis de este tipo (GARCÍA-PRÍETO, 2015), de modo que la composición vegetal más representativa de cada set de datos quedara bien caracterizada. Se realizaron transectos lineales en torno a los puntos de muestreo de musgos, y muestreos en cuadrados de 1m de lado en zonas de pastos y/o abiertas en altura. En los transectos se computó la riqueza y abundancia de todas las especies vasculares. Además, se llevaron a cabo muestreos en zonas transicionales realizándose, por ejemplo, un total de 26 muestreos entre todas las comunidades estudiadas en el PNPE (ca. 3 réplicas por comunidad).

Trabajos de laboratorio y gabinete

Organismos acuáticos

Las muestras de fitoplancton se analizaron mediante la técnica de UTERMÖHL (1958). Para ello se sedimentaron 50 mL de cada una de ellas en cámaras de recuento y se examinaron la densidad, biomasa y composición de especies en un microscopio invertido Carl Zeiss Axiovert 35. La identificación se realizó hasta nivel de especies cuando fue posible. Los taxa de pequeño tamaño se contaron a 1000x o 400x aumentos mientras que los de mayor tamaño a 200x o 100x aumentos. Se contaron un mínimo de 400 células o unidades de recuento (colonias, filamentos) y al menos 100 células o unidades de recuento de la

especie más frecuente. Además, el recuento no finalizaba hasta que no aparecían nuevas especies en los últimos 50 individuos inspeccionados. El biovolumen individual se calculó ajustando cada especie a figuras geométricas (HILLEBRAND et al., 1999), midiendo 30 individuos cuando era posible (ROJO & RODRÍGUEZ 1994). Los datos de biovolumen se convirtieron a biomasa usando las ecuaciones de regresión carbono-volumen publicadas (MENDEN-DEUER & LESSARD 2000).

Las muestras de diatomeas epilíticas se reunieron finalmente en una sola muestra por lago y día de muestreo. Para ello se tomó una alícuota de cada una de las tres réplicas de cada punto y se reunió en una sola muestra por punto y de éstas se tomaron una alícuota por punto uniéndolas en una sola muestra por día. Las muestras se sometieron a digestión con ácido en caliente y los restos silíceos se montaron en portaobjetos con Naphrax® para su recuento. Se identificaron y enumeraron un mínimo de 300 frústulos de diatomeas en cada muestra usando un microscopio óptico Leica a 1000x aumentos (N.A. = 1.4) y contraste de interferencia (DIC). La metodología propuesta para el tratamiento de las muestras de sedimento, identificación y recuento de las diatomeas se encuentra en PEARL methodology (<http://post.queensu.ca/~pearl/Methods.htm>) y BATTARBEE et al., (2001). Las diatomeas se identificaron hasta nivel de especie en lo posible usando una selección de fuentes taxonómicas, incluyendo KRAMMER & LANGE-BERTALOT (1986- 1991), HOFMANN et al., (2011), BEY & HECTOR (2013). La abundancia de los taxa de diatomeas se expresó como abundancia relativa respecto al número total de valvas contadas en cada muestra.

Para la caracterización del bentos, los macroinvertebrados se identificaron con la ayuda de un estereoscopio a 30x y guías especializadas (TACHET 2002). En el caso de los quironómidos, se extrajeron todos los individuos presentes en cada muestra o un mínimo de 300 cuando eran más abundantes. Después de separarlos por morfotipos, un

número determinado de cada morfotipo fue tratado con KOH a 70°C y montado en portaobjetos en Euparal. Estos individuos fueron identificados mediante un microscopio con la ayuda de diferentes guías (WIEDERHOLM 1983; RIERADEVALL & BROOKS 2001; BROOKS *et al.*, 2007). Más adelante, cuando los diferentes morfotipos fueron correctamente identificados, los diferentes individuos pertenecientes a estos morfotipos fueron directamente identificados en las muestras.

Respecto al registro paleolimnológico, para cada uno de los dos testigos analizados se analizaron muestras cada 2 cm, resultando en un total de 80 muestras analizadas. Para el análisis se siguió el protocolo estándar (WALKER *et al.*, 1991). Las muestras fueron analizadas con la ayuda de un estereoscopio y, una vez separadas y montadas las cápsulas cefálicas de quironómidos, fueron identificadas mediante la ayuda de guías especializadas (BROOKS *et al.*, 2007).

La distribución general de la comunidad de quironómidos a lo largo del transecto de profundidades se representó mediante el programa Psimpoll 4.27 (BENNETT 2009), utilizando la media de las abundancias relativas de cada taxón por profundidad. El mismo programa fue utilizado para representar los diagramas pertenecientes al registro paleolimnológico de los quironómidos.

Polen

En lo referente al tratamiento de musgos, fueron procesados un total de 38 muestras en el «Laboratorio de Palinología y Paleoindicadores Biológicos» del Instituto Pirenaico de Ecología IPE-CSIC. El tratamiento realizado ha sido similar al Método Químico Clásico usado en palinología (MOORE *et al.*, 1991), pero incorporando una serie de lavados previos del material con agua destilada y una acetólisis para deshidratación de los granos de polen actuales. Posteriormente, se realizó el recuento e identificación al microscopio de cada uno de ellos.

A diferencia del número de palinomorfos estadísticamente válido que se establece en recuentos de muestras de secuencias fósiles (ca. 300 granos), el análisis de polen en lluvia polínica actual necesita un recuento más exhaustivo, llegando hasta 1000 palinomorfos. De este modo, se pueden establecer relaciones cuantitativas con toda la flora vascular inventariada, que en muchos casos supone plantas con poca producción de polen (como especies de polinización entomófila, normalmente subrepresentadas en registros lacustres).

La representación gráfica de los resultados se ha realizado a partir de histogramas palinológicos utilizando el programa Psimpoll 4.27 (BENNETT 2009), que representan, ordenadas por altitud, las composiciones del contenido de lluvia polínica de todos los musgos analizados.

RESULTADOS

Comunidades actuales de los dos lagos

Los resultados del fitoplancton de los lagos de Enol y Marboré muestran densidades y biomásas muy diferentes, mucho más elevadas en Enol, con valores de densidad algal en la columna de agua hasta 15000 cel mL⁻¹ y de biovolumen hasta 1E7 μm³mL⁻¹ (Fig. 3) mientras en Marboré la densidad y biovolumen no superan los 500 cel mL⁻¹ y 2E5 μm³mL⁻¹, respectivamente. En Enol dominan dinoflagelados, diatomeas céntricas, clorofitas coloniales, ochrofitas, crisofitas y cianobacterias synechococales (62 y 50 especies diferentes identificadas en 2013 y 2014, respectivamente) en tanto que en Marboré lo hacen dinoflageladas, ochrofitas y criptofitas (10 y 14 especies diferentes identificadas en 2013 y 2014, respectivamente) (Tabla 1). Los resultados del epilíton (Tabla 2) muestran la dominancia de *Encyonema minutum* en Marboré y de *Encionopsis minuta* en Enol, ambas con porcentajes superiores al 60%. Otras especies relativamente importantes en abundancia son *Achnanthydium minutissimum* y *Denticula tenuis* en Marboré y Enol respectivamente.

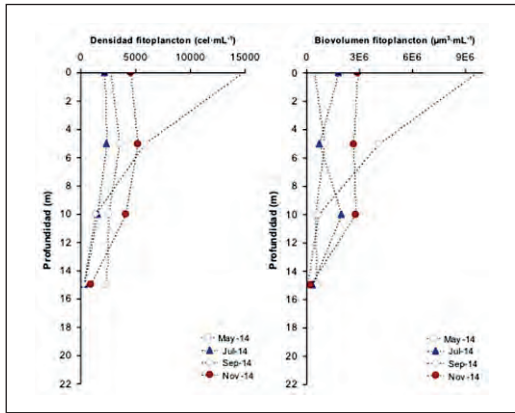


Fig. 3. Densidad y biovolumen del fitoplancton en las muestras tomadas en 2014 en el lago Enol.

Respecto al zooplancton se ven también claras diferencias entre los dos lagos, presentando Marboré una menor riqueza específica que Enol (Tabla 3). La especie zooplanctónica dominante en Marboré es *Diaptomus cyaneus*, mientras que en Enol es *Ceriodaphnia quadrangula*.

La comunidad de macroinvertebrados bentónicos actual del lago de Marboré está dominada por oligoquetos y quironómidos, con una comunidad muy pobre desde el punto de vista de la biodiversidad. En Enol la diversidad de macroinvertebrados es mucho más alta, sobretodo en la zona litoral (Tabla 4).

En cuanto a los quironómidos, *Pseudodiamesa nivosa* y *Micropsectra radialis* dominan claramente en Marboré (Figura 4). La comunidad es muy poco diversa exceptuando la parte litoral, donde aparecen todos los taxones presentes en el lago aunque con unas abundancias muy bajas.

Tabla 1. Especies fitoplanctónicas más abundantes en los lagos Enol y Marboré en las muestras tomadas en los años 2013 y 2014.

	Enol	Marbore
Cryptophyta	<i>Cryptomonas cf. marssonii</i> <i>Cryptomonas erosa</i>	<i>Plagioselmis nannoplantica</i>
Bacillariophyta	<i>Puncticulata radiosa</i> <i>Discostella cf. pseudostelligera</i> <i>Cyclotella costei</i> <i>Asterionella formosa</i>	
Chlorophyta	<i>Desmodesmus cf. grahneisii</i> <i>Oocystis marsonii</i> <i>Dichotomococcus sp.</i>	
Ochrophyta	<i>Pseudokephyrion sp.</i> <i>Dinobryon divergens</i>	<i>Pseudokephyrion hypermaculatum</i>
Miozoa	<i>Peridinium umbonatum</i> <i>Peridinium willei</i> <i>Gymnodinium helveticum</i>	<i>Gymnodinium cf. hiemale</i> <i>Amphidinium sp.</i> <i>Gymnodinium sp.</i>
Cyanobacteria	<i>Aphanocapsa sp.</i> <i>Planktothrix sp.</i>	

Tabla 2. Abundancia relativa (%) de las especies de diatomeas del epilíton identificadas en los lagos de Enol y Marboré en las muestras tomadas durante 2013 y 2014.

	Enol				2014				Marbore	
	2013								2013	2014
	May	Jul	Sep	Nov	May	Jul	Sep	Nov		
<i>Achnanthydium minutissimum</i>	4					0	-		2	9
<i>Achnanthydium rivulare</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Achnanthydium saprophilum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Achnanthydium sp</i>	-	-	-	-	-	-	-	-		0
<i>Adlafia bryophila</i>	2	-		0	-	-	-	-	-	-
<i>Adlafia minuscula</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Amphora pediculus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Brachysira vitrea</i>		-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cymbella compacta</i>	2	0	0	-	0	-	-	-	-	-
<i>Cymbella excisa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Cymbella parva</i>	-	-	-	-	-	-	-	-		0
<i>Delicata delicatula</i>	3		0	-	2	2			-	-
<i>Denticula tenuis</i>	4	5	0		2	2	4	5		3
<i>Encyonema minutum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	9	62
<i>Encyonema sp</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Encyonopsis krammeri</i>	6	0	0	2	4	2	4	3	-	-
<i>Encyonopsis minuta</i>	62	88	87	89	78	87	89	9	3	
<i>Encyonopsis subminuta</i>	2	2		3	2	2	0		-	
<i>Eolimna minima</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Fragilaria</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Gomphonema acuminatum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Gomphonema clavatum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Gomphonema truncatum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Mayamaea permissis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Navicula cryptotenella</i>	0		2	-	-		-	-	-	-
<i>Navicula exilis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	2	6
<i>Navicula sp</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Navicula subalpina</i>		-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Nitzschia alpina</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Nitzschia cf. Bryophila</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
<i>Nitzschia dissipata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-		5
<i>Nitzschia fonticola</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	

	Enol				2014				Marboré	
	2013		2014		2013		2014		2013	2014
	May	Jul	Sep	Nov	May	Jul	Sep	Nov		
<i>Nitzschia microcephala</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0	2
<i>Nitzschia perminuta</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	3	0
<i>Nitzschia</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pseudostaurosira brevistriata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Puncticulata radiosa</i>	-	-	2	2	-	-	-	-	-	-
<i>Staurosira pinnata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Staurosira pseudoconstruens</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ulnaria acus</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ulnaria delicatissima</i>	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Otros	4	2	5	3	2	4	1	1	6	5

Tabla 3. Número de individuos por muestra de las especies zooplanctónicas de los lagos Enol y Marboré.

		Enol	Marboré
Cladocera	<i>Daphnia longispina</i>	93	
	<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	365	
	<i>Bosmina longirostris</i>	87	
	<i>Chydorus sphaericus</i>	47	
	<i>Disparalona leai</i>	50	
	<i>Alona affinis</i>	220	
Copepoda	<i>Acanthocyclops robustus</i>	104	
	<i>Megacyclops viridis</i>	116	
	<i>Diaptomus cyaneus</i>		431
	<i>Eucyclops speratus</i>		298
	<i>Cyclops abyssorum</i>		171
Ostracoda	<i>Sarsicyclopsidopsis</i> sp.	280	

En el lago Enol, los datos de la comunidad de quironómidos presente en el bentos sobre sustrato fangoso situado a diferentes profundidades (Figura 5), indican claramente que los procesos de anoxia en la parte profunda alteran la comunidad, que es dominada a partir de los 12 metros por *Chironomus plumosus* (quironómido casi exclusivo en la parte profunda, lo que es ca-

racterístico de los lagos eutróficos). En cambio en la zona sublitoral, cuyo fondo está recubierto por praderas de caráceas, la comunidad es más diversa con una dominancia de *Paratanytarsus bituberculatus*. En la zona litoral superior es donde encontramos mayor diversidad por la mayor heterogeneidad de sustratos, mientras que *Chironomus* está ausente.

Tabla 4. Macroinvertebrados encontrados en el lago Enol.

Phyllum	Clase	Ordren	Familia
Nemata		Nematoda	
Annelida	Oligochaeta	Rhynchobdellida	Glossiphoniidae
	Clitellata		
Mollusca	Gasteropoda		Ancylidae
			Lymnaeidae
			Planorbiidae
	Bivalvia	Veneroida	Pisidium
Arthropoda	Maxillopoda		Copepoda
			Cladocera
	Insecta	Ephemeroptera	Baetidae
			Caenidae
			Leptophlebiidae
		Odonata	Aeshnidae
			Coenagrionidae
			Gomphidae
		Heteroptera	Corixidae
			Veliidae
		Megaloptera	Sialidae
		Lepidoptera	Saturniidae
		Coleoptera	Chrysomelidae
			Dytiscidae
			Elmidae
			Halplidae
			Hydrophilidae
			Tricoptera
			Calamoceratidae
			Glossomatidae
			Hydroptilidae
			Leptoceridae
			Limnephilidae
			Polycentropodidae
			Psychomiidae
		Diptera	Ceratopogonidae
			Chironomidae
			Tabanidae
	Entognatha	Collembola	

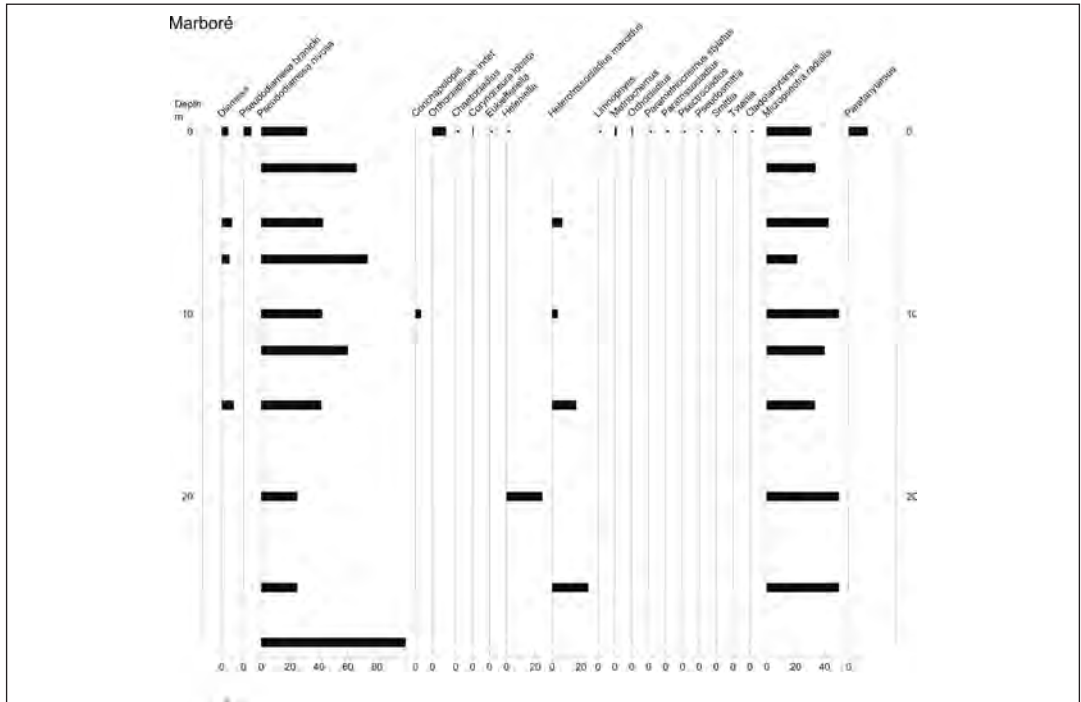


Fig. 4. Comunidades actuales de quironómidos del lago Marboré y su distribución en profundidad.

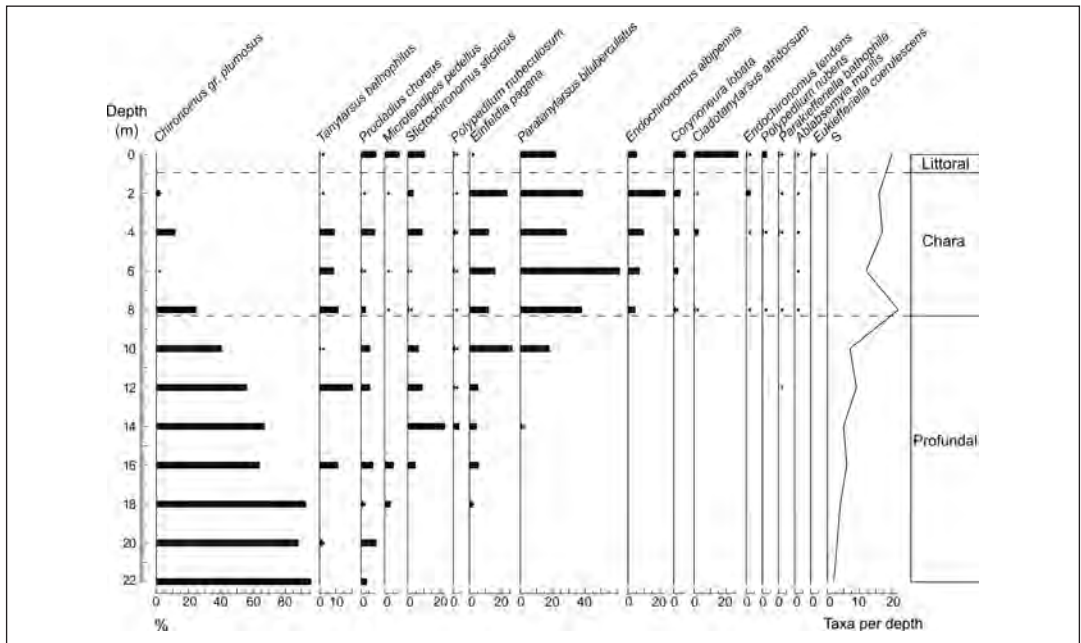


Fig. 5. Comunidades actuales de quironómidos del lago Enol y su distribución en profundidad.

Lluvia polínica

Los resultados de la lluvia polínica se encuentran representados en la figura 6 con un total de tres histogramas, uno para el transecto de Marboré (PNOMP) (Figura 6a: MAR-I-14) y dos para Enol (PNPE), ya que aquí se han diferenciado los tomados en una catena altitudinal entre 150 y 1100 m de altitud (Figura 6b: MPPEI-10), y los seleccionados en las diferentes comunidades forestales del entorno (Figura 6c: PNPEI-9, incluyendo réplicas especificadas de la A a la D, según el caso).

Los resultados obtenidos en el entorno de Marboré confirman la sobre-representación de *Pinus* en zonas abiertas y/o desprovistas de vegetación, mientras que los datos procedentes de musgos del piso montano, reflejan de manera coherente las frecuencias reales de los taxa caducifolios próximos, en este caso dominados por *Betula* y *Corylus*. Cabe destacar sin embargo la elevada dispersión de *Olea* y *Quercus* en altitud, con proporciones importantes en las muestras del entorno inmediato al lago de Marboré (Fig. 5a), a pesar de localizarse en zonas mucho más bajas, tal como se había apreciado, especialmente en el caso del olivo, en trabajos anteriores de la región (CANELLAS-BOLTÀ *et al.*, 2009). Por su parte, en Enol también se observan diferencias notables entre las abundancias observadas en la cobertura vegetal y el polen que las produce. Así, se registra una sobre-representación generalizada de árboles, especialmente pinos de nuevo, aunque también avellanos (*Corylus*) y robles (*deciduous Quercus* sp.); mientras que las hayas (*Fagus*) mantienen una representación más ajustada a la realidad en el espectro polínico (Fig. 6b y c). Simultáneamente, hay taxones que guardan una relación lineal entre su existencia en la cobertura vegetal y su producción de polen, como es el caso del acebo (*Ilex*) o el castaño (*Castanea*). Es notable la diferencia de lo que se encuentra entre el registro de lluvia polínica obtenido en el propio margen del lago Enol y el paisaje real de la cuenca, ya que los prados y pastizales actuales apenas tienen representación en las muestras de polen, a pesar de que hoy en día son muy abundantes.

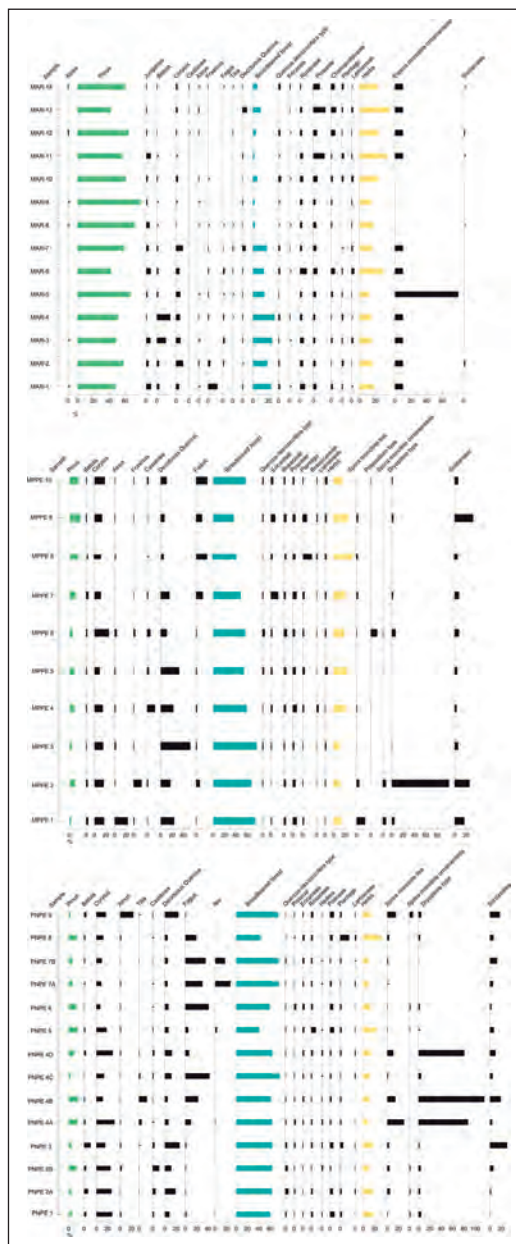


Fig. 6. Histogramas polínicos de: a) 14 musgos en catena altitudinal entre el Valle de Pineta y el lago de Marboré (PNOMP), siendo MAR-I el localizado a menor altitud y MAR-14 el situado a orillas del lago; b) 10 musgos en catena altitudinal en el PNPE desde prácticamente el nivel del mar (MPPEI) hasta las inmediaciones del lago Enol (MPPEI10); y c) 14 musgos en principales formaciones forestales del entorno del lago Enol (PNPEI).

Registro paleolimnológico

Por lo que se refiere al registro paleolimnológico de Enol, cabe señalar que de los dos cores que se han tomado, aquí solo se reportan los datos de uno de ellos. Del análisis de los quironómidos del core analizado (Fig. 7) destaca la escasa abundancia de *Chironomus* en la parte superior del core (los primeros 20 cm, correspondientes a unos 300 años de edad), mientras que es un taxon muy presente en las muestras actuales y subfósiles recientes de la zona profunda (compárese

la figura 7 con la figura 4). Los taxones más dominantes son *Procladius*, *Tanytarsus*, *Microtendipes*, *Glyptotendipes* y *Cladotanytarsus*. Ello indica que el lago ha tenido cambios en sus comunidades a lo largo del tiempo con una tendencia, en el core analizado, al incremento de *Chironomus*, lo que indicaría cierta eutrofización. Es de destacar la poca importancia de *Paratanytarsus* en este core respecto a su abundancia en la fauna actual en algunas profundidades. Existen diferencias entre los testigos estudiados que se analizarán con más detalle en estudios futuros.

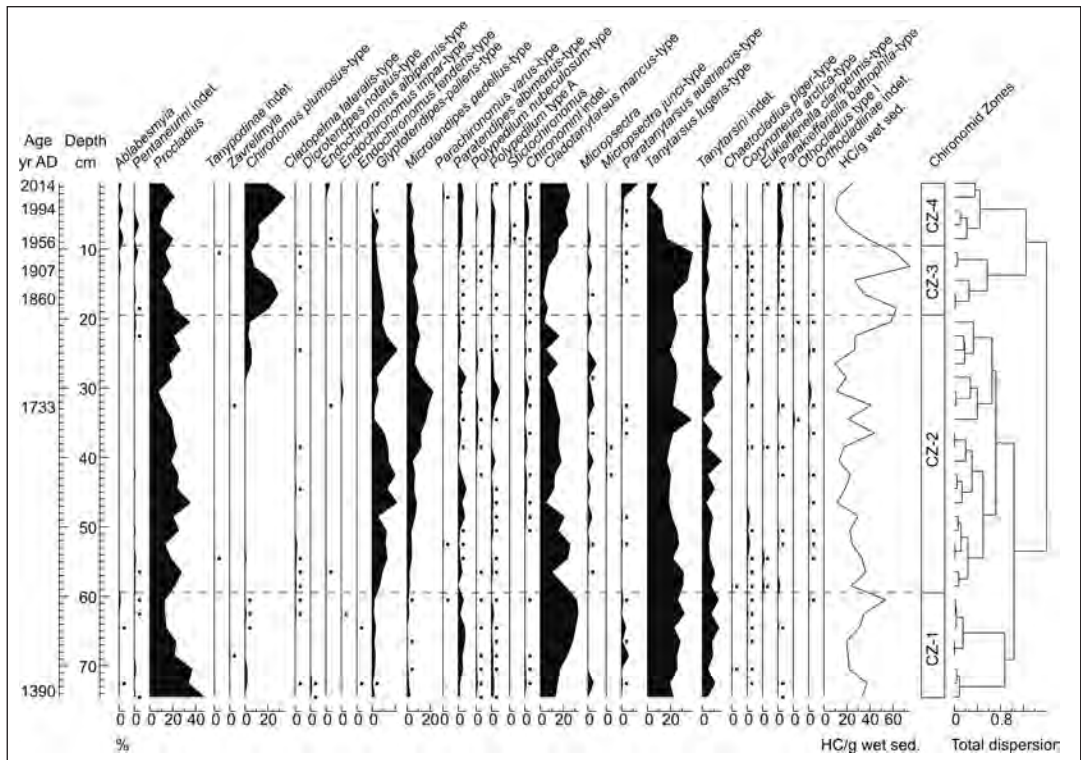


Fig. 7. Abundancia de los diferentes quironómidos a lo largo de un core obtenido a 22 metros de profundidad en el lago Enol.

En cuanto a la secuencia palinológica, publicada en trabajos anteriores del equipo (LÓPEZ-MERINO et al., 2011; MORENO et al., 2011), está dominada por la vegetación forestal (bosque mixto de caducifolios) desde inicios del Holoceno, pero refleja una intensa acción an-

tropogénica en décadas recientes, aunque se desconoce el comienzo exacto de la presión humana intensa (LÓPEZ-MERINO et al., 2011). Como se ha mencionado anteriormente, cabe destacar que a partir de los datos de lluvia polínica, se ha constatado una sub-represen-

tación de zonas abiertas (pastos y prados: PNPE9 en Fig. 6c), lo que resulta esencial a la hora de re-interpretar la estabilidad forestal registrada en la secuencia fósil, donde la intervención humana y/o expansión de espacios abiertos resulta inapreciable, a pesar de que pudo existir en varios momentos y no haber dejado huella en el registro palinológico hasta periodos muy recientes (Fig. 8).

En el caso de Marboré, actualmente se continúa trabajando en la secuencia palinológica fósil completa (LEUNDA *et al.*, en preparación), aunque regionalmente esta cota altitudinal en el Pirineo no parece haber estado sometida a una intervención humana intensa hasta los últimos 700 años aproximadamente (PÉREZ-SANZ *et al.*, 2011, 2013; GARCÍA-RUIZ *et al.*, 2015; GONZÁLEZ-SAMPÉRIZ *et al.*, en prensa).

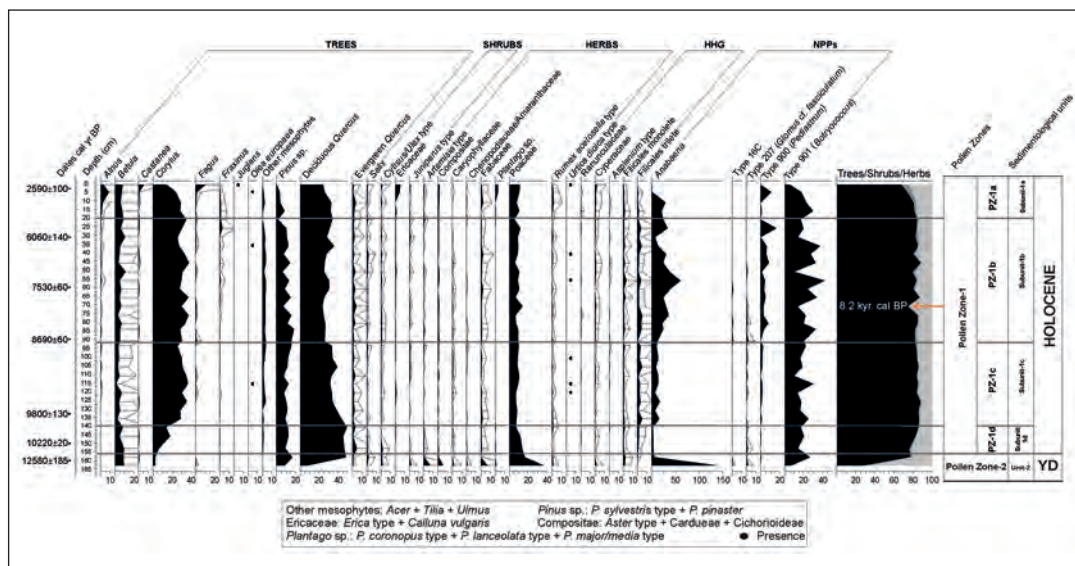


Fig. 8. Diagrama palinológico de la secuencia sedimentaria fósil del lago Enol entre 12.5 y 2.5 ka cal. BP (Moreno *et al.*, 2011), en el que se registran valores de AP (polen arbóreo y arbustivo) en torno al 70-80% durante casi todo el Holoceno, y del que se extraían conclusiones de establecimiento de paisaje forestal estable que, previsiblemente, habría que reconsiderar a la vista de los datos obtenidos en la monitorización de lluvia polínica actual llevada a cabo en el marco del proyecto CLAM2.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

La composición, densidad y biovolumen del fitoplancton permitirían clasificar el lago Enol como oligomesotrófico y Marboré como oligotrófico (WETZEL 2001). En el lago Enol la densidad de fitoplancton mostró valores más altos en septiembre y noviembre que en mayo y julio en los dos años estudiados (Fig. 3) y no se observan diferencias destacables en la columna de agua en densidad y biomasa fitoplanctónica, excepto por los altos valores observados en la zona

superior en septiembre y/o noviembre debido principalmente a la proliferación de la clorofita *Desmodesmus cf. grahnensis*. La zona eufótica del lago Enol puede alcanzar hasta los 15 metros permitiendo así la presencia de altas densidades fitoplanctónicas en profundidad. Además, algunas de las especies dominantes en profundidad son dinoflagelados (e. g. *Peridinium umbonatum*, *Gymnodinium helveticum*), especies que puede moverse en la columna de agua para encontrar capas con mayor disponibilidad de nutrientes (REYNOLDS 1997; MUNAWAR & TALLING

2012), y especies de *Cryptomonas* y la diatomea *Asterionella formosa*, ambos taxones capaces de crecer bajo condiciones de baja intensidad lumínica (REYNOLDS et al., 2002).

Las especie dominante en el epilíton de Marboré, *E. minutum*, es típica de ambientes oligotróficos y de aguas circumneutrales (KELLY et al., 2005) como las de este lago. *A. minutissimum*, también abundante en Marboré aunque en menor medida, es un especie generalista (GABITO et al., 2014) y frecuente en lagos de montaña. En cuanto al epilíton de Enol domina una especie propia de aguas de baja concentración de nutrientes y alcalinas. *E. minuta*, mientras que la otra especie relativamente abundante en este lago, *Denticula tenuis*, es una especie asociada a valores más altos de nutrientes.

Las comunidades actuales de Marboré en los Pirineos, nos indican que este lago se encuentra en un estadio oligotrófico, con comunidades propias de estos lagos tanto para fitoplancton, como para diatomeas epilíticas y cladóceros. Además, durante los últimos siglos, la secuencia paleolimnológica de Marboré parece haber sufrido relativamente pocas alteraciones en lo relativo a estas comunidades, exceptuando algunos pequeños cambios en la parte superior, que podrían indicar un inicio de cambio ambiental por aumento de temperaturas. Por otro lado, los valores de concentración de clorofila y biomasa fitoplanctónica permiten calificar a Marboré como sistema oligotrófico con un buen estado de conservación en la actualidad, y podría resultar adecuado para convertirse en elementos de referencia y seguimiento, ya que las alteraciones antropogénicas, aparte de los cambios de temperatura, parecen haber sido poco importantes hasta hoy.

En cambio en el lago Enol, localizado a mucha menor altitud, las comunidades actuales muestran una alteración trófica importante. Por una parte, la concentración de biomasa algal es

considerablemente mayor, y por otra la composición algal es más propia de lagos oligo-mesotróficos (Wetzel, 2001). Además, el registro paleolimnológico reciente de diatomeas muestra un incremento de especies asociadas a una mayor producción del sistema (LÓPEZ-MERINO et al., 2011). Del mismo modo, la comunidad de zooplancton y los quironómidos muestran el impacto de la anoxia que se produce en el fondo. Estos datos parecen indicar que, lógicamente, un lago mucho más accesible para el desarrollo de actividades humanas, está más profundamente alterado por los usos de su cuenca, denotando una posible sobre-explotación. La presencia de abundante ganado y una importante actividad turística en la actualidad, probablemente origina una mayor erosión del entorno inmediato de la cuenca, de modo que el aporte de materia orgánica al fondo del lago podría ser la causa (o al menos una de ellas), de la anoxia existente hoy en día.

En principio, estas condiciones de anoxia no serían las esperables a partir de la producción biológica del lago y de las características de los organismos que habitan la zona litoral, por ejemplo, y sin embargo sucede.

Este hecho refleja un importante cambio ambiental, y probablemente puede ser de origen esencialmente antropogénico, y no exclusivamente climático como consecuencia del aumento de temperaturas registrado en las últimas décadas. De hecho, hay que destacar el cambio que han sufrido las comunidades de quironómidos en el registro fósil de Enol, donde la aparición y elevada abundancia de *Chironomus*, taxón indicador de condiciones de anoxia (BRODERSEN Y QUINLAN 2006) y poco común en lagos de montaña (WALKER 1993), es un hecho relativamente reciente. Este hecho nos indica un aumento del período e importancia de la anoxia en el lago que, como se ha dicho anteriormente, estaría provocada por la entrada de materia orgánica

procedente de la cuenca. Igual de relevante es la poca importancia de *Paratanytarsus* en el registro paleolimnológico. Este hecho podría estar indicando que la aparición de caráceas en el lago es reciente, puesto que se trata de un género comúnmente asociado a macrófitos (BRODERSEN *et al.*, 2001), y que en la comunidad actual se relaciona muy directamente con la presencia de las praderas de caráceas.

En teoría, no podríamos confirmar fácilmente el hecho de una intervención humana importante y/o la presencia de ganado intensiva a partir del registro palinológico fósil, ya que los diagramas polínicos no reflejan de forma fehaciente una deforestación intensa y/o la proliferación de pastos y praderas abiertas en el entorno de la cuenca del lago Enol, ni siquiera en la actualidad. Sin embargo, los datos obtenidos a partir de la lluvia polínica han demostrado que existe una importante sobre-representación de especies forestales en el registro sedimentario paleo, y que a pesar de que es posible que existieran abundantes prados y pastizales próximos al lago, éstos no quedan claramente registrados en la secuencia y resulta imposible calcular adecuadamente el comienzo de intervención humana en el paisaje y/o frecuentación intensiva de ganado, si la hubo con anterioridad a las últimas décadas y a la actualidad con la misma intensidad que hoy en día.

En resumen, se puede afirmar que el lago de Marboré presenta situaciones de poca alteración que permiten recomendar un seguimiento tanto de las comunidades actuales como la de los registros paleolimnológicos más recientes, con el fin de observar el impacto que los cambios globales puedan producir en ellos y utilizarlos como lagos de referencia.

Los datos obtenidos en este seguimiento servirán de ejemplo de medida ante una posible recuperación del lago Enol si se implementan medidas de restauración, aunque al localizarse Enol a mucha menor altitud, ciertamente no todos los indicadores y parámetros pueden ser perfectamente comparables.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha podido ser realizado gracias a la financiación recibida con los proyectos 623S/2012 (y 533/2012), además de los referenciados CGL2012-33063, CGL2015-69160R y CGL2011-23483. María Leunda agradece la financiación recibida gracias al programa de formación de investigadores (FPI) ref. BES-2013-063753. Pol Tarrats agradece la financiación recibida a través del programa FI-DGR de la Generalitat de Catalunya, así como la ayuda inestimable en los trabajos de campo y de laboratorio de Núria Sánchez.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BATTARBEE, R.W.; CARVALHO, L.; JONES, V.J.; FLOWER, R. J.; CAMERON, G.; BENNION, H. y JUGGINS, S. (2001): Terrestrial, algal, and siliceous indicators: Diatoms, in *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments*, edited by J. P. SMOL *et al.*, pp. 155-134, Springer, New York.
- BENNETT, K. D. (1998): Pspimoll 4.10 and Pscomb 1.03-C Programs for Plotting Pollen Diagrams and Analysing Pollen Data.
- BEY, M.Y. y ECTOR, L. (2013): Atlas des diatomées des cours d'eau de la région Rhône-Alpes. Tome 1 Centriques, Monoraphidées. Tome 2 Araphidées, Brachyraphidées. Tome 3 Naviculacées: Naviculoidées. Tome 4 Naviculacées: Naviculoidées. Tome 5 Naviculacées: Cymbelloidées, Gomphonématoidées. Tome 6 Bacillariacées, Rhopalodiacees, Surirellacées. Direction régionale de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement Rhône-Alpes, Lyon, 1182 + 27 pp., ISBN 978-2-11-129817-0.

- BRODERSEN, K. P.; ODGAARD, B. V.; VESTERGAARD, O. y ANDERSON, N. J. (2001): Chironomid stratigraphy in the shallow and eutrophic Lake Søbygaard, Denmark: chironomid - macrophyte co-occurrence. *Freshw Biol* 46: 253-267.
- BRODERSEN, K. P.; y QUINLAN, R. (2006): Midges as palaeoindicators of lake productivity, eutrophication and hypolimnetic oxygen. *Quat Sci Rev* 25: 1995-2012. doi: 10.1016/j.quascirev.2005.03.020
- BROOKS, S. J.; LANGDON, P. G. y HEIRI, O. (2007): The identification and use of Palaeartic Chironomidae larvae in palaeoecology. Quaternary Research Association
- CAÑELLAS-BOLTÀ, N.; RULL, V.; VIGO, J. y MERCADÉ, A. (2009): Modern pollen-vegetation relationships along an altitudinal transect in the central Pyrenees (southwestern Europe). *The Holocene* 19, 1185-1200.
- CONFEDERACIÓN HIDROGRÁFICA DEL EBRO (2005): Metodología para el establecimiento del Estado Ecológico según la Directiva Marco del Agua. Protocolos de Muestreo y Análisis para Fitobentos (Microalgas bentónicas). Confederación Hidrográfica del Ebro, Ministerio de Medio Ambiente, Zaragoza, 43 p.
- GABITO, L.; BONILLA, S. E. y ANTONIADES, D. (2013): Paleolimnological reconstruction of change in a subtropical lake: a comparison of the subfossil record to limnological data. *Limnetica*, 32(2): 175-188.
- GARCÍA-PRieto, E. (2015): Dinámica paleoambiental durante los últimos 135.000 años en el Alto Jiloca: el registro lacustre de El Cañizar. Tesis Doctoral, Universidad de Zaragoza.
- GARCÍA-RUIZ, J. M.; LÓPEZ-MORENO, J. I.; LASANTA, T.; VICENTE-SERRANO, S. M.; GONZÁLEZ-SAMPÉRIZ, P.; VALERO-GARCÉS, B. L.; SANJUÁN, Y.; BEGUERÍA, S.; NADAL-ROMERO, E.; LANA-RENAULT, N. y GÓMEZ-VILLAR, A. (2015): Los efectos geocoológicos del cambio global en el Pirineo Central español: una revisión a distintas escalas espaciales y temporales. *Pirineos* 170, e012 (doi: <http://dx.doi.org/10.3989/Pirineos.2015.170005>)
- GONZÁLEZ-SAMPÉRIZ, P.; ARANBARRI, J.; PÉREZ-SANZ, A.; GIL-ROMERA, G.; MORENO, A.; LEUNDA, M.; SEVILLA-CALLEJO, M.; CORELLA, J. P.; MORELLÓN, M.; OLIVA, B. y VALERO-GARCÉS, B.: in press. Environmental and climate change in the southern Central Pyrenees since the Last Glacial Maximum: A view from the lake records. *Catena*. <http://dx.doi.org/10.1016/j.catena.2016.07.041>
- HILLEBRAND, H.; DURSÉLEN, C. D.; KIRSCHTEL, D.; POLLINGER, U. y ZOHARY, T. (1999): Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of Phycology* 35, 403-424.
- HOFMANN, G.; WERUM, M. y LANGE-BERTALOT, H. (2011): *Diatomeen im Süßwasser-Benthos von Mitteleuropa. Bestimmungsflores Kieselalgen für die ökologische Praxis. Über 700 der häufigsten Arten und ihre Ökologie*. Ruggell, A. R. G. Gantner Verlag, 908 p.
- KELLY, M. G.; H. BENNION, E. J.; COX, B.; GOLDSMITH, J.; JAMIESON, S.; JUGGINS, D.; MANN, G. y TELFORD, R. J. (2005): Common freshwater diatoms of Britain and Ireland: an interactive key. Environment Agency, Bristol. <http://craticula.ncl.ac.uk/EADiatomKey/html/taxon13310170.html>
- KRAMMER, K. y LANGE-BERTALOT, H. (1986-1991): *Bacillariophyceae*. In: Ettl, H., Gerloff, J., Heynig, H., Mollenhauer, D. (Eds.), *Süßwasserflora von Mitteleuropa*, vol. 2 (1-4). Gustav Fischer Verlag, Stuttgart/Jena.
- LEUNDA, M.; GONZÁLEZ-SAMPÉRIZ, P.; GIL-ROMERA, G.; OLIVA-URCIA, B.; MORENO, A.; VALERO-GARCÉS, B. y ARANBARRI, J. (HORDA GROUP): Vegetation and landscape dynamics during the last ~ 14.7 kyr in the Central Pyrenees inferred from the Marboré high altitudinal sequence. *Quaternary Research* (in prep.)
- LÓPEZ-MERINO, L.; MORENO, A.; LEIRA, M.; SIGRÓ, J.; GONZÁLEZ-SAMPÉRIZ, P.; VALERO-GARCÉS, B.; LÓPEZ-SÁEZ, J.; BRUNET, M. y AGUILAR, E. (2011): Two hundred years of environmental change in Picos de Europa National Park inferred from sediments of Lago Enol, Northern Iberia. *Journal of Paleolimnology* 46(3), 453-467.
- MENDEN-DEUER, S. y LESSARD, E. J. (2000): Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton. *Limnology and Oceanography* 45: 569-579.
- MORENO, A.; LÓPEZ-MERINO, L.; LEIRA, M.; MARCO-BARBA, J.; GONZÁLEZ-SAMPÉRIZ, P.; VALERO-GARCÉS, B. L.; LÓPEZ-SÁEZ, J. A.; SANTOS, L.; MATA, P. y ITO, E. (2011): Revealing the last 13,500 years of environmental history from the multiproxy record of a mountain lake (Lago Enol, northern Iberian Peninsula). *Journal of Paleolimnology* 46, 327-349.
- MOORE, P. D.; WEBB, J. A. y COLLINSON, M. E. (1991): *POLLEN ANALYSIS*, BLACKWELL, LONDON.
- OLIVA-URCIA, B.; MORENO, A.; LEUNDA, M.; VALERO-GARCÉS, B.; GONZÁLEZ-SAMPÉRIZ, P.; GIL-ROMERA, G. y MATA, P. (HORDA GROUP): Last deglaciation and Holocene environmental change at high altitude in the Pyrenees: the geochemical and paleomagnetic record from Marboré Lake (N Spain). *Journal of Quaternary Science* (en revisión).

- PÉREZ-SANZ, A.; GONZÁLEZ-SAMPÉRIZ, P.; VALERO-GARCÉS, B.; MORENO, A.; MORELLÓN, M.; SANCHO, C.; BELMONTE, A.; GIL-ROMERA, G.; SEVILLA, M. y NAVAS, A. (2011): Clima y actividades humanas en la dinámica de la vegetación durante los últimos 2000 años en el Pirineo central: el registro palinológico de la Basa de la Mora (Macizo de Cotiella). *Zubia* 23, 17-38.
- REYNOLDS, C. S. (1997): *Vegetation Processes in the Pelagic: A Model for Ecosystem Theory*. Ecology Institute, Oldenburg/Luhe, 371 pp.
- REYNOLDS, C. S.; HUSZAR, V.; KRUK, C.; NASELLI-FLORES, L. y MELO, S. (2002): Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal Plankton Research* 24: 417-428.
- RIERADEVALL, M. y BROOKS, S. J. (2001): An identification guide to subfossil Tanyptodinae larvae (Insecta: Diptera: Chironomidae) based on cephalic setation. *J Paleolimnol* 25: 81-99. doi: 10.1023/A:1008185517959
- ROJO, C. y RODRÍGUEZ, J. (1994): Seasonal variability of phytoplankton size structure in a hypertrophic lake. *Journal Plankton Research* 16 (4), 317-335.
- UTERMÖHL, H. (1958): Zur Wervollkommnung der Quantitativen Phytoplankton Methodic. *Mitt. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol.*, 9, 1-38.
- WALKER, I. R. (1993): Paleolimnological biomonitoring using freshwater benthic macroinvertebrates. In: Rosenberg DM, Resh VH (eds) *Freshw. Biomonitoring Benthic Macroinvertebrates*. Chapman and Hall, New York, pp 306-343.
- WALKER, I. R.; SMOL, J. P.; ENGSTROM, D. R. y BIRKS, H. J. B. (1991): An assessment of Chironomidae as quantitative indicators of past climatic change. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48: 975-987.
- WETZEL, R. G. (2001): *Limnology: Lake and River Ecosystems*. 3'd Edition. Academic Press, San Diego, CA.
- WIEDERHOLM, T. (1983): Chironomidae of the Holarctic region: keys and diagnoses. P. I, Larvae. *Entomologica Scandinavica*.