

Facultat de Biologia

Treball experimental i d'anàlisi de dades
Grau de Biologia. Menció en Biodiversitat
Curs 2014-2015

CARACTERITZACIÓ DE LA COMUNITAT ACTUAL DE MACROINVERTEBRATS BENTÒNICS PRESENTS AL LITORAL DEL LLAC ENOL

Joana Coscollar Casamayor

Departament d'Ecologia, Universitat de Barcelona

Tutors: Dra. Maria Rieradevall Sant

Dr. Narcís Prat Fornells

Barcelona, 3 de febrer 2015



**CARACTERITZACIÓ DE LA COMUNITAT ACTUAL DE
MACROINVERTEBRATS BENTÒNICS PRESENTS AL
LITORAL DEL LLAC ENOL**

Abstract

The principle aim of this study is to characterize the macroinvertebrate community –in both qualitative and quantitative terms– located in the benthic karst littoral Enol lake in Asturias, Picos de Europa. The characterization was carried out according to the type of substrate –fine sediment, stones or blocks– and according to the following seasons –May, July and September–.

We have identified 37 macroinvertebrate taxa, 18 of them have been observed in the three sampling periods. The most common and abundant taxa are Oligochaeta, Diptera –Chironomidae–, Ephemeroptera –Caenidae, Leptophlebiidae, Baetidae–, Heteroptera –Corixidae– and Tricoptera –Leptoceridae, Polycentropodidae–. The analyse of variance realised shows significant differences among communities regarding the type of substrate and the period of the annual cycle sampled: the substrate that covers greater abundance is stone. Moreover, September is the season in which abundance values are higher. These changes are due to life strategies, tolerance variatons in dissolved oxygen and quantity of organic matter and because of the different stages of the life cycles of each taxa. With the identified taxonomic level, the multivariate analysis performed shows association of taxa Leptophlebiidae and Caenidae with stone substrate, taxa Leptoceridae and Polycentropodidae with blogs substrate, and taxa Oligochaeta and Baetidae with fine sediment substrate. Regarding Chironomidae and Corixidae taxa, preferences for a particular substrate are not observed. This paper also shows that seasonal changes are shown by changes abundance of dominant taxa, being similar May and September samples, and both differing from July ones.

ÍNDIX

1. INTRODUCCIÓ.....	1
i. Llacs i macroinvertebrats d'alta muntanya.....	1
ii. Equip de treball.....	2
iii. Projecte CLAM-2.....	2
iv. Àrea d'estudi.....	3
v. Característiques del llac Enol.....	5
2. OBJECTIUS I HIPÒTESIS.....	6
3. MATERIALS I MÈTODES.....	7
i. Obtenció de mostres.....	7
ii. Tractament de les mostres al laboratori.....	8
iii. Anàlisi de dades.....	9
4. RESULTATS.....	10
5. DISCUSSIÓ.....	24
6. CONCLUSIONS.....	28
7. AGRAÏMENTS.....	29
8. BIBLIOGRAFIA.....	30
9. ANNEX.....	33

Llacs i macroinvertebrats d'alta muntanya

Segons Granados & Toro (2000), els llacs són un bon objecte d'estudi per observar i establir els efectes –tant directes com indirectes– del canvi climàtic o global. Al tractar-se de sistemes relativament aïllats i amb canvis estacionals extrems, són un bon observatori de la dependència entre poblacions i condicions ambientals, i de les estratègies adaptatives en ambients poc propicis.

El nombre d'estudis realitzats en els llacs d'alta muntanya de la Península Ibèrica s'ha multiplicat des de la època dels vuitanta, en relació directa amb l'augment d'interès social i científic. La major part d'aquest estudis es centren en aspectes biològics dels llacs –descripció de comunitats i estructura, comportaments específics i relacions tròfiques–, en el medi físic –geologia i relleu–, en aspectes morfomètrics, hidroquímics, antropològics i de gestió (Pascual et al., 2000).

El bentos –pel seu caràcter sintetitzador dels processos que es donen a la columna d'aigua– és de gran interès en els sistemes ambientals lacustres (Prat et al., 1992). En el bentos habiten majoritàriament comunitats d'invertebrats aquàtics, la composició i estructura de les quals depèn de molts factors ambientals –temperatura, fondària o tipus de substrat, entre altres–. Alguns d'aquests factors estan directament racionats amb les activitats de l'home –modificacions del clima, acidificació o estat tròfic– (Rieradevall i Prat, 2000). Els macroinvertebrats, com a consumidors d'algues, poden exercir un control de la biomassa d'algues perifèriques (Hawes & Schwarz, 1996; James et al., 2000), reciclen elements i nutrients que es troben als detritus (Kornijóv et al., 1995) i participen en processos de diferents nivells tròfics (Graynoth et al., 1986). Les zones bentòniques litorals contenen més variabilitat i varietat taxonòmica –tant si comparem diferents llacs com si observem un de sol, en diferents punts–, que no pas les zones bentòniques profundes. La diferència es deu principalment a l'heterogeneïtat dels substrats existents al litoral –pedres, grava, sorres, llim– a diferència dels substrats exclusivament fins, situats en les zones profundes (Rieradevall i Prat, 2000). Hi ha varis estudis que aborden la presència/abundància dels organismes, en relació amb el tipus de substrat (James et al., 1988; Weatherhead et al., 2000; Rieradevall i Real, 1994; entre altres). Són nombrosos els treballs que estudien els canvis que es produeixen en les comunitats al llarg del cicle anual, habitualment relacionats amb els canvis de temperatura (Clifford, 1982; Soler i Puig, 1999; Velasco et al., 1990; entre altres). Aquests aspectes foren abordats també en alguns projectes a nivell europeu amb participació de membres del grup de recerca F.E.M. com el projecte MOLAR (Measuring and modeling the dynamic response of remote mountain lake ecosystems

to environmental change) o el AL:PE 2 (Acidification of Mountain Lakes: Palaeolimnology and Ecology), en els que es van estudiar tant les comunitats de macroinvertebrats actuals com les fòssils, en llacs d'alta muntanya de diferents països europeus.

Respecte el llac Enol –objecte del present estudi–, fins al moment hi ha poca informació envers la composició i dinàmica dels seus macroinvertebrats bentònics, essent les del litoral totalment desconegudes. El present treball pretén aportar informació pel coneixement de la comunitat litoral bentònica dels seus macroinvertebrats i la seva relació amb diferents substrats i amb canvis estacionals.

Equip de treball

El treball s'ha realitzat sota la direcció de la Dra. Maria Rieradevall i el Dr. Narcís Prat del grup de recerca de qualitat F.E.M. (Freshwater Ecology and Management) del departament d'Ecologia de la Universitat de Barcelona. L'equip està especialitzat en estudis ecològics d'ecosistemes aquàtics continentals, aplicats a la conservació i gestió del medi. El grup es va originar l'any 1978, amb els primers estudis del Dr. Narcís Prat i en l'actualitat és un grup de recerca reconegut per la Generalitat de Catalunya.

Projecte CLAM-2

El pràcticum inicial “Biodiversitat de macroinvertebrats a llacs de muntanya ibèrics” queda englobat en el projecte CLAM-2 (*Evaluación y seguimiento del cambio global en tres lagos de alta montaña de Parques Nacionales –Enol, Marboré y La Caldera–: Indicadores biológicos*) amb finançament competitiu (*Ministerio del Medio Ambiente. Proyectos de investigación en la red de Parques Nacionales. Proyecto 623/2012*). Aquest projecte té com a investigadora principal a la Dra. Maria Rieradevall, i realitza una comparació detallada de tres llacs d'alta muntanya: Marboré, Enol i Caldera, situats en tres Parcs Nacionals de la Península Ibèrica: Ordesa/Monte Perdido, Picos de Europa i Sierra Nevada. L'objectiu és avaluar i dur a terme un seguiment d'indicadors de canvi global tant biològics, com físico-químics i paleoecològics, contemplant el funcionament actual i els canvis produïts en els últims 200-3000 anys.

La nostra participació durant l'any 2014 en el projecte CLAM-2 s'ha substanciat en la col·laboració en tasques de camp –mostreig i processament de mostres litorals–, el treball de laboratori –anàlisi de les mostres litorals obtingudes al camp– i anàlisi de dades de les mostres bentòniques litorals del mencionat llac.

Àrea d'estudi

El llac Enol es troba dins del Parc Natural dels *Picos de Europa*, situats al nord de la Península Ibèrica. Part de la serralada té la consideració de Parc Nacional des del 30 de maig de 1995 (Llei 19/1995), i una superfície total de 64.660 ha. El parc engloba el Massís Occidental (antic Parc Nacional de la Muntanya de Covadonga), els Massissos Central i Oriental, i les valls on es situen les capçaleres dels rius Sella i Cares, els vessants boscosos entre Salvorón i Corisco, i la capçalera del riu Deva. Deu termes municipals estan situats dintre de l'àmbit territorial del parc (Figura 1 A).

Alhora, el llac Enol està inclòs en el conjunt de llacs de Covadonga (43° 16' N, 4° 59' W) a 1075 metres sobre el nivell del mar. Té una superfície de 12,2 hectàrees (Moreno et al., 2010) i la seva profunditat màxima és de 24 metres amb una morfologia triangular amb marges bastant esquerps i feréstecs a Nord, Sud i Oest (Figura 1 B i C). La Vega de Enol té una clara forma de U, morfologia que indica l'origen glacial del territori. Marquínez (1989), interpreta el llac Enol com una cubeta de sobreexavació, conseqüència de la glacera. La datació dels sediments del llac és de fa aproximadament 38.000 anys, edat mínima aproximada del llac Enol (Farias et al. 1996; Jiménez-Sánchez y Farias, 2002). El paisatge destaca pels relleus glacials i càrstics (Marquínez i Adrados, 2000).

Actualment, l'àrea d'estudi gaudeix d'un clima temperat oceànic, amb una abundant pluviometria mitjana anual –2250 mm– (Meléndez Asensio et al., 2002), deguda a la proximitat amb l'oceà Atlàntic. Els hiverns són suaus i els estius frescos, amb temperatura mitjana anual d'aproximadament 13°C. Les precipitacions es produeixen principalment a finals de tardor i principis d'hivern, i estan associades a fronts procedents de l'Atlàntic Nord (Moreno et al., 2010; López-Merino et al., 2011).

A l'estrat montà (entre 500 i 1500 m) on trobem el llac Enol (1075 m), hi ha vegetació arbòria: trobem bedolls, roures i algun castany en sols àcids i pobres en nutrients. A les vessants més fèrtils abunden les fagedes juntament amb alguns avellaners. A l'interior del llac –zona litoral i profunda– trobem algues que formen praderies com caràcies, i fanerògames aquàtiques com *Potamogeton* spp, mentre que la zona supralitoral és reduïda i amb poca vegetació.

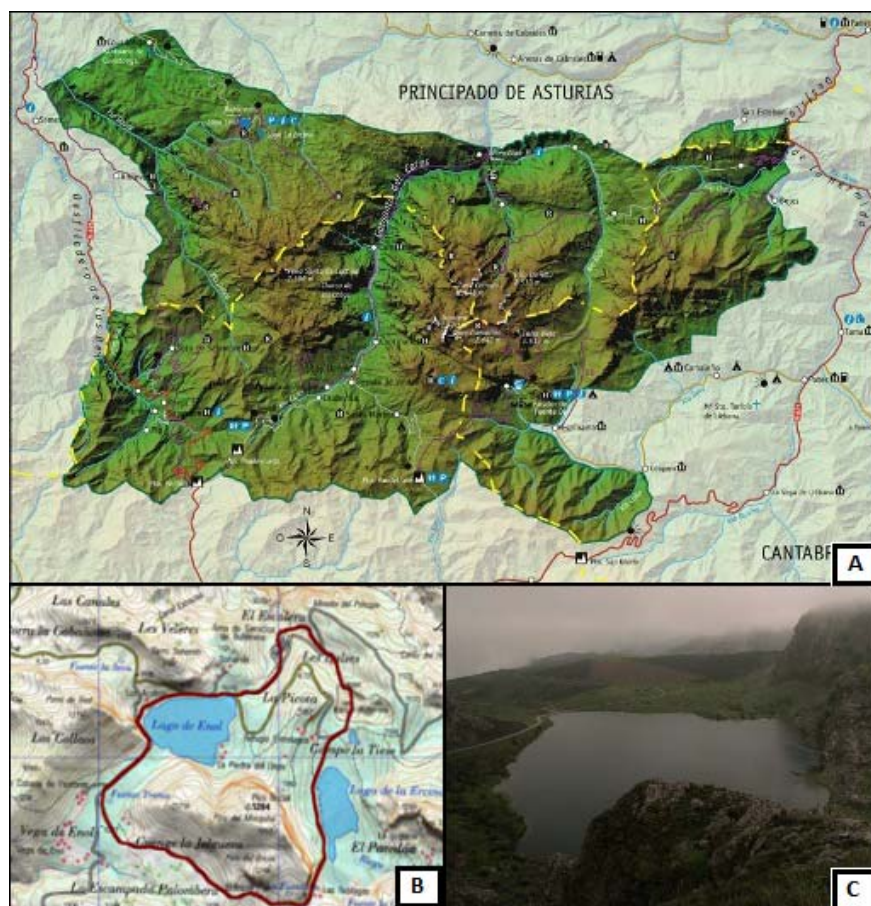


Figura 1. Mapa de l'actual Parc Nacional Picos de Europa (Procedència: Mapa web Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente) –A–. Mapa topogràfic dels llacs de Covadonga (Enol i Ercina) –B–. Imatge actual (Setembre 2014) del llac Enol –C–.

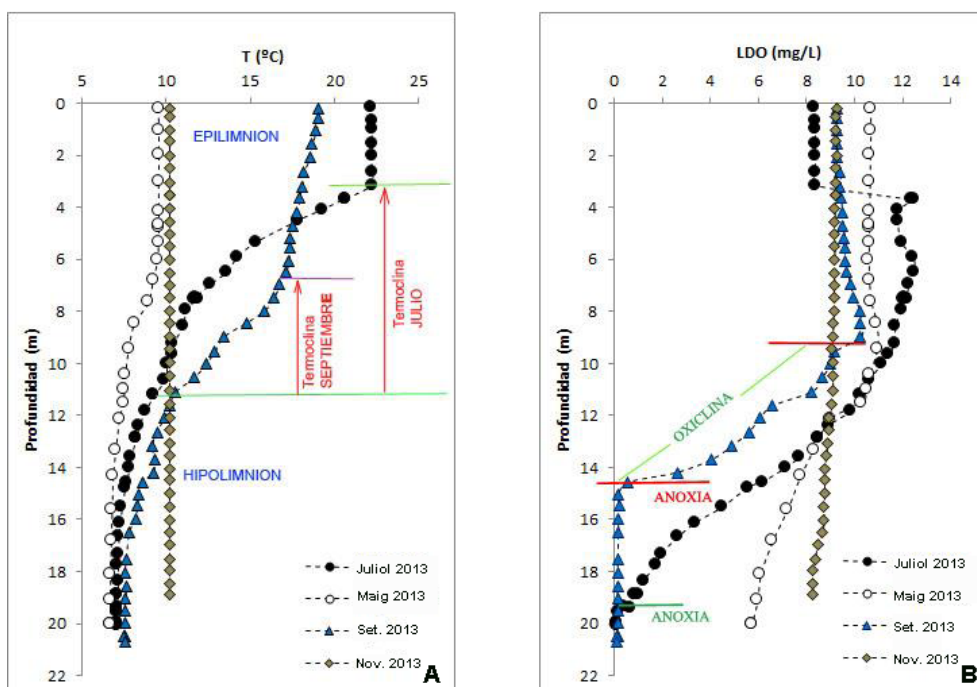


Figura 2. Perfils verticals de temperatura (°C) –A– i oxigen dissolt (mg/l) –B–. (Dades inèdites del projecte CLAM).

Característiques del llac Enol

El llac Enol és un llac monomíctic ja que, durant el període de maig a novembre, desenvolupa una termoclina. És a l'estiu quan es produeix estratificació de la columna d'aigua i formació de termoclina entre 4 i 12 metres de profunditat, amb condicions subòxiques o anòxiques. Les temperatures superficials de l'aigua varien durant l'any, des de 9,5 °C al maig fins a 22 °C al juliol (Figura 2 A).

Varia també al llarg de l'any l'oxigen dissolt aportant informació del balanç entre producció fotosintètica –productors primaris– i consum d'oxigen per degradació de matèria orgànica –descomponedors– (Figura 2 B).

En referència al pH, es tracta d'aigües bicarbonatades amb una conductivitat de 202 µS/cm (Moreno et al., 2010).

El balanç hídric del llac està controlat principalment per l'aportació d'aigua superficial i les surgències d'aigua subterrània. Les primeres les aporten rierols estacionals que aboquen a la conca principal de drenatge del llac (1,5 km² d'extensió) des de la capçalera de la vall d'Enol (Moreno et al., 2010). Respecte les segones, els materials calcaris de la conca constitueixen un aqüífer càrstic i per això hi ha aportació d'aigua subterrània al llac (Mélendez Asensio et al., 2002). La pèrdua es produeix mitjançant rierols emissaris i evaporació.

Una aportació important de matèria orgànica procedeix de la vegetació palustre i dels excrements de ramaderia bovina existents a la vall, tant de forma directe com indirecte, per escorrentia o infiltració (Arnaud-Mata, 2009).

El turisme i la ramaderia són els principals efectes antròpics directes sobre el territori del llac Enol. S'ha vingut observant un procés d'eutrofització al llac que podria estar relacionat amb increment de turisme i d'activitat ramadera a l'àrea de drenatge durant els últims anys (López-Merino et al., 2011).

OBJECTIUS I HIPÒTESIS

El principal objectiu d'aquest estudi és caracteritzar la comunitat de macroinvertebrats que, al llarg de l'any 2013, s'han identificat al litoral del llac Enol.

Els objectius específics que es pretenen assolir són:

- i) Caracteritzar les comunitats pròpies de cada un dels **hàbitats dominants** presents al llac, segons el tipus de substrat.
- ii) Analitzar la **variació estacional** de la comunitat de macroinvertebrats de la mencionada àrea.

Per tant, plantejem les hipòtesis següents:

- i) La composició i estructura del substrat determinarà la comunitat de macroinvertebrats que hi habita: a) composició de les espècies –vessant qualitativa–, b) abundància de les mateixes –vessant quantitativa–.
- ii) Els canvis estacionals donaran lloc a canvis estructurals de les comunitats: a) presència/absència d'alguns tàxons, b) augment/disminució d'altres.

Obtenció de mostres

Per l'obtenció de mostres s'ha seguit un protocol de mostreig quantitatiu de macroinvertebrats derivat del projecte AQEM (AQEM Consortium, 2002). Com eina de recollida de mostres s'ha fet servir una xarxa per a macroinvertebrats amb filtre de malla de 250µm, safates blanques de 20x30 centímetres i pinces entomològiques.

En primer lloc, s'han identificats els diferents mesohàbitats litorals presents al llac i s'han descrit segons els tres tipus de substrat a analitzar: **sediment fi**, **pedres** i **blocs**. També s'ha mostrejat un punt dominat per graves però aquest no s'ha considerat en els anàlisis posteriors per no ser un substrat representatiu del litoral del llac Enol. Per a cada un dels tres mesohàbitats s'han pres **tres rèpliques** per campanya en fondàries compreses entre 10 i 40 cm. Cada un dels punts mostrejats queden localitzats amb les coordenades indicades per GPS per tal de realitzar les recol·leccions periòdiques –fetes al maig, juliol i setembre de 2013– a la mateixa ubicació. Es van mostrejar un total de 10 punts, la situació dels mateixos es pot veure a la Figura 3.



Figura 3. Imatge aèria del llac Enol amb els punts de mostreig marcats segons el tipus de substrat (Procedència: Google Earth).

El procediment de recol·lecció consisteix en remoure el substrat amb els peus o mans, recollint el material suspès temporalment durant 60 segons, amb la susdita xarxa (Figura 4 A). Les pedres grosses o altres materials voluminosos que es poguessin afegir, van ser netejats dins la xarxa per tal d'evitar perdre els organismes fixats a les mateixes.

Per a la conservació de les mostres s'ha fet servir pots de plàstic de tancament hermètic –250 mil·lilitres–, i vials de plàstic per recollir organismes d'especial interès – per exemple, individus adults–. Els pots s'han etiquetat i identificat mitjançant codis específics segons el numero de campanya, el punt de recol·lecció i les característiques afegides de l'àrea. Posteriorment, s'han condicionat pel transport, conservació i posterior anàlisis al laboratori. El conservant utilitzat ha estat tant el formol –4%– com l'etanol –96%–.



Figura 4. Mètodes de mostreig i tractament del material: Recol·lecció de substrat –A–. Lloc de treball i manipulació de mostres al laboratori –B i C–.

Tractament de les mostres al laboratori

L'excés de formol i sediment fa necessari un rentat de la mostra i, si el material resultant ha tingut un excés de volum, s'ha fraccionat la mostra segons un determinat criteri: cada mostra ha de contenir un mínim de 500 individus totals, tot i ser necessari ajuntar varies fraccions. El nombre d'individus per mostra s'estima multiplicant el valor

obtingut per la relació entre les fraccions totals i les fraccions triades. Han calgut dipòsits on emmagatzemar el sobrant del producte fixador (com formol 4%), una aigüera on realitzar el rentat, una màscara de filtre i guants protectors, per evitar el contacte directe amb els vapors de formol.

En segon lloc es va procedir a la identificació d'individus i la classificació taxonòmica fins a nivell de família –en la majoria de taxons– o fins a nivell de gènere –en taxons d'especial interès–, mitjançant una lupa binocular, pinces entomològiques, plaques de Petri, vials petits i hermètics per conservar organismes, material d'etiquetatge resistent a l'alcohol, etanol al 70% i guies de classificació (Tachet et al., 2010) (Figures 4 B i C).

Anàlisi de dades

S'han realitzat dues transformacions de dades d'**abundància absoluta** per mostra: a) les **abundàncies relatives** –%– de cada taxó i b) l'**escala logarítmica** – $\log(x+1)$ –. El tractament de les dades s'ha fet mitjançant tècniques paramètriques d'anàlisi de variància (ANOVA) –programa estadístic *STATGRAPHICS Plus*– per tal de contrastar mitjanes. L'anàlisi s'ha dut a terme per dades de substrat i per dades de campanya –transformades per $\log(x+1)$ – per avaluar les variàncies dintre d'aquests factors. A més, s'ha utilitzat el mètode Duncan per comparar el contrast de mitjanes dos a dos i determinar homogeneïtat i diferències entre grups de dades. Tant els anàlisis ANOVA com Duncan s'han calculat amb un nivell de significació del 5% i probabilitat de no error de 95%.

També s'ha determinat valors de diversitat mitjançant Índex de Shannon-Wiener a partir de riquesa taxonòmica, abundància relativa, abundància total d'individus per taxó i valors d'abundància total d'individus per mostra.

Finalment s'ha realitzat un Anàlisi de Components Principals (PCA) –programa estadístic *PAST 3.04*–, que ha permès reduir la dimensió de variables generant nous factors resultants d'una combinació lineal de les variables.

RESULTATS

La caracterització dels mesohàbitats s'ha fet segons el tipus de substrat dominant en la mostra: sediment fi (<5cm), pedres (5-20cm) i blocs (>20cm) (Figura 5). Tot i la presència de diferents substrats en alguns punts de mostreig sempre hi ha predomini d'un respecte els altres, la caracterització s'ha fet d'acord amb el substrat dominant en cada punt. El percentatge de cada un dels tipus de substrat a cada punt es pot veure a la Taula 1.

Taula 1. Coordenades dels punts de mostreig. Profunditat i descripció d'hàbitats.

Mostra	Coordenades		Z(m)	Hàbitat	Hàbitat dominant
	Latitud	Longitud			
ENOL - LIT1	43°16.240'N	4°59.376'W	0,4	70%Pedres, 20% Blocs, 10% Graves	Pedres
ENOL - LIT2	43°16.261'N	4°59.370'W	0,4	75% Sediment fi, 20% <i>Potamogeton</i> , 5% <i>Chara</i>	Sediment
ENOL - LIT3	43°16.294'N	4°59.336'W	0,4	100% Blocs	Blocs
ENOL - LIT4	43°16.354'N	4°59.316'W	0,4	80% Pedres, 10% Blocs, 10% Graves	Pedres
ENOL - LIT5	43°16.427'N	4°59.341'W	0,1	80% Grava, 10% Pedres, 10 %Blocs	Grava
ENOL - LIT6	43°16.417'N	4°59.390'W	0,4	100% Blocs	Blocs
ENOL - LIT7	43°16.413'N	4°59.552'W	0,4	100% Blocs	Blocs
ENOL - LIT8	43°16.406'N	4°59.590'W	0,4	80% Sediment fi, 20% <i>Potamogeton</i>	Sediment
ENOL - LIT9	43°16.347'N	4°59.679'W	0,2	90% Pedres, 10% Algues filamentoses	Pedres
ENOL - LIT10	43°16.264'N	4°59.591'W	0,4	90% Sediment, 5% <i>Potamogeton</i> , 5% <i>Chara</i>	Sediment

Dels deu punts caracteritzats, tres estan dominats per blocs (punts 3, 6 i 7), tres per pedres (punts 1, 4 i 9) i tres per sediment (punts 2, 8 i 10). Únicament en un punt dominen les graves (punt 5). Els macròfits han estat poc abundants i només apareixen en les tres mostres on domina el sediment (punts 2, 8 i 10) i en cap cas han representat més del 25% de cobertura, essent *Potamogeton* més abundant que *Chara*. Només de forma anecdòtica s'han trobat algues filamentoses en una mostra (punt 9) dominada per pedres (Taula 1) (Figura 5).

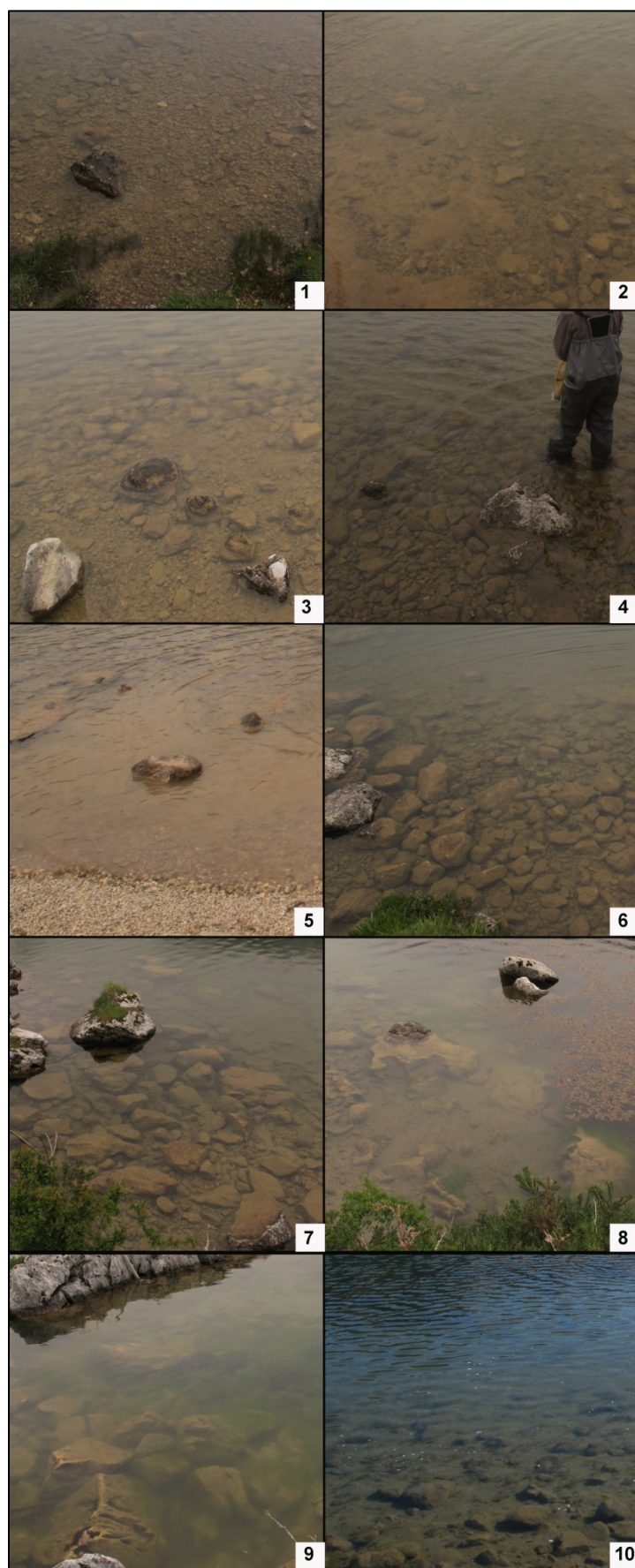


Figura 5. Punts de mostreig. Mesohàbitat dominat per sediment fi –2, 8, 10–. Mesohàbitat dominat per grava –5–. Mesohàbitat dominat per pedres –1, 4, 9–. Mesohàbitat dominat per blocs –3, 6, 7–.

Taula 2. Llistat de famílies trobades al llac Enol (maig, juliol, setembre 2013).

Phyllum	Classe	Ordre	Taxó
Nemata		Nematoda	*
Annelida	Clitellata	Oligochaeta	*
		Rhynchobdellida	Glossiphoniidae*
Mollusca	Gastropoda	Basommatophora	Ancylidae*
			Lymnaeidae Planorbidae
	Bivalva	Veneroida	Pisidium*
Arthropoda	Maxillopoda	Copepoda	*
		Cladocera	*
	Insecta	Ephemeroptera	Baetidae*
			Caenidae*
			Leptophlebiidae*
		Odonata	Aeshnidae
			Coenagrionidae*
			Gomphidae
		Heteroptera	Corixidae*
			Veliidae
		Megaloptera	Sialidae*
		Lepidoptera	
		Coleoptera	Chrysomelidae
			Dytiscidae
			Elmidae
			Haliplidae*
			Hydrophilidae
		Tricoptera	Brachycentridae
			Calamoceratidae
			Glossosomatidae
			Hydroptilidae
			Leptoceridae*
			Limnephilidae
			Polycentropodidae*
			Psychomiidae*
		Diptera	Ceratopogonidae
			Chironomidae*
			Tabanidae
	Arachnida	Acariformes	
	Entognatha	Collembola	

* Taxons trobats a les tres campanyes



Figura 6. Nematoda –A–, Oligochaeta –B–, Glossiphoniidae –C–, Ancyliidae –D–, Lymnaeidae –E–, Planorbiidae –F–, Pisidium –G–, Cladocera –H– i Copepoda –I–. *

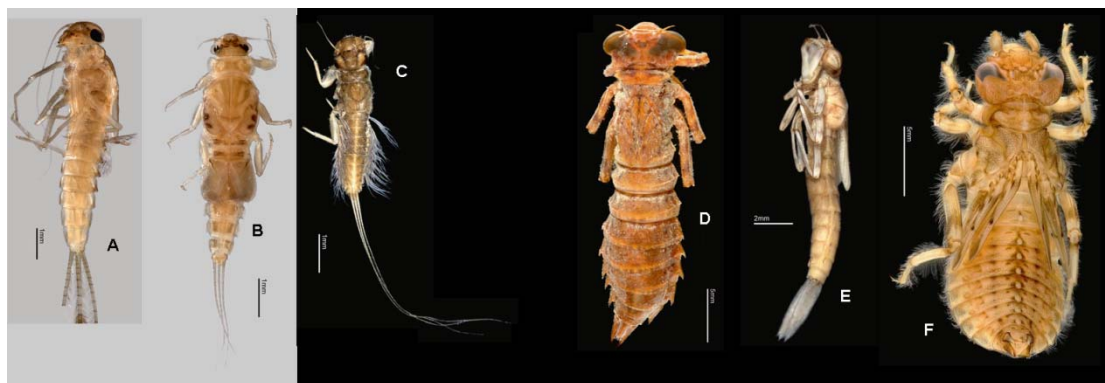


Figura 7. Baetidae –A–, Caenidae –B–, Leptophlebiidae –C–, Aeshnidae –D–, Coenagrionidae –E– i Gomphidae –F–. *

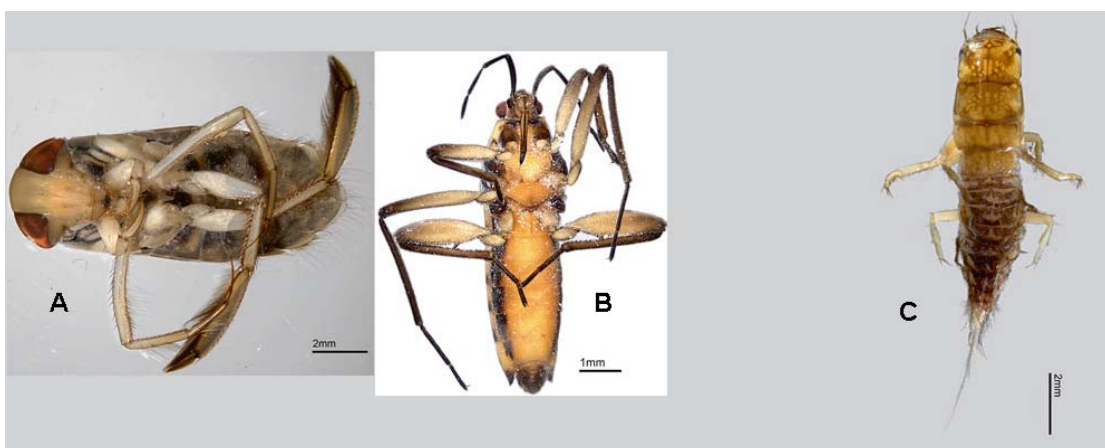


Figura 8. Corixidae –A–, Veliidae –B– i Sialidae –C–. *

*Imatges procedents de Identification Guide of Freshwater Macroinvertebrates of Spain. Osoz (2011).

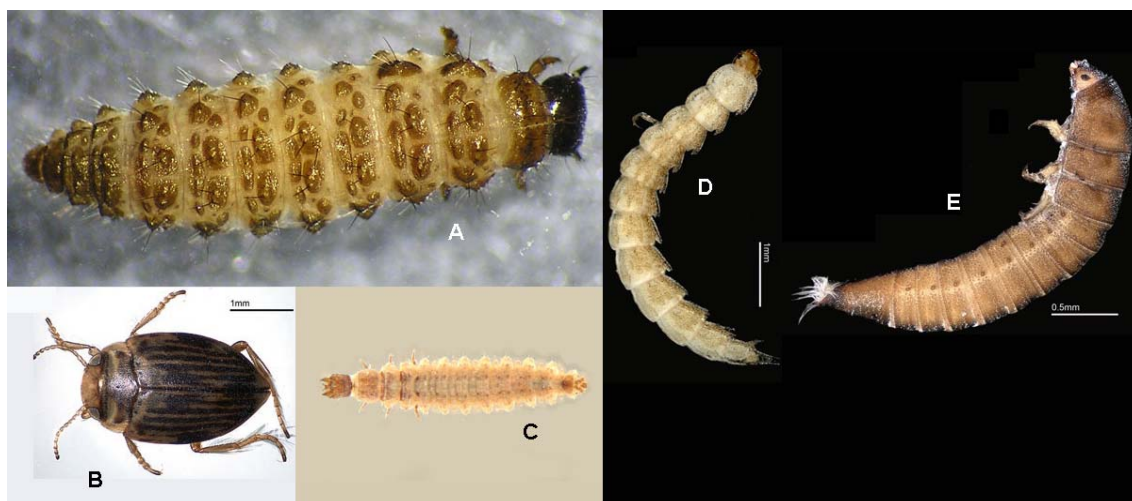


Figura 9. Chrysomelidae –A–, Dytiscidae –B–, Hydrophilidae –C–, Haliplidae –D– i Elmidae –E–. *

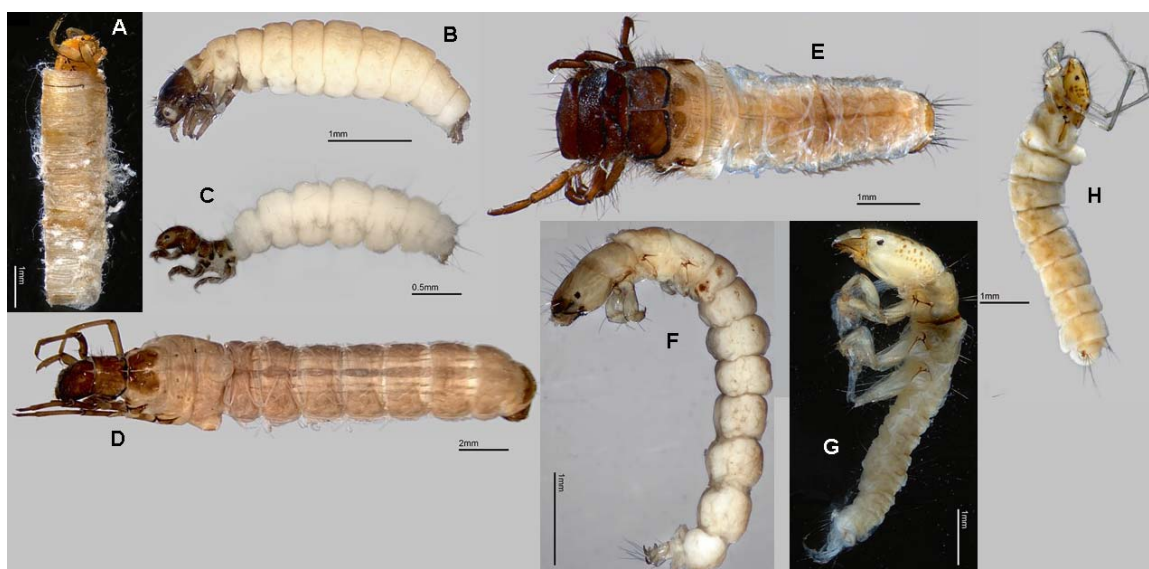


Figura 10. Brachycentridae –A–, Glossosomatidae –B–, Hydroptilidae –C–, Calamoceratidae –D–, Limnephilidae –E–, Psychomyiidae –F– i Polycentropodidae –G–. *

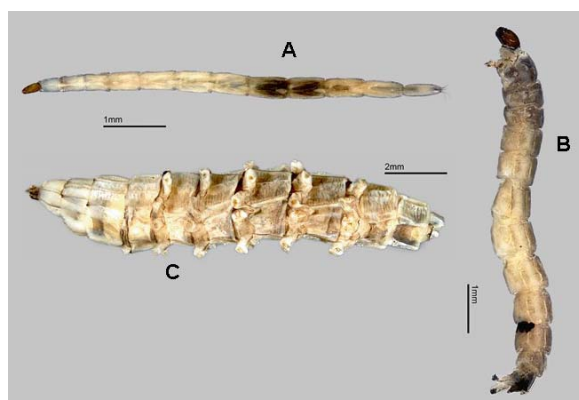


Figura 11. Ceratopogonidae –A–, Chironomidae –B– i Tabanidae –C–. *

*Imatges procedents de Identification Guide of Freshwater Macroinvertebrates of Spain. Oscoz (2011).

En el conjunt de campanyes (maig, juliol i setembre 2013) s'han classificat i identificat al litoral del llac Enol un total de 120628 individus pertanyents a 37 taxons de macroinvertebrats (Taula 2) (Figures 6, 7, 8, 9, 10, 11). Els microcrustàcis (Copepoda i Cladocera) tot i ser nombrosos no s'han considerat a l'hora d'analitzar les dades ja que una bona part són de mida massa petita per a garantir una bona recol·lecció dels mateixos amb la xarxa de 250 micres. Així mateix, els taxons Acari i Collembola, per la seva poca presència, han estat exclosos de l'anàlisi. Finalment, el nombre de taxons fets servir per a l'anàlisi de dades a les tres campanyes es similar (25, 24 i 22 al maig, juliol i setembre respectivament) i 18 s'han trobat a totes les campanyes (Annex Taules A1 i A2). La riquesa de taxons ha estat semblant en tots els punts de mostreig (Taula 3) (Annex Taula A3).

Taula 3. Riquesa de taxons (S), número d'individus per mostra (N) i Índex de Shannon-Wiener (H') a les mostres recollides al litoral del llac Enol (N=120628).

Campanya	Substrat	S	N*	H'
maig (1)	Sediment	14	2242	1,13
	Pedra	20	3882	1,49
	Bloc	18	1674	1,39
juliol (2)	Sediment	21	3997	0,67
	Pedra	17	3231	1,32
	Bloc	17	988	1,22
setembre (3)	Sediment	19	5301	1,19
	Pedra	18	5398	1,42
	Bloc	18	2798	1,42

* Mitjanes de les tres rèpliques de cada substrat

Mitjançant el programa estadístic Statgraphics s'ha realitzat un anàlisi –ANOVA 2 factors– per determinar diferències entre substrats i campanyes a partir de dades de riquesa taxonòmica. Tant l'efecte del factor campanya com el factor substrat no mostren diferències significatives ja que els p-valors són superiors a 0,05 (0,365 i 0,0566 respectivament). Les Figures 12 i 13 mostren un augment de la riquesa taxonòmica progressiu al llarg de les tres campanyes i també que el substrat amb major riquesa de taxons és la pedra.

S'ha realitzat un anàlisi –ANOVA 2 factors– per determinar diferències entre substrats i campanyes mitjançant dades d'abundància absoluta –transformades per $\log(x+1)$ (Figura 14) (Annex Taules A4 i A5). –. En aquest cas el factor campanya mostra un p-valor de 0,0498 i el factor substrat un altre de 0,0312. La qual cosa permet considerar significatius ambdós factors, si considerem el nivell de significació en 0,05 (Figures 14 i 15).

També s'ha fet contrast de dades de subgrups mitjançant el mètode Duncan. En el cas de factor campanya (Figura 15), s'observen diferències significatives entre les campanyes 1 i 3 (maig i setembre) i entre les campanyes 2 i 3 (juliol i setembre), però no s'observen entre les campanyes 1 i 2 (maig i juliol). En el cas del factor substrat (Figura 16), s'observen diferències significatives entre bloc i pedra, i entre pedra i sediment però no entre bloc i sediment.

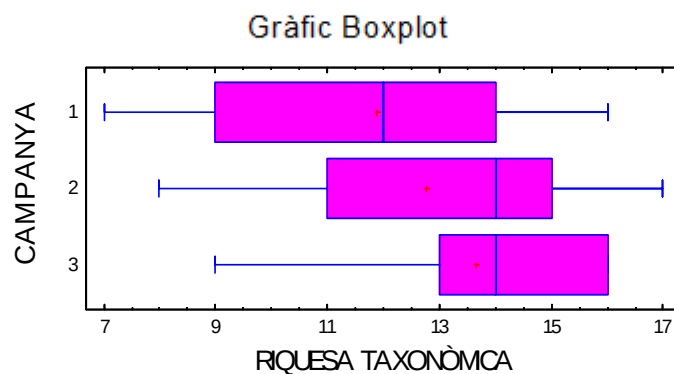


Figura 12. Valors mínim i màxim, percentils i mitjana aritmètica de riquesa taxonòmica en cada campanya (maig, juliol i setembre 2013).

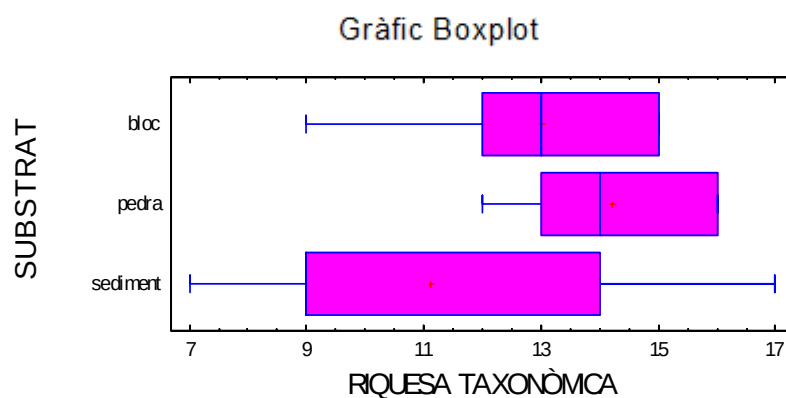


Figura 13. Valors mínim i màxim, percentils i mitjana aritmètica de riquesa taxonòmica en cada substrat (maig, juliol i setembre 2013).

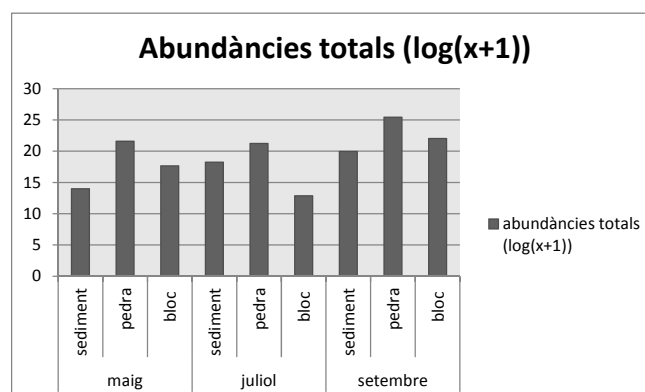


Figura 14. Abundàncies totals transformades a $\log(x+1)$ de cada sediment en cada campanya.

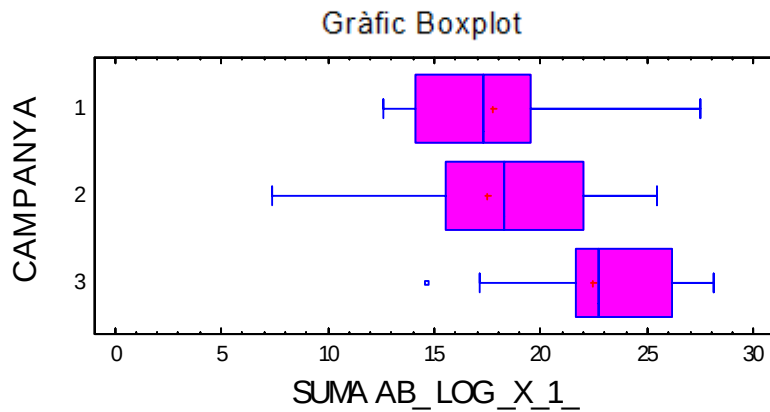


Figura 15. Valors mínim i màxim, percentils i mitjana aritmètica d'abundàncies totals (transformació log (x+1)) de cada campanya (maig, juliol i setembre 2013).

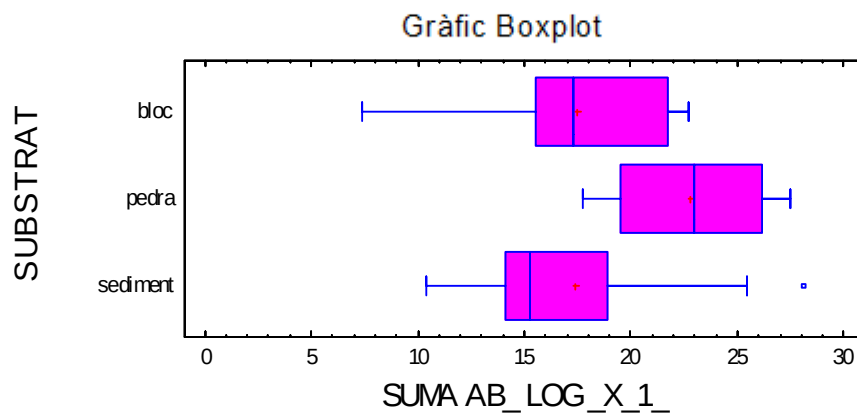


Figura 16. Valors mínim i màxim, percentils i mitjana aritmètica d'abundància total (transformació log(x+1)) en cada substrat (sediment, pedra i bloc).

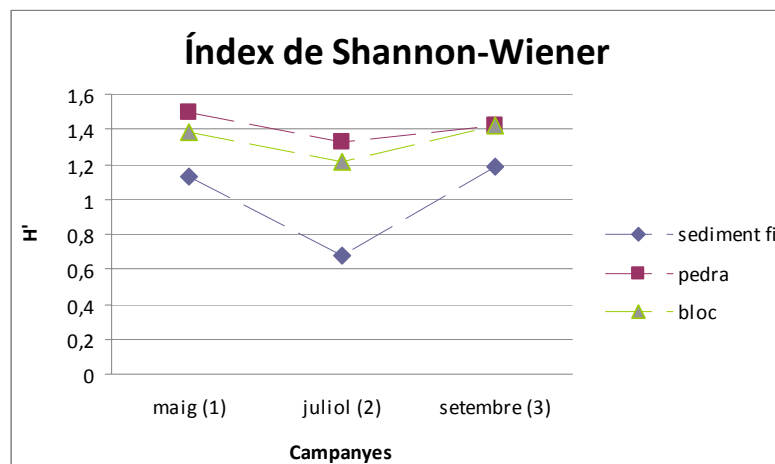


Figura 17. Índex de Shannon-Wiener de cada substrat en les tres campanyes (maig, juliol i setembre 2013).

La diversitat mesurada com a Índex de Shannon-Wiener mostra variacions entre substrats i campanyes (Taula 3). S'observa menors diversitats al juliol (1,073) i recuperació d'aquesta al setembre (1,344), de manera que els valors de cada substrat al maig (1,338) i al setembre (1,344) són semblants (Figura 17). Els valors més alts es troben en pedra (1,415) seguida de bloc (1,342) i els valors més baixos a sediment fi (0,998). També és en sediment fi on s'observa major disminució de diversitat al juliol.

Els taxons més abundants i freqüents són Chironomidae, Oligochaeta, Corixidae, Caenidae, Leptophlebiidae, Leptoceridae, Baetidae i Polycentropodidae (Taula 4). Aquests representen més del 95% de l'abundància de cada campanya mentre que els altres 25 taxons trobats s'engloben dintre del 5% restant (Taules 5 i 6). A les Figures 18 i 19 es mostren les abundàncies d'aquests taxons respecte la campanya i el substrat. La dispersió de les dades és molt elevada i per tant les desviacions típiques són altes.

Taula 4. Classificació de taxons per freqüència. Freqüents abundants: present en més de dos punts de mostreig amb més de 2% d'abundància relativa total. Freqüents poc abundants: present en més de dos punts de mostreig amb menys de 2% d'abundància relativa. Poc freqüents: present en menys de dos punts de mostreig.

	Freqüència		
	Freqüents_abundants	Freqüents_poc abundants	Poc freqüents
taxons	Oligochaeta	Nematoda	Chrysomelidae
	Corixidae	Glossiphoniidae	Dytiscidae
	Baetidae	Haliplidae	Elmidae
	Caenidae	Hydrophillidae	Saturniidae
	Leptophlebiidae	Sialidae	Gomphidae
	Chironomidae	Veliidae	Tabanidae
	Leptoceridae	Aeshnidae	Calamoceratidae
	Polycentropodidae	Coenagrionidae	Lymnaeidae
		Ceratopogonidae	Planorbiidae
		Glossosomatidae	
		Hydroptilidae	
		Limnephilidae	
		Brachycentridae	
		Psychomiidae	
		Ancylidae	
		Pisidium	

Taula 5. Mitjanes aritmètiques (X) i desviacions típiques dels taxons més freqüents i abundants a cada campanya (Maig, Juliol i Setembre). (N = 100169 individus). (Annex Figura A1).

Taxons	Abundàncies %					
	X Maig		X Juliol		X Setembre	
Oligochaeta	33,58	± 21,57	7,75	± 6,49	16,32	± 9,03
Corixidae	10,02	± 7,23	4,97	± 4,35	1,52	± 1,28
Baetidae	1,08	± 0,84	0,14	± 0,17	0,96	± 0,72
Caenidae	25,47	± 17,69	15,48	± 12,14	38,06	± 19,92
Leptophlebiidae	1,59	± 1,23	0,90	± 1,23	2,60	± 2,26
Chironomidae	25,81	± 14,833	65,11	± 18,57	35,08	± 15,18
Leptoceridae	0,35	± 0,75	1,16	± 0,93	1,55	± 0,89
Polycentropodidae	0,25	± 0,21	0,84	± 0,9	0,80	± 0,89
TOTAL	98,15	± 64,353	96,35	± 44,78	96,89	± 50,17

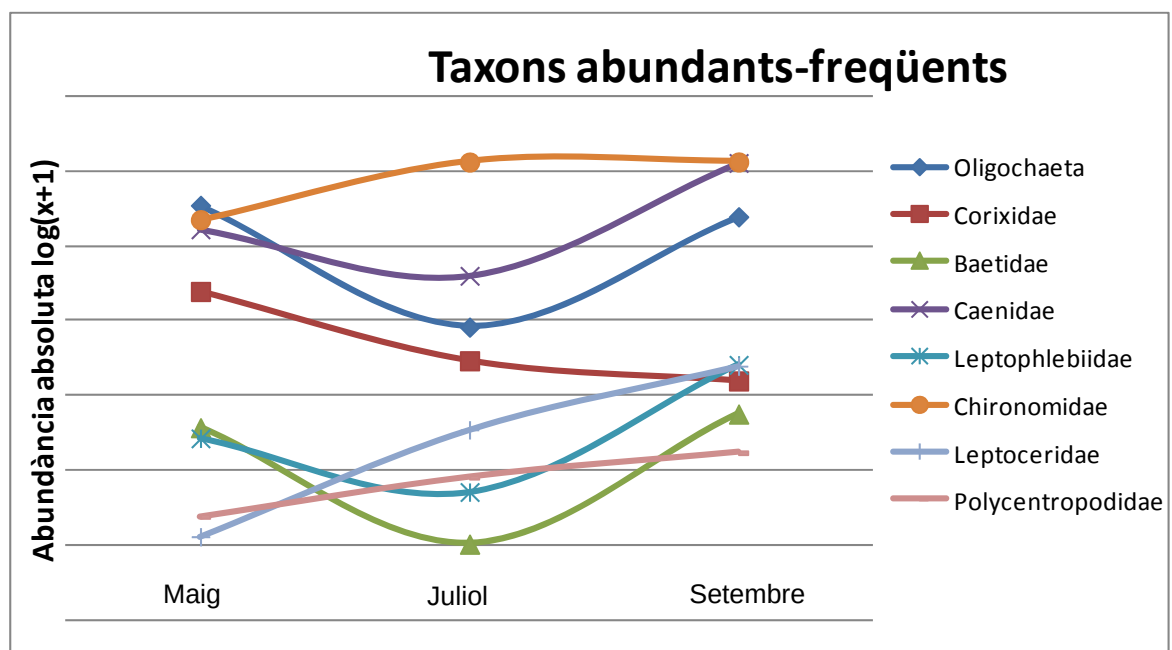


Figura 18. Abundància absoluta $-\log(x+1)$ – dels taxons abundants i freqüents en les campanyes de maig –1–, juliol –2– i setembre –3–.

Taula 6. Mitjanes aritmètiques (X) i desviacions típiques dels taxons més freqüents i abundants a cada substrat (Sediment, Pedra i Bloc). (N = 100169 individus). (Annex Figura A2).

Taxons	Abundàncies %					
	X Sediment		X Pedra		X Bloc	
Oligochaeta	28,20	± 24,61	18,30	± 9,99	11,15	± 10,39
Corixidae	4,17	± 4,36	7,55	± 8,57	4,79	± 3,78
Baetidae	1,04	± 0,8	0,33	± 0,29	0,82	± 0,91
Caenidae	13,37	± 19,28	32,98	± 16,19	32,66	± 15,1
Leptophlebiidae	0,29	± 0,7	2,86	± 1,98	1,94	± 1,23
Chironomidae	50,52	± 29,32	32,16	± 19,88	43,32	± 17,24
Leptoceridae	0,56	± 0,6	1,35	± 1,24	1,15	± 0,89
Polycentropodidae	0,07	± 0,15	0,85	± 0,74	0,98	± 0,89
TOTAL	98,22	± 79,82	96,38	± 58,88	96,81	± 50,43

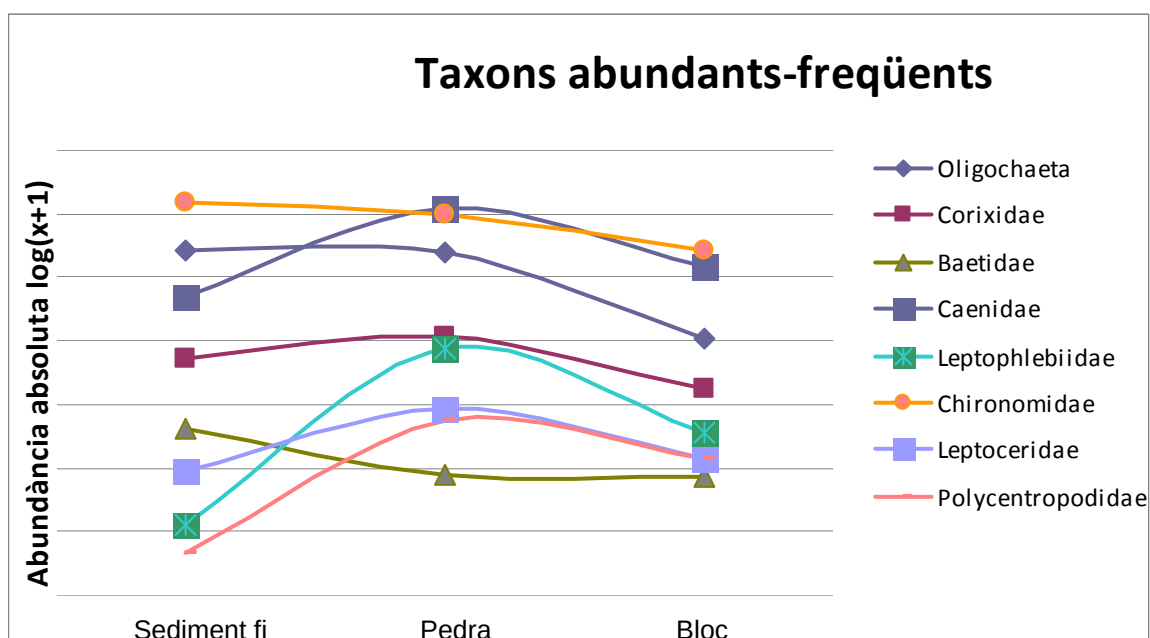


Figura 19. Abundància absoluta $-\log(x+1)$ – dels taxons abundants i freqüents en els substrats: sediment –1–, pedra –2– i bloc –3–.

El nivell taxonòmic de família engloba un conjunt de subnivells amb molta variabilitat de possibles hàbitats i formes de vida, per tant, les famílies més abundants d'Efemeròpters i Heteròpters es van classificar fins a nivell de gènere. En la família Caenidae es van trobar únicament representants del gènere *Caenis* (Figura 20 A) i en la família Baetidae, del gènere *Cloeon* (Figura 20 B). En el cas de Leptophlebiidae, s'ha observat majoritàriament *Thraulius bellus* (Figura 21 A) i pocs individus del gènere *Habrophlebia* (Figura 21 B). Referent als heteròpters, la totalitat dels individus

pertanyents a la família Corixidae es van classificar com a *Micronecta* (Figura 22 A) (Annex Taula A6 i A7). Al no disposar d'informació més detallada de tots els taxons estudiats, els anàlisis no han contemplat el nivell taxonòmic de gènere.

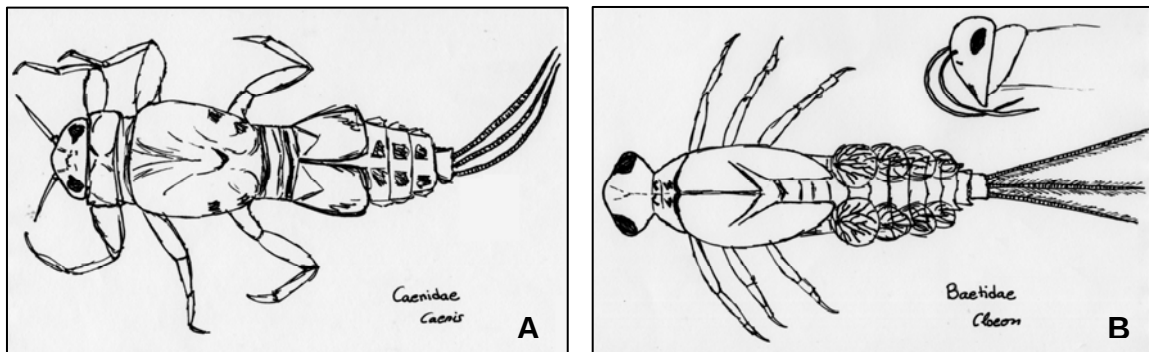


Figura 20*. Caenidae gènere *Caenis* –A– i Baetidae gènere *Cloeon* –B–.

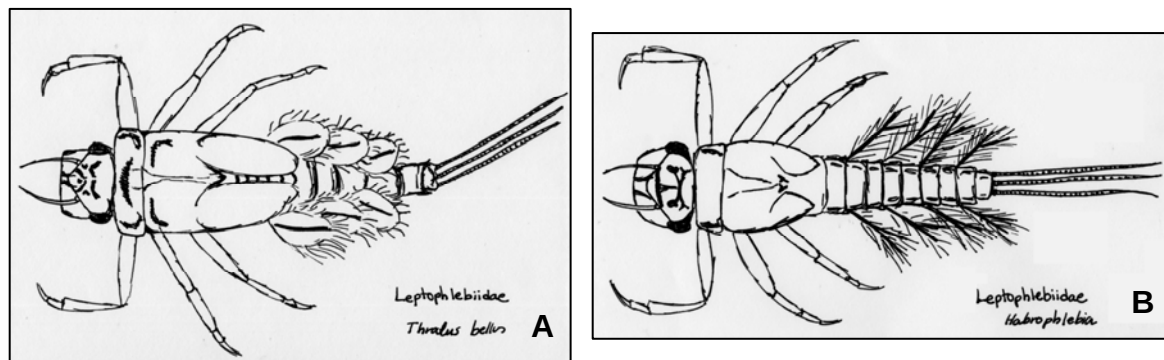


Figura 21*. Leptophlebiidae espècie *Thraulius bellus* –A– i Leptophlebiidae gènere *Habrophlebia* –B–.

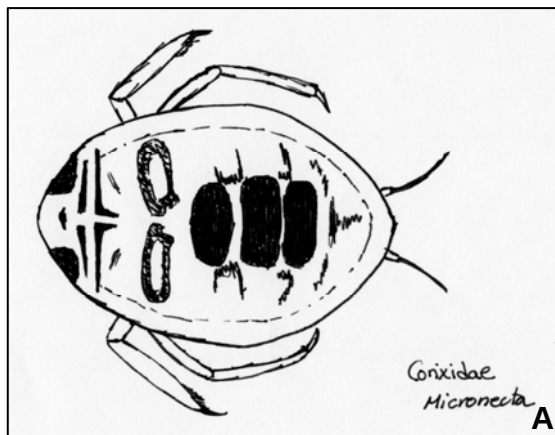


Figura 22*. Corixidae gènere *Micronecta* –A–.

* Figures d'elaboració pròpia

Per analitzar de forma conjunta l'estructura de la comunitat de macroinvertebrats s'ha realitzat un Anàlisi de Components Principals (PCA) –programa estadístic PAST 3.04–. Per dur-lo a terme s'han seleccionat els taxons presents en més de dos punts de

mostreig amb més del 2% d'abundància relativa total, és a dir, els caracteritzats com a Freqüents i Abundants (Taula 4).

Dels 8 components principals analitzats, els dos primers expliquen el 78,31 % de la variància (51,84 i 26,47 % respectivament) (Taula 7) i són els què, per tal de situar les mostres en un pla, utilitzem com a eixos (Taula 8).

Taula 7. Components principals (PC). Valors propis i % de variància descrita.

PC	Valors propis	% variància
1	110.424	51.84
2	0.563917	26.474
3	0.285815	13.418
4	0.101719	47.753
5	0.0381302	17.901
6	0.0241025	11.315
7	0.0120714	0.56671
8	0.000105858	0.0049696

Taula 8. Valors propis de les mostres en els dos eixos de Components Principals seleccionats.

Mostra	Coordenades	
	Eix 1	Eix 2
SED-1	-14.995	11.844
PED-1	0.4459	11.983
BLOC-1	-0.060026	0.20537
SED-2	-0.92345	-0.49541
PED-2	0.60043	-0.99136
BLOC-2	-0.95868	-17.534
SED-3	-0.087667	0.88025
PED-3	16.454	-0.025829
BLOC-3	0.83761	-0.20234

El component 1 (51,84% de variància) mostra les diferències originades segons el tipus de substrat, d'esquerra a dreta de l'eix trobem sediment (SED), blocs (BLOC) i pedra (PED) (Figura 23 i 24). Observem com els taxons Leptophlebiidae i Caenidae estan més associats a substrat pedra, mentre que Leptoceridae i Polycentropodidae estan associats a bloc. Tant Oligochaeta com Baetidae es situen sobretot a la zona de

sediment, i pel que fa a Chironomidae i Corixidae no presenten preferències (al nivell taxonòmic identificat) per un substrat concret.

El component 2 (26,48% de variància) sembla indicar canvis estacionals que es succeeixen en l'abundància dels taxons dominants (Figura 23 i 25). Observem com la majoria de taxons es mouen en valors positius del segon eix on trobem les campanyes 1 i 3. Per altra banda, la campanya 2 queda en valors negatius del eix relacionada amb els taxons Leptoceridae i Polycentropodidae.

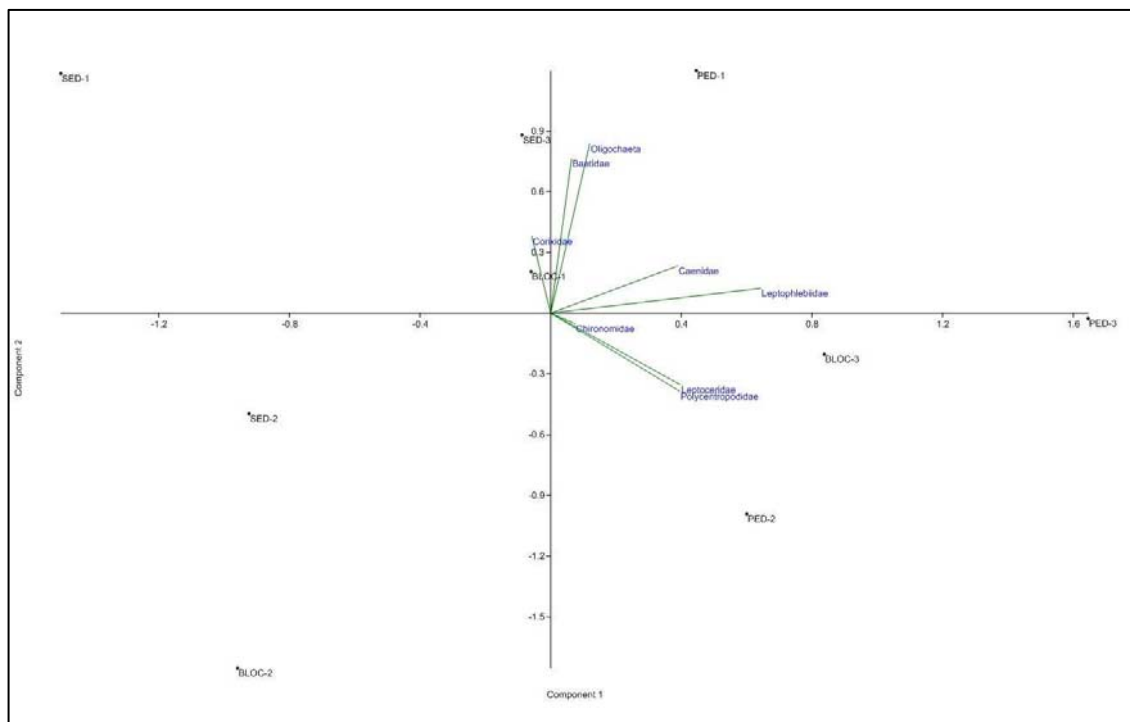


Figura 23. PCA, Anàlisi dels dos components principals amb macroinvertebrats freqüents i abundants, i amb substrats de sediment, pedra i bloc de cada campanya (Annex Figura A3).

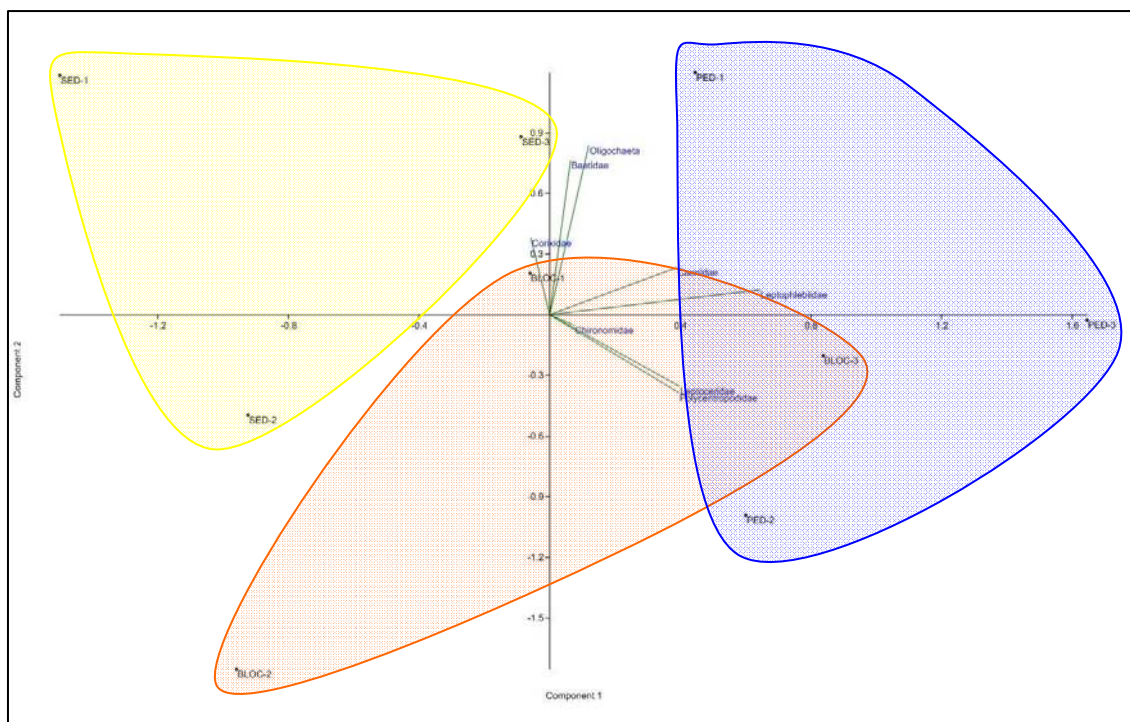


Figura 24. PCA, Anàlisi dels dos components principals amb macroinvertebrats freqüents i abundants, i amb substrats de sediment, pedra i bloc de cada campanya. S'han encerclat les mostres corresponents a cada substrat (Annex Figura A4).

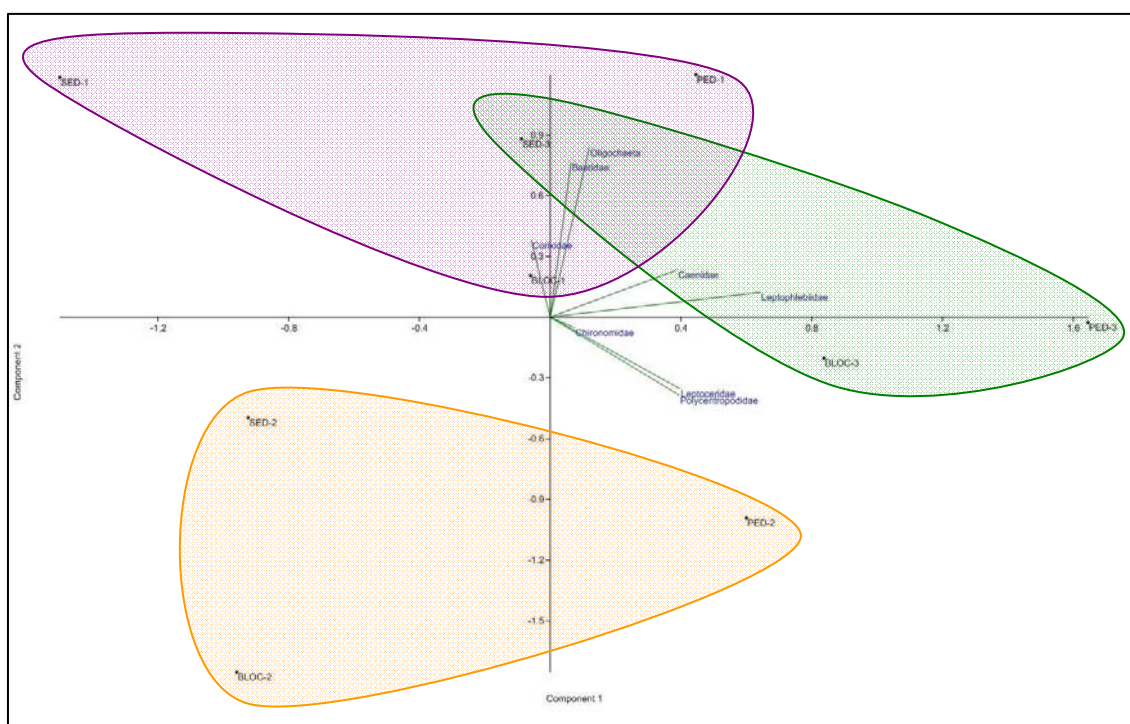


Figura 25. PCA, Anàlisi dels dos components principals amb macroinvertebrats freqüents i abundants, i amb substrats de sediment, pedra i bloc de cada campanya (Annex Figura A5).

DISCUSSIÓ

La **primera hipòtesis** formula que la composició i estructura del substrat condiciona la comunitat de macroinvertebrats –tant en termes qualitatius com quantitatius–. L'estudi realitzat confirma la hipòtesis, ja que, tot i havent gran nombre de taxons que es repeteixen en tots tres substrats, hi ha força diferència d'abundància i composició en cada un d'ells.

Tot i no havent fet servir els mateixos paràmetres –sediment, pedra, bloc– que en el present treball, molts autors han estudiat i analitzat les relacions entre comunitat de macroinvertebrats i els paràmetres ambientals. Per exemple James et al. (1988) associen els organismes detritívors –Oligoquets i alguns Quironòmids– amb sediments sota macròfites rics en matèria orgànica, mentre que Efemeròpters i alguns Tricòpters –Hydroptilidae– estan relacionats amb substrats durs com per exemple pedres. El mateix troben Rieradevall i Real (1994). Per James et al. (2000), la biomassa de detritus és un factor de gran importància en la organització de macroinvertebrats: es relaciona positivament amb la presència i abundància d'Oligoquets i Tricòpters, i negativament amb la d'Efemeròpters i Plecòpters. El mateix autor associa els taxons d'Efemeròpters i Plecòpters amb zones de substrats grollers i els Quironòmids i Oligoquets, amb sediments fins. Alhora, Odonats i Tricòpters es relacionen positivament amb biomassa de macròfites.

Els resultats obtinguts en el present treball de camp confirmen els publicats en els mencionats estudis, ja que, en referència al substrat, les famílies trobades al llac Enol es comporten d'igual manera que les descrites pels autors citats en el paràgraf anterior.

En aquest estudi, els hàbitats dominats per pedra han presentat les màximes abundàncies d'individus, essent els taxons més abundants els Quironòmids, Oligoquets i Cènids. En una guia d'identificació de macroinvertebrats aquàtics d'Espanya, en referència a rius de baix corrent i d'aigües estancades, Oscoz (Oscoz et al., 2011) ho atribueix a que són ambients en els que es produeix un menor grau d'anòxia en períodes càlids.

La nostra **segona hipòtesis** és que els canvis estacionals donen lloc a canvis estructurals de les comunitats, tant en presència/absència com en augment/disminució de taxons. L'estudi realitzat mostra que gran part dels taxons es repeteixen en les tres campanyes i que l'abundància i riquesa d'aquests varia en funció de l'estació de l'any estudiada, essent major l'abundància al setembre. Els taxons més abundants en totes tres campanyes són Quironòmids, Oligoquets i Cènids.

El fet que l'abundància baixi en molts dels nostres taxons a la segona campanya i es recuperi a la tercera, podria ser degut a la dinàmica poblacional dels organismes. Per exemple, certs taxons poden haver emergit com adults i això es reflecteix amb un decreixement de la densitat de les seves formes juvenils. En el nostre cas, s'ha observat que de maig a juliol ha augmentat la riquesa taxonòmica i ha disminuït bruscament l'abundància en molts dels taxons presents; mentre que de juliol a setembre la riquesa taxonòmica s'ha mantingut mentre que l'abundància ha augmentat notablement en molts dels taxons. Els Efemeròpters –Baetidae, Caenidae i Leptophlebiidae– tenen dos punts de màxima abundància i un de mínima en l'estació més càlida. Per als Heteròpters –Corixidae–, hi ha un punt de màxima abundància a la primavera i un decreixement a les següents estacions. Els Tricòpters –Leptoceridae i Policentropodidae– tenen mínima abundància a la primavera, però aquesta va en augment fins a la tardor. Per últim, els Dípters més freqüents –Chironomidae– mantenen una abundància estable, amb tendència a l'alça de cara a la tardor.

Diferents investigadors han estudiat els cicles de vida dels macroinvertebrats aquàtics relacionant-los amb l'estacionalitat, que a la zona temperada implica relació directa amb la temperatura. (Clifford, 1982; Brittain, 1982; Soler i Puig, 1999 –Caenidae–; Riaño, 1998 –Leptophlebiidae– ; Degrange, 1957 –Baetidae– ; Landa, 1968 –Baetidae– ; Young et al., 1965 –Corixidae– ; Velasco et al., 1990 –Corixidae– ; Resh & Rosenberg, 1984 –Leptoceridae i Policentropodidae– ; Vallenduuk & Moller-Pilot, 2007 –Chironomidae– ; entre altres). Clifford (1982), sosté que moltes de les espècies de macroinvertebrats de les regions temperades tenen cicles vitals univoltins o semivoltins segons la seva duració respecte el cicle anual–, i períodes reproductius estacionals –amb l'emergència de l'adult i la posta d'ous restringides a un breu període altament sincronitzat–. Així, relaciona l'augment de població puntual amb el moment concret d'eclosió d'ous i la disminució de la població en època favorable, amb l'emergència dels adults.

En el nostre cas, les dades suggereixen que alguns taxons serien univoltins (els que van augmentant la seva abundància durant l'any), altres serien bivoltins (els que disminueixen la seva abundància a l'estiu per emergència i després l'augmenten per la posta d'ous i eclosió de noves larves), mentre que alguns són possiblement multivoltins (moltes generacions) amb eclosió continuada, com seria el cas d'alguns Quironòmids.

La temperatura superficial del llac oscil·la entre els 9,5 °C els 22 °C de maig a juliol, i disminueix fins a 19 °C al setembre. Aquestes temperatures són prou altes per allargar l'època favorable, permetent més d'una generació per any. Els mateixos taxons trobats en llacs més nòrdics –i freds–, poden tenir cicles de vida més llargs i menor numero de

generacions per any o fins i tot una generació cada dos o tres anys. La temperatura favorable incrementa també la biodiversitat. Els 37 taxons trobats al llac Enol si els comparem, per exemple, als diferents ambients analitzats per Johnson et al. (2004) a Suècia en un gradient latitudinal –i de temperatura– tenint menor riquesa taxonòmica en ambients més freds ($S=9$) i major riquesa en ambients més càlids ($S=17$) però queden lluny dels 37 que hem trobat nosaltres.

Per poder relacionar les oscil·lacions d'abundància i riquesa amb els cicles vitals, s'haurien de conèixer amb detall els cicles de cada taxó i, a més, augmentar el detall del nivell taxonòmic d'estudi a gènere o espècie. La presència/absència d'exúvies i la presència/absència d'ous amb la disminució/augment d'individus també seria una bona indicació dels canvis fenològics de les diferents espècies. Les nostres observacions únicament permeten anunciar que, al ser un llac del sud d'Europa, poden haver diverses generacions a l'any.

L'abundància elevada de certs grups es pot deure a la moderada eutròfia del llac, deguda a l'entrada de dejeccions ramaderes, a finals de primavera i estiu. Al maig hi ha màxim oxigen dissolt a la superfície que es relacionaria amb poca presència de matèria orgànica i temperatura baixa; mentre que al juliol, principalment, i al setembre la quantitat d'oxigen dissolt és inferior, fet que es relacionaria amb l'augment de matèria orgànica i l'augment de temperatura. S'ha observat que els Quironòmids, els Leptocèrids i els Policentropòdids semblen afavorits per la presència de matèria orgànica i per la pujada de temperatura –per preferència alimentària i relació amb els cicles vitals d'aquests–, ja que en el mes més càlid augmenten la seva abundància; mentre que Cènids, Leptoflèbids, Bètids, Coríxids –sense preferència alimentària i relació amb els cicles vitals– la disminueixen. El descens dels Oligoquets no és fàcilment explicable, ja que tot i tenir preferència alimentària per matèria orgànica en descomposició, però els cicles vitals de les diferents espècies que s'han trobat poden ser molt complexos.

Hi ha altres llacs d'alta muntanya de la Península Ibèrica que reuneixen condicions semblants a les del llac Enol, com per exemple la lagoa Redonda –situat a la Serra da Estrela–, el llac Redó i el llac Aguiló –situat als Pirineus– que són considerats ultraoligotròfics, amb impacte humà gairebé nul pel difícil accés. En aquests casos, l'aportació humana de matèria orgànica és molt baixa i es veu reflectida en la comunitat de macroinvertebrats existents. Així, Rieradevall i Prat mostren dades d'abundància relativa (%) dels principals grups de macroinvertebrats al litoral dels quatre llacs, durant el juliol de 1993 (Rieradevall i Prat, 2000). Comparant els mesos de juliol dels esmentats llacs –un lleugerament eutròfic i tres ultraoligotròfics–, observem que tant en el llac Enol com en els altres mencionats hi ha clara dominància

de Quironòmids (65,11% –Enol–, 78,54% –Redonda–, 82% –Redó– i 83% –Aguiló–), seguida per la dels Oligoquets (7,75%, 6,7%, 12,5% i 8,8%, respectivament). No es troben Efemeròpters a la Redonda i al Redó, representant únicament el 0,9% a Aguiló i el 16,52% a Enol. Els Odonats representen un 3,5% a Redonda mentre que al Enol i als dos llacs dels Pirineus no superen el 0,4%. Els Heteròpters tenen valors semblants al Enol i a la Redonda (4,97% i 5%, respectivament), mentre no s'hi troben al Redó i són escassos al Aguiló (0,9%). Els Tricòpters tenen valors baixos –entre 0,3% a Redonda i 2% a Enol–. D'altra banda, la riquesa taxonòmica és superior a Redonda (S=41), seguida per Enol (S=37), Aguiló (S=37) i Redó (S=27).

Mendoza (2013), en els seus estudis sobre macroinvertebrats en llacs dels Pirineus, coincideix en que els taxons que dominen les comunitats bentòniques són els Quironòmids i els Oligoquets, considerant-los els grups més prevalents a la comunitat.

CONCLUSIONS

El llac Enol es caracteritza per tenir una riquesa moderada de taxons i una abundància alta d'alguns d'ells. El fet de tenir varietat de substrat a les vores beneficia les comunitats de macroinvertebrats, propiciant una major riquesa taxonòmica. La temperatura i la quantitat de matèria orgànica present, juntament amb les característiques pròpies dels cicles vitals dels taxons, han estat factors determinants dels canvis de les comunitats al llarg de l'any 2013. Sembla que part dels taxons tenen diverses generacions a l'any gràcies a les condicions favorables de temperatura, i que certs taxons augmenten o disminueixen en funció del major o menor profit que són capaços de treure a la matèria orgànica en descomposició. Resulta necessària una classificació taxonòmica més detallada per veure si els canvis que es produeixen tenen a veure amb l'augment o disminució d'algunes espècies respecte a les altres, en especial dels Quironòmids, els organismes dominants.

AGRAÏMENTS

El meu agraïment a la Dra. Maria Rieradevall –tutora d'aquest treball– per la seva generosa dedicació i supervisió durant el període de pràcticum, pels seus consells inicials i la seva tutorització del treball final de Grau. També agrair al Dr. Narcís Prat la seva supervisió i correcció durant el període d'anàlisi, interpretació de les dades i redacció del treball.

No puc menys que agrair al doctorant Pol Tarrats l'ajuda i predisposició, per instruir-me en l'ús de protocols, taxonomia, treball de camp i estadística, i, durant hores i hores sota les lupes, ensenyar-me a gaudir en cada pas del projecte.

També agrair als membres del grup F.E.M., especialment al Dr. Giorgio Pace i als tècnics de laboratori Núria Sánchez i Pau Fortuño, les bones estones passades al laboratori i la seva ajuda, en moments de dubtes taxonòmics.

Finalment, agrair a la meua família el recolzament i paciència durant els anys d'estudi i el suport en les decisions preses, i al meu company, amb qui comparteixo l'interès pel complex món dels sistemes aquàtics continentals.

BIBLIOGRAFIA

Arnaud-Mata, Y. (2009). *Estudio limnológico del lago Ercina: caracterización y evaluación del estado de conservación*. (Prácticum inédito). Universidad Rey Juan Carlos.

Brittain, J. E. (1982). *Biology of mayflies*. R. Entomol. 27: 119-147.

Clifford, H. F. (1982). *Life cycles of mayflies (Ephemeroptera), with special reference to voltinism*. Quaestiones Entomologicae 18: 15-90.

Degrangue, Ch. (1975). *Description de l'adulte et de la nymphe de Baetis dorieri*. Université Grenoble. 48, 49: 17-31.

Farias, P., Jiménez-Sánchez, M., Marquínez, J. (1996). *Nuevos datos sobre la estratigrafía del relleno cuaternario de la depresión de Comeya (Picos de Europa, Asturias)*. Geogaceta. 20(5):1116-1119.

Granados, O., Toro, M. (2000). *Limnología en el Parque Natural de Peñalara: Nuevas aportaciones y perspectivas de futuro*. Actas de los Segundos Encuentros Científicos del Parque Natural de Peñalara y Valle del Páular. Consejería de Medio Ambiente. Madrid. 55-72.

Graynoth, E., Bennett, L. C., Pollard, J. C. (1986). *Diet of landlocked sockeye salmon (Oncorhynchus nerka) and trout in the Waitaki lakes, New Zealand*. N. Z. J. Res. 20:537-549.

Hawes, I., Schwarz, A. M. (1996). *Epiphytes from a deep-water characean meadow in an oligotrophic New Zealand lake: species composition, bio ass and photosynthesis*. Freshwat. Biol. 36:297-313.

James, M. R., Weatherhead, M. A., Stanger, C., Graynoth, E. (1988). *Macroinvertebrate distribution in the littoral zone of Lake Coleridge, South Island, New Zealand, effects of habitat stability wind exposure and macrophytes*. N. Z. J. Res. 32:287-305.

James, M. R., Hawes, I., Weatherhead, M. (2000). *Effects of settled sediments on grazer-periphyton-macrophyte interactions in the littoral zone of a large oligotrophic lake*. Freshwat. Biol. 44:311-326.

Jiménez-Sánchez, M., Farias, P. (2002). *New radiometric and geomorphologic evidences of Last Glacial Maximum older than 18 kyr in SW European Mountains: the example of Redes Natural Park (Cantabrian Mountains, NW Spain)*. Geodinamica Acta, 15:93-101.

Johnson, K., Goedkoop, W., Sandin, L. (2004). *Spatial scale and ecological relationship between the macroinvertebrate communities of stony habitats of streams and lakes*. Department of Environmental Assessment, Uppsala, Sweden. *Freshwater Biology* 49:1179-1194.

Kornijóv, R., Gulati, R. D., Ozimek, T. (1995). *Food preference of freshwater invertebrates: comparing fresh and decomposed angiosperm and filamentous alga*. *Freshwat. Biol.* 33:205-212.

Landa, V. (1968). *Developmental cycles of central European Ephemeroptera and their interrelations*. *Acta ent. Bohemoslovaca*. 65: 276-284.

López-Merino, L., M., Moreno, A., Leira, M., Sigró, J., González-Sampériz, P., Valero-Garcés, B., López-Sáez, J. A., Mata, P. (2011). *Journal of Paleolimnology*. 46:453-467.

Marquínez, J. (1989). *Mapa geológico de la Región del Cuera y los Picos de Europa*. *Trabajos de Geología*. 18:137-144.

Marquínez, J., Adrados, L. (2000). *La geología y el relieve de los Picos de Europa*. *Naturalia Cantabricae*. 1:3-19.

Meléndez-Asensio, M., Nuño-Ortea, C., Rebollar, A. (2002). *Incidencia de la contaminación antrópica y ganadera en el acuífero cárstico del entorno de Covadonga (Principado de Asturias)*. Hidrogeólogos Ald (ed.). Fundación Centro Internacional de Hidrología Subterránea: Zaragoza, España.

Mendoza, G. (2013). *Lake macroinvertebrates and the altitudinal gradient in the Pyrenees*. (Tesis doctoral). Universitat de Barcelona. Espanya.

Moreno, A., Valero-Garcés, B. L., Jiménez-Sánchez, M., Domínguez-Cuesta, M. J., Mata, M. P., Navas, A., González-Sampériz, P., Stoll, H., Farias, P., Morellón, M., Corella, J. P., Rico, M. (2010). *The last deglaciation in the Picos de Europa National Park (Cantabrian Mountains, Northern Spain)*. *Journal of Quaternary Science*. 25:1076-1091.

Oscóz, J., Galicia, D., Miranda, R. (2011). *Identification Guide of Freshwater Macroinvertebrates of Spain*. (1st ed.) Springer. España.

Puig, M. A. (1999). *Els macroinvertebrats dels Rius Catalans, guia il·lustrada*. (1^a ed.). Generalitat de Catalunya. Departament de Medi Ambient. Espanya.

Pascual, M. L., Rodríguez-Alarcón, A., Hidalgo, J., Borja, F., Díaz, F., Montes, C. (2000). *Distribución y caracterización morfológica y morfométrica de los lagos y lagunas de alta montaña de la España peninsular*. Conservación de los Lagos y Humedales de Alta Montaña de la Península Ibérica. UAM Ed. Madrid. 63:51-77.

Prat, N., Real, M., Rieradevall, M. (1992). *Benthos of Spanish lakes and reservoirs*. Limnetica 8:221-230.

Resh, V. H., Rosenberg, D. M., (1984). *The ecology of aquatic insects*. Praeger, Nueva York, EEUU.

Riaño, P. (1998). *Ciclos biológicos y ecología trófica de los macroinvertebrados del bentos fluvial (Plecoptera, Ephemeroptera y Trichoptera)*. Universidad del País Vasco. España.

Rieradevall, M., Real, M. (1994). *On the distribution patterns and population dynamics of sublittoral and profundal Oligochaeta fauna from Lake Banyoles (Catalonia, NE Spain)*. Hydrobiologia. 278:139-149.

Rieradevall, M., Prat, N. (2000). *El zoobentos en los lagos y lagunas de alta montaña de la Península Ibérica y su interés como indicadores de cambios ambientales*. Conservación de los Lagos y Humedales de Alta Montaña de la Península Ibérica. UAM Ed. Madrid. 63:187-200.

Tachet H., Richoux P., Bournaud M. & Usseglio-Polatera P. (2010). *Invertebres d'Eau Douce. Systematique, Biologie, Ecologie*. CNRS Editions, Paris.

Vallenduuk, Moller-Pilot (2007). *Chironomidae Larvae. General ecology and Tanypodinae*. KNNV Publishing.

Velasco, J., Millán, A. (1990). *Observaciones sobre la colonización y el ciclo de vida de Helzocoris Vermzculata (Puton, 1874) (Heteroptera, Corixidae) en pequeños estanques del se español*. Departamento de Biología Animal y Ecología, Facultad de Biología, Universidad de Murcia. España.

Young, E. C. (1965). *General development in British Corixidae*. R. Entolológica. A40: 159-168.

Taula A1. Presència/absència dels taxons obtinguts al llac Enol durant les campanyes de maig, juliol i setembre de 2013.

Taxó	MAIG (1)	JULIOL (2)	SETEMBRE (3)
Nematoda	X	X	X
Oligochaeta	X	X	X
Glossiphoniidae	X	X	X
Ancyliidae	X	X	X
Lymnaeidae	X	O	O
Planorbiidae	X	O	X
Pisidium	X	X	X
Copepoda	X	X	X
Cladocera	X	X	X
Baetidae	X	X	X
Caenidae	X	X	X
Leptophlebiidae	X	X	X
Aeshnidae	X	O	X
Coenagrionidae	X	X	X
Gomphidae	O	O	X
Corixidae	X	X	X
Veliidae	O	O	X
Sialidae	X	X	X
Lepidoptera	O	X	O
Chrysomelidae	X	O	O
Dytiscidae	O	X	O
Elmidae	O	X	O
Halplidae	X	X	X
Hydrophilidae	O	O	X
Brachycentridae	X	X	O
Calamoceratidae	X	O	O
Glossomatidae	X	X	O
Hydroptilidae	O	X	X
Leptoceridae	X	X	X
Limnephilidae	X	X	O
Polycentropodidae	X	X	X
Psychomiidae	X	X	X
Ceratopogonidae	O	X	X
Chironomidae	X	X	X
Tabanidae	X	X	O
Acariformes	O	X	O
Collembola	O	O	X

Taula A2. Presència/absència dels taxons obtinguts al llac Enol en els tres substrats estudiats: sediment, pedra i bloc.

Taxó	SEDIMENT	PEDRA	BLOC
Nematoda	X	X	X
Oligochaeta	X	X	X
Glossiphoniidae	X	X	X
Ancylidae	X	X	X
Lymnaeidae	O	X	O
Planorbiidae	X	O	X
Pisidium	X	X	X
Copepoda	X	X	X
Cladocera	X	X	X
Baetidae	X	X	X
Caenidae	X	X	X
Leptophlebiidae	X	X	X
Aeshnidae	X	X	X
Coenagrionidae	X	X	X
Gomphidae	X	O	X
Corixidae	X	X	X
Veliidae	X	X	X
Sialidae	X	X	X
Lepidoptera	X	O	O
Chrysomelidae	X	O	O
Dytiscidae	O	X	O
Elmidae	X	O	O
Halplidae	X	X	X
Hydrophilidae	X	O	X
Brachycentridae	O	X	O
Calamoceratidae	O	X	O
Glossomatidae	X	X	X
Hydroptilidae	O	X	X
Leptoceridae	X	X	X
Limnephilidae	O	X	X
Polycentropodidae	X	X	X
Psychomiidae	X	X	X
Ceratopogonidae	O	O	X
Chironomidae	X	X	X
Tabanidae	X	O	O
Acariformes	X	X	X
Collembola	O	X	O

Taula A3. Riquesa Taxonòmica segons la campanya de maig –1–, juliol –2– i setembre –3–, i segons substrat.

CAMPANYA	SUBSTRAT	RIQUESA TAXONÒMICA
1	sediment	9
1	sediment	9
1	sediment	7
1	pedra	12
1	pedra	14
1	pedra	16
1	bloc	12
1	bloc	13
1	bloc	15
2	sediment	17
2	sediment	14
2	sediment	8
2	pedra	15
2	pedra	14
2	pedra	12
2	bloc	9
2	bloc	11
2	bloc	15
3	sediment	16
3	sediment	11
3	sediment	9
3	pedra	13
3	pedra	16
3	pedra	16
3	bloc	14
3	bloc	15
3	bloc	13

Taula A4. Matriu de dades d'abundància absoluta transformada a $\log(x+1)$. Nematoda –1–, Oligochaeta –2–, Glossiphoniidae –3–, Chrysomelidae –4–, Dytiscidae –5–, Elmidae –6–, Halipitidae –7–, Hydrophilidae –8–, Stalidae –9–, Saturniidae –10–, Corixidae –11–, Veliidae –12–, Baetidae –13–, Caenidae –14–, Leptophlebiidae –15–, Aeshnidae –16–

		TAXONS															
CAMP	SUBS	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
1	bloc	-	2,39	-	-	-	-	0,70	-	0,95	-	1,32	-	1,32	3,07	1,79	0,70
1	bloc	-	1,72	-	-	-	-	0,30	-	-	-	1,76	-	1,23	2,01	1,04	-
1	bloc	0,95	2,92	-	-	-	-	0,95	-	0,70	-	1,95	-	1,11	2,90	1,76	-
2	bloc	0,30	0,95	0,30	-	-	-	-	-	-	-	1,08	-	-	1,66	0,70	-
2	bloc	-	1,81	-	-	-	-	-	-	0,70	-	2,05	-	-	2,37	0,60	-
2	bloc	-	1,32	-	-	-	-	-	-	0,70	-	1,89	-	0,48	2,39	0,48	-
3	bloc	0,70	2,42	-	-	-	-	-	-	1,11	-	1,61	-	1,81	3,33	2,08	-
3	bloc	-	1,99	-	-	-	-	-	0,30	0,70	-	1,76	1,81	1,11	2,82	1,69	-
3	bloc	1,23	2,69	-	-	-	-	-	-	-	-	1,23	2,18	1,23	2,70	1,40	-
1	ped	0,30	2,85	0,85	-	-	-	-	-	-	-	2,60	-	1,08	3,01	1,81	-
1	ped	-	2,93	-	-	-	-	-	-	-	-	2,34	-	1,36	2,94	1,65	-
1	ped	2,34	2,97	0,70	-	-	-	-	-	0,70	-	3,21	-	1,61	3,04	2,28	-
2	ped	0,95	2,89	0,95	-	0,95	-	-	-	0,95	-	0,95	-	0,30	2,88	1,99	-
2	ped	1,11	2,72	-	-	-	-	-	-	0,70	-	2,59	-	0,30	2,78	1,23	-
2	ped	0,95	1,11	-	-	-	-	-	-	0,95	-	1,65	-	0,95	2,53	1,46	-
3	ped	0,70	3,22	0,70	-	-	-	-	-	-	-	1,81	-	1,32	3,61	2,54	-
3	ped	0,95	2,87	0,30	-	-	-	-	-	0,95	-	1,95	-	0,30	3,18	2,02	-
3	ped	-	2,65	-	-	-	-	1,23	-	1,23	-	1,23	-	1,23	3,39	2,51	0,95
1	sed	-	3,36	0,70	-	-	-	-	-	-	-	2,60	-	0,95	2,21	0,60	-
1	sed	1,52	3,14	-	0,70	-	-	-	-	-	-	1,84	-	1,65	1,95	-	-
1	sed	1,32	2,65	-	-	-	-	-	-	-	-	2,14	-	1,23	2,37	-	-
2	sed	0,95	2,88	0,30	-	-	-	0,30	-	1,23	0,30	2,45	-	1,52	2,50	1,23	-
2	sed	-	2,46	-	-	-	0,95	-	-	0,95	0,95	1,69	-	0,30	1,95	-	-
2	sed	-	1,46	-	-	-	-	-	-	0,70	-	1,23	-	0,70	1,65	-	-
3	sed	1,65	2,96	-	-	-	-	1,40	-	0,70	-	2,14	-	2,36	3,87	2,40	0,70
3	sed	0,70	2,87	-	-	-	-	-	0,30	-	-	0,95	1,72	1,61	2,46	0,70	0,95
3	sed	0,95	2,59	-	-	-	-	-	-	1,11	-	1,69	-	1,40	2,14	-	-

Taula A5. Matriu de dades d'abundància absoluta transformada a $\log(x+1)$. Coenagrionidae -17-, Gomphidae -18-, Ceratopogonidae -19-, Chironomidae -20-, Tabanidae -21-, Brachycentridae -22-, Calamoceratidae -23-, Glossosomatidae -24-, Hydroptilidae -25-, Leptoceridae -26-, Limnephilidae -27-, Polycentropodidae -28- Psychomyiidae -29-, Ancyliidae -30-, Lymnaeidae -31-, Planorbidae -32-, Pisidium -33-.

		LAXUNS																	
CAMP	SUBS	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	
1	bloc	0,95	-	-	2,71	-	-	-	-	-	-	-	0,70	-	-	-	-	0,70	
1	bloc	0,30	-	-	2,49	-	-	-	-	-	0,48	-	0,48	-	0,48	-	0,48	0,70	
1	bloc	0,30	-	-	2,67	-	1,11	-	-	-	1,76	0,30	1,23	-	-	-	-	1,61	
2	bloc	-	-	-	1,61	-	-	-	-	0,30	-	-	-	-	-	-	-	0,48	
2	bloc	-	-	-	3,15	-	0,30	-	-	0,95	1,40	-	1,65	-	-	-	-	0,70	
2	bloc	0,48	-	0,48	2,74	-	0,30	-	-	0,48	1,23	-	1,11	0,48	-	-	-	0,95	
3	bloc	-	0,70	-	3,16	-	-	-	-	0,70	1,72	-	1,40	0,70	-	-	-	1,23	
3	bloc	0,48	-	-	2,87	-	-	-	-	1,32	1,32	-	1,65	0,70	-	-	-	1,11	
3	bloc	-	-	0,95	3,06	-	-	-	-	-	1,76	-	1,40	0,95	-	-	-	0,95	
1	ped	-	-	-	2,21	-	-	-	1,04	-	0,48	-	0,85	-	-	-	-	0,70	
1	ped	0,70	-	-	2,65	-	-	-	0,48	-	0,70	0,48	1,04	0,48	0,48	-	-	1,28	
1	ped	0,70	-	-	3,40	-	-	0,70	-	-	1,11	-	1,23	-	-	0,70	1,11	1,69	
2	ped	-	-	-	3,37	-	-	-	-	-	2,08	0,30	1,91	1,23	-	-	-	1,76	
2	ped	-	-	-	3,15	-	-	-	-	1,57	1,79	-	1,69	0,30	0,70	-	-	1,32	
2	ped	-	-	-	3,17	-	-	-	-	2,45	1,23	-	0,70	-	-	-	-	1,11	
3	ped	0,95	-	-	3,29	-	-	-	-	-	2,46	-	1,86	2,05	-	-	-	1,61	
3	ped	0,30	-	-	2,81	-	-	-	-	0,95	1,40	-	1,81	0,95	0,95	-	-	1,23	
3	ped	0,95	-	-	2,90	-	-	-	-	1,23	1,99	-	1,23	1,61	1,23	-	-	1,61	
1	sed	-	-	-	2,55	-	-	-	-	-	0,48	-	0,70	-	-	-	-	-	
1	sed	-	-	-	2,77	0,70	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,95	
1	sed	0,30	-	-	2,63	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
2	sed	2,23	-	-	3,74	-	-	-	-	-	2,05	-	1,52	0,30	0,30	-	-	1,61	
2	sed	0,95	-	0,95	3,37	1,23	-	-	-	1,23	0,95	-	-	-	-	-	-	0,95	
2	sed	0,70	-	-	3,24	-	-	-	-	-	0,70	-	-	-	-	-	-	-	
3	sed	1,23	0,30	-	3,41	-	-	-	-	-	2,05	-	0,70	0,70	-	-	-	1,57	
3	sed	-	-	-	3,22	-	-	-	-	-	1,61	-	-	-	-	-	-	-	
3	sed	-	-	-	0,95	2,84	-	-	-	-	0,95	-	-	-	-	-	-	-	

Taula A6. Presència/absència dels gèneres d'Efemeròpters i Heteròpters trobats als substrats litorals del llac Enol durant les campanyes de maig, juliol i setembre de 2013.

			SUBSTRAT		
			SEDIMENT	PEDRA	BLOC
Ephemeroptera	Caenidae	<i>Caenis</i>	X	X	X
	Baetidae	<i>Cloeon</i>	X	X	X
		indet.	-	X	-
	Leptophlebiidae	<i>Thralus bellus</i>	X	X	X
		<i>Habrophlebia</i>	X	X	-
		indet.	X	X	X
Heteroptera	Corixidae	<i>Micronecta</i>	X	X	X

Taula A7. Presència/absència dels gèneres d'Efemeròpters i Heteròpters trobats litorals del llac Enol durant les campanyes de maig, juliol i setembre de 2013.

			CAMPANYA		
			MAIG	JULIOL	SETEMBRE
Ephemeroptera	Caenidae	<i>Caenis</i>	X	X	X
	Baetidae	<i>Cloeon</i>	X	X	X
		indet.	X	-	-
	Leptophlebiidae	<i>Thralus bellus</i>	X	X	X
		<i>Habrophlebia</i>	-	-	X
		indet.	X	X	X
Heteroptera	Corixidae	<i>Micronecta</i>	X	X	X

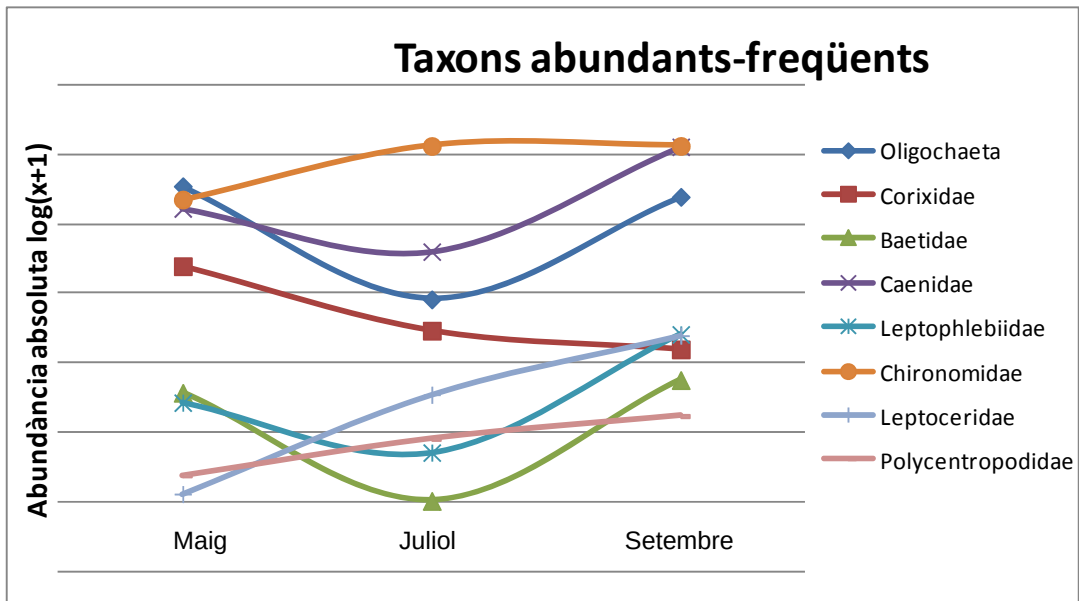


Figura A1. Abundància absoluta $-\log(x+1)$ – dels taxons abundants i freqüents en les campanyes de maig –1–, juliol –2– i setembre –3–.

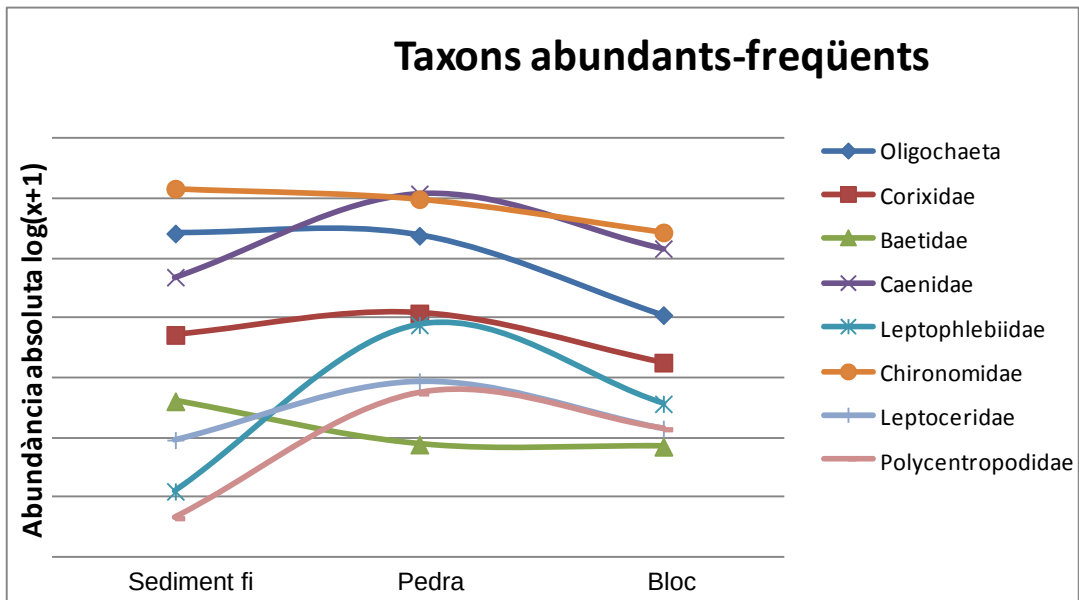


Figura A2. Abundància absoluta $-\log(x+1)$ – dels taxons abundants i freqüents en els substrats: sediment –1–, pedra –2– i bloc –3–.

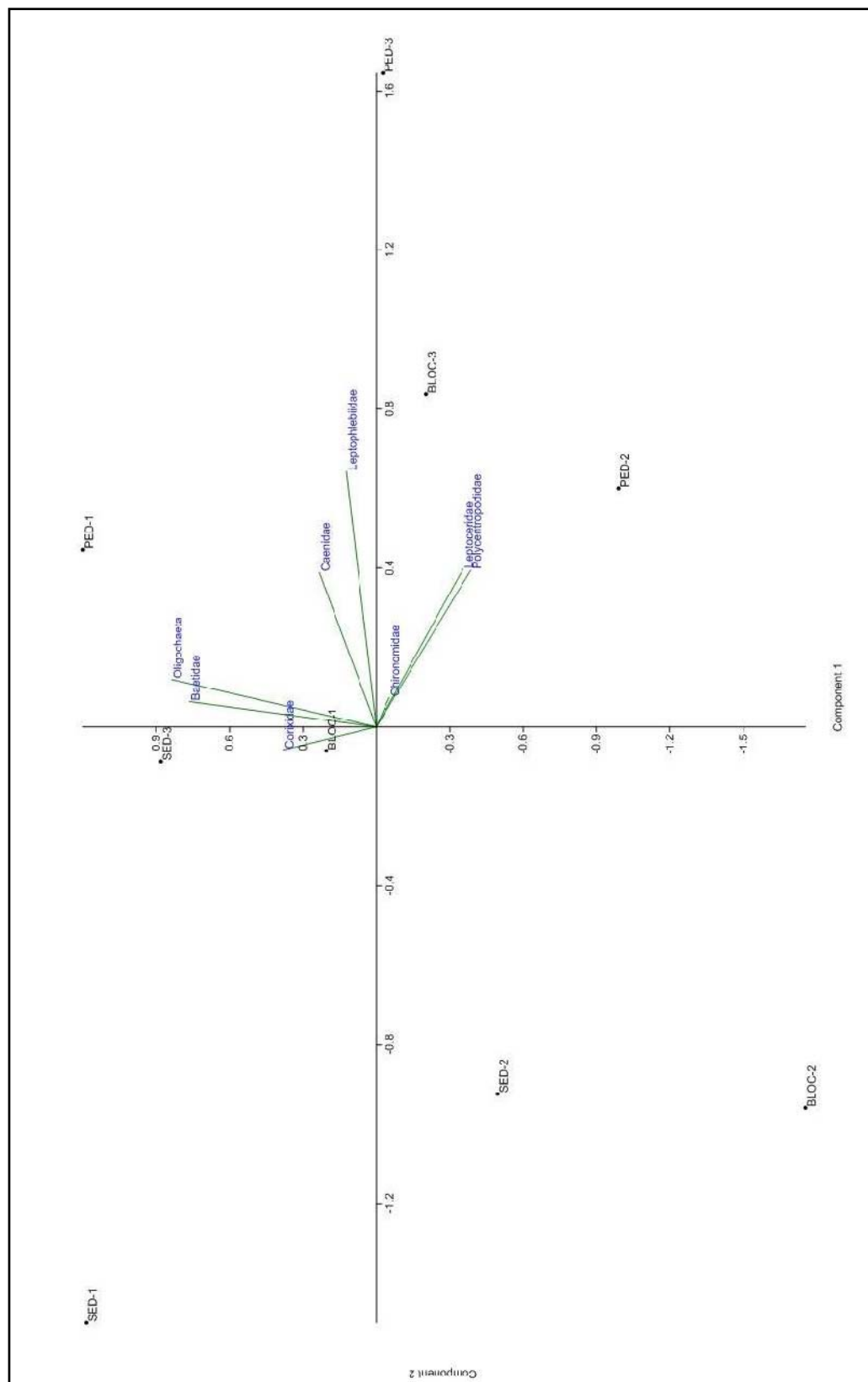


Figura A3. PCA, Anàlisi dels dos components principals amb macroinvertebrats freqüents i abundants, i amb substrats de sediment, pedra i bloc de cada campanya.

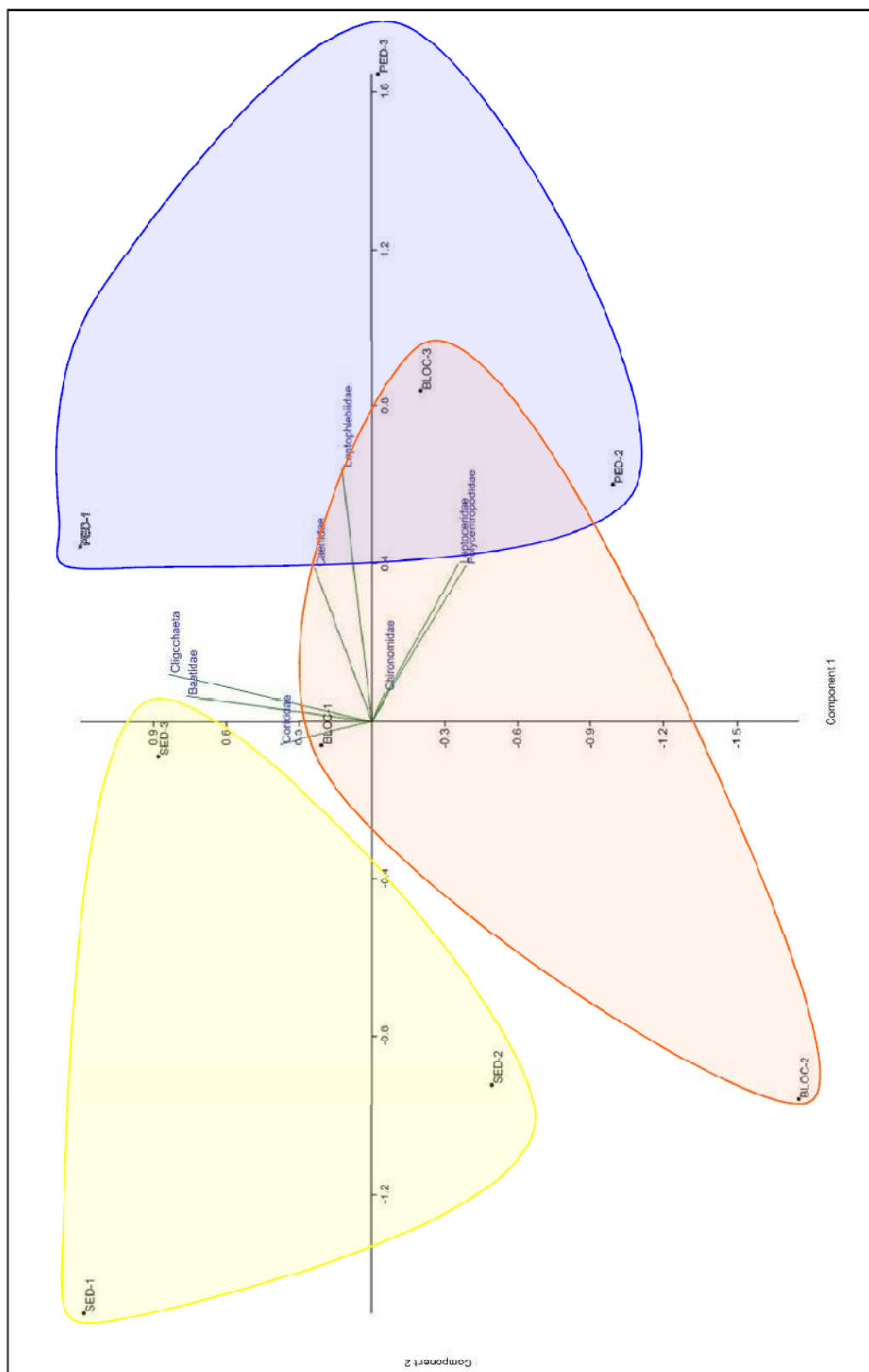


Figura A4. PCA, Anàlisi dels dos components principals amb macroinvertebrats freqüents i abundants, i amb substrats de sediment, pedra i bloc de cada campanya. S'han encerclat les mostres corresponents a cada substrat.

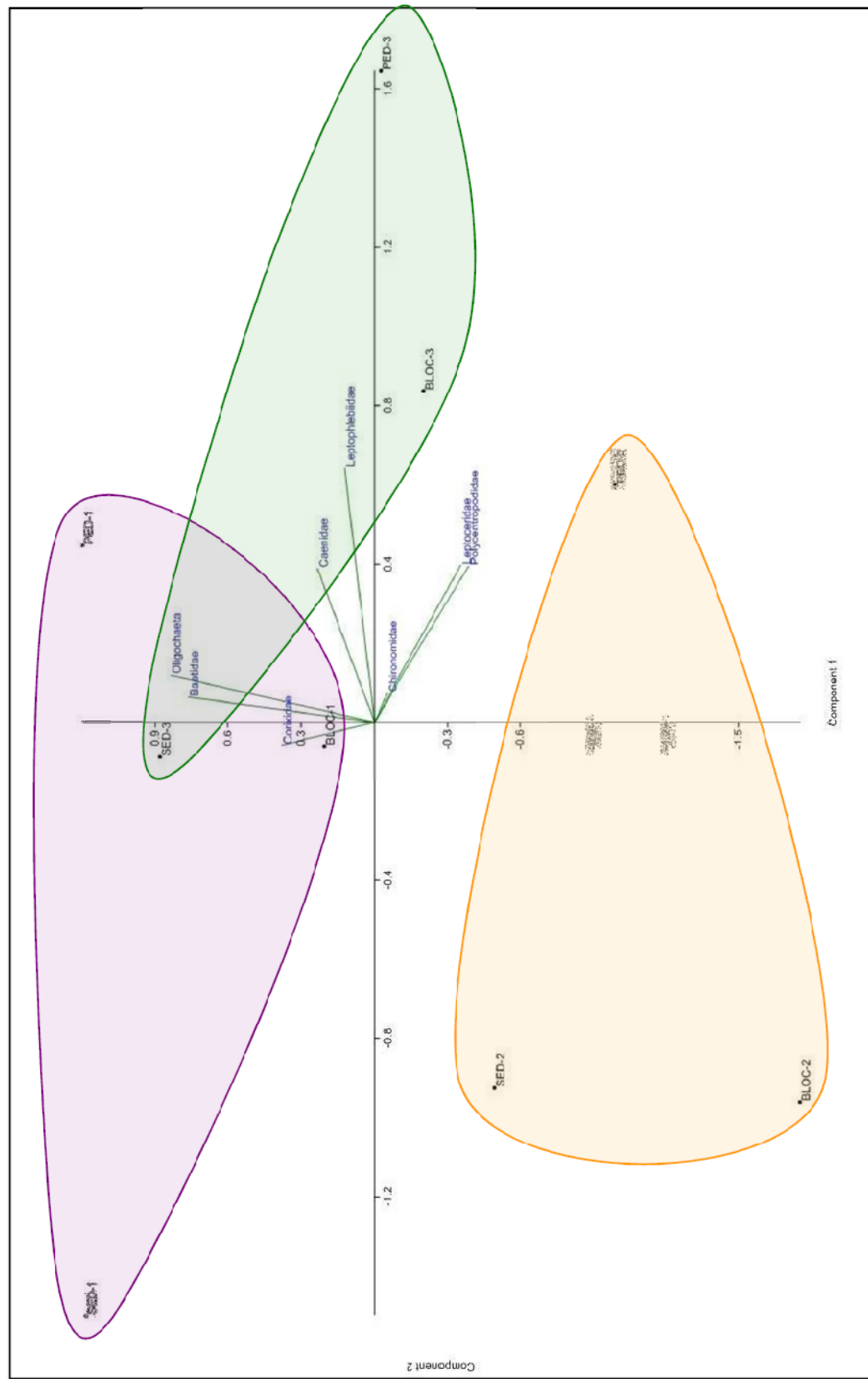


Figura A5. PCA, Anàlisi dels dos components principals amb macroinvertebrats freqüents i abundants, i amb substrats de sediment, pedra i bloc de cada campanya. S'han encerclat les mostres corresponents a cada campanya.