

EL SISTEMA DE LAGUNAS TEMPORALES DEL PARQUE NACIONAL DE DOÑANA: APLICACIÓN A LA GESTIÓN Y CONSERVACIÓN DE HÁBITATS ACUÁTICOS SINGULARES

CARMEN DÍAZ-PANIAGUA¹, ROCÍO FERNÁNDEZ-ZAMUDIO²,
LAURA SERRANO³, MARGARITA FLORENCIO⁴, ARTURO SOUSA⁵,
PABLO GARCÍA MURILLO⁶, PATRICIA SILJESTROM⁷

RESUMEN

El sistema de lagunas temporales de Doñana contiene una alta riqueza en flora y fauna, que incluye un considerable número de especies amenazadas. La biodiversidad del sistema se mantiene gracias a la gran abundancia y heterogeneidad de lagunas y a su amplio gradiente de hidroperiodo, así como por la diferenciación geomorfológica del parque.

Las principales amenazas para la conservación del sistema son la desecación y la introducción de especies invasoras, como el cangrejo rojo americano (*Procambarus clarkii*). Se detectan tendencias importantes de desecación asociadas a la sobreexplotación del acuífero en los alrededores del parque, que afecta también a las mayores lagunas del parque. Como consecuencia de los descensos del acuífero, se está produciendo el acortamiento del hidroperiodo de las lagunas y la pérdida de las especies propias de los medios más permanentes. Entre ellas destacan algunas con alto valor de conservación, que actualmente restringen su distribución a lagunas profundizadas artificialmente (denominadas localmente zacallones), ya que son los únicos medios que actualmente se pueden considerar permanentes. Mientras que no se solucionen los graves problemas que conllevan los descensos del acuífero, los zacallones tienen en la actualidad un importante valor para mantener la diversidad del sistema, por lo que requieren un plan de mantenimiento y gestión.

Palabras clave: Lagunas temporales, conservación, macrófitos acuáticos, anfibios, macroinvertebrados acuáticos.

¹ Estación Biológica de Doñana-CSIC, Avda Américo Vespucio s/n, 41092 Sevilla. Email: poli@ebd.csic.es. Tfno: 954232340, Fax: 954621125

² Estación Biológica de Doñana-CSIC, Avda Américo Vespucio s/n, 41092 Sevilla. Email: rzamudio@ebd.csic.es

³ Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Universidad de Sevilla, Sevilla. Email: serrano@us.es

⁴ Estación Biológica de Doñana-CSIC, Avda Américo Vespucio s/n, 41092 Sevilla. Dirección actual: Departamento de Ecología, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Goiás, Goiânia, Goiás, Brasil. Email: margarita@ebd.csic.es

⁵ Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Universidad de Sevilla, Sevilla. Email: asousa@us.es

⁶ Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Universidad de Sevilla, Sevilla. Email: pgarcia@us.es

⁷ Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología-CSIC, Avda. Reina Mercedes 10, 41012 Sevilla. Email: p.siljstrom@csic.es

THE TEMPORARY POND NETWORK IN DOÑANA NATIONAL PARK: RECOMMENDATIONS FOR MANAGEMENT AND CONSERVATION OF SINGULAR AQUATIC HABITATS.

SUMMARY

The Doñana temporary pond network is characterized by a high flora and fauna species richness, including a high number of rare and threatened species. This high biodiversity is due to the high abundance of ponds of different size across a broad hydroperiod range. The different geomorphological areas within the park contribute to increase the heterogeneity of the whole pond network.

Two main problems are currently threatening the conservation of the pond network: the observed trends of pond desiccation and the introduction of invasive species, such as the swamp crayfish (*Procambarus clarkii*). Desiccation trends are currently detected associated with groundwater overexploitation in agricultural and urban areas around the park. As a consequence, we detect a tendency to pond hydroperiod shortening that involves the loss of aquatic species requiring longer inundation cycles, being some of them threatened species. These species are presently only found in ponds that have been artificially deepened ("zacallones") so they offer available water during summer or in dry periods. These semi-artificial ponds have an important role for preservation of aquatic communities and should be included into a management plan for conservation of the biodiversity of the pond network.

Keywords: Temporary ponds, conservation, aquatic macrophytes, amphibians, aquatic macroinvertebrates.

INTRODUCCIÓN

Las lagunas temporales son medios acuáticos que se caracterizan por alternar fases de inundación y desecación que condicionan el desarrollo de las comunidades acuáticas que las habitan (BRÖNMARK & HANSSON 2005; WILLIAMS 2006). Las lagunas temporales mediterráneas se consideran actualmente hábitats prioritarios de la Unión Europea, en los que se reconoce su importancia para la conservación de un gran número de especies acuáticas singulares. Suelen ser hábitats de escasa profundidad y/o extensión, en los que la desecación se produce en verano, mientras que el periodo de inundación es muy variable, pudiendo iniciarse con las lluvias otoñales, invernales o primaverales, caracterizándose por lo impredecible de su formación y de la duración de su hidroperiodo.

La obligada fase de desecación de estos medios hace que no persistan en ellos especies estricta-

mente acuáticas. Es característica la ausencia de peces, por lo que se considera que tienen menor presión de depredación sobre los organismos acuáticos que los medios permanentes (WELLBORN *et al.* 1996). Por otra parte, la mayoría de las especies acuáticas de medios temporales están adaptados a superar la fase de desecación con distintos mecanismos (fases de resistencia, metamorfosis, dispersión, etc.; ver por ej. WILLIAMS 2006), y la mayoría no son capaces de sobrevivir en medios permanentes, por lo que las lagunas temporales tienen una fauna y flora característica. De hecho, aunque estos medios en general no presenten mayor riqueza de especies, sí que incluyen especies que se consideran raras o que están ausentes en medios acuáticos permanentes (ver por ejemplo: COLLINSON *et al.* 1995; CÉRÉGHINO *et al.* 2008; BILTON *et al.* 2009; MÉDAIL 2004).

Las lagunas temporales son hábitats muy vulnerables, principalmente por su reducido tamaño y

escasa profundidad (GRILLAS *et al.* 2004). Durante muchos años han estado infravaloradas y, hasta la década de los 90, han tenido escasa o ninguna protección, y muchas de ellas han estado sometidas a importantes transformaciones o han sido desecadas, especialmente a lo largo del amplio territorio europeo, (ver por ejemplo WILLIAMS 2001; GRILLAS *et al.* 2004; ZACHARIAS *et al.* 2007). En la actualidad, este tipo de hábitats es escaso en Europa, donde la mayoría de ellos persiste gracias a que están asociados a actividades agrícolas o ganaderas, pero son raros los que tienen un origen natural (GRILLAS *et al.* 2004).

Uno de los sistemas de lagunas temporales más importantes de Europa se localiza en el Parque Nacional de Doñana, gracias al alto nivel de protección a que ha estado sometida esta área durante las últimas décadas. En Doñana se pueden llegar a formar en años muy lluviosos más de 3000 lagunas temporales, que incluyen desde pequeños o someros cuerpos de agua menores de 50m² hasta extensas lagunas de varias hectáreas de extensión (GÓMEZ-RODRÍGUEZ *et al.* 2011). La alta heterogeneidad de lagunas y el amplio gradiente de hidroperiodo que presenta este sistema lo convierten en una red espacial de hábitats con gran diversidad y riqueza específica. A pesar de ello, el sistema de lagunas temporales de Doñana no ha recibido el reconocimiento que merece, sino que en este parque se ha prestado mayor atención a otro tipo de humedales, en particular a sus marismas como área importante para las aves acuáticas y migratorias, o sólo a las lagunas de mayores dimensiones (ver por ejemplo VALVERDE 1967; BERNUÉS 1990; LÓPEZ *et al.* 1991; TOJA *et al.* 1991; SERRANO & TOJA 1995; LÓPEZ-ARCHILLA *et al.* 2004), mientras que son escasos los estudios que se refieren a las lagunas más efímeras (GARCÍA NOVO *et al.* 1991; GÓMEZ-RODRÍGUEZ *et al.* 2009).

El principal objetivo de este proyecto es poner de manifiesto la importancia del sistema de lagunas temporales localizado dentro del Parque Nacional de Doñana. Para ello se realiza un extenso inventariado de sus especies de macroinvertebrados, crustáceos planctónicos, anfibios y vegetación acuática, y se describen las características geomorfológicas de las lagunas. Se analiza la variación de

las comunidades en relación a las características geomorfológicas de distintas áreas del parque, con el fin de detectar los puntos de mayor interés para la conservación de las poblaciones de especies más amenazadas, tanto a nivel global como local. Asimismo, se analizan las amenazas actuales a las que está sometido este sistema y las singulares especies que alberga con el fin de contribuir a mejorar su gestión y conservación.

MATERIAL Y MÉTODOS

El Parque Nacional de Doñana está situado en el suroeste de España, entre la desembocadura del Río Guadalquivir y el Océano Atlántico, cubriendo una extensión aproximada de unas 54000 ha. Aproximadamente la mitad del parque comprende una extensa marisma con suelos arcillosos, mientras que la otra mitad es de suelos eminentemente arenosos, en la que se diferencian zonas con dunas móviles y zonas con arenas estabilizadas (SILJESTROM & CLEMENTE 1990). Es en la zona arenosa, o manto eólico del parque, donde se localiza el sistema de lagunas, la mayoría de ellas temporales que se inundan gracias al gran acuífero sobre el que está situado y a la proximidad del nivel freático. El clima es en esta área de tipo mediterráneo con influencia atlántica, con veranos cálidos e inviernos suaves y con una precipitación media anual alrededor de los 550mm.

Se ha realizado una descripción geomorfológica y edafológica del área en la que se localizan las lagunas, basada en muestras de suelo del fondo de 72 lagunas, utilizadas para la clasificación y descripción de sus perfiles. Asimismo se realizaron muestreos de vegetación, macroinvertebrados y anfibios en más de 200 lagunas a lo largo de todo el manto eólico del Parque Nacional de Doñana (Figura 1), que junto a datos obtenidos en muestreos previos han contribuido a actualizar el listado de especies de flora y fauna de las lagunas.

Las lagunas se clasificaron en función de las áreas geomorfológicas descritas previamente en el parque (SILJESTROM *et al.* 1994), comparándose los tipos de suelos localizados en cada zona y relacionándolos con el hidroperiodo de las lagunas.

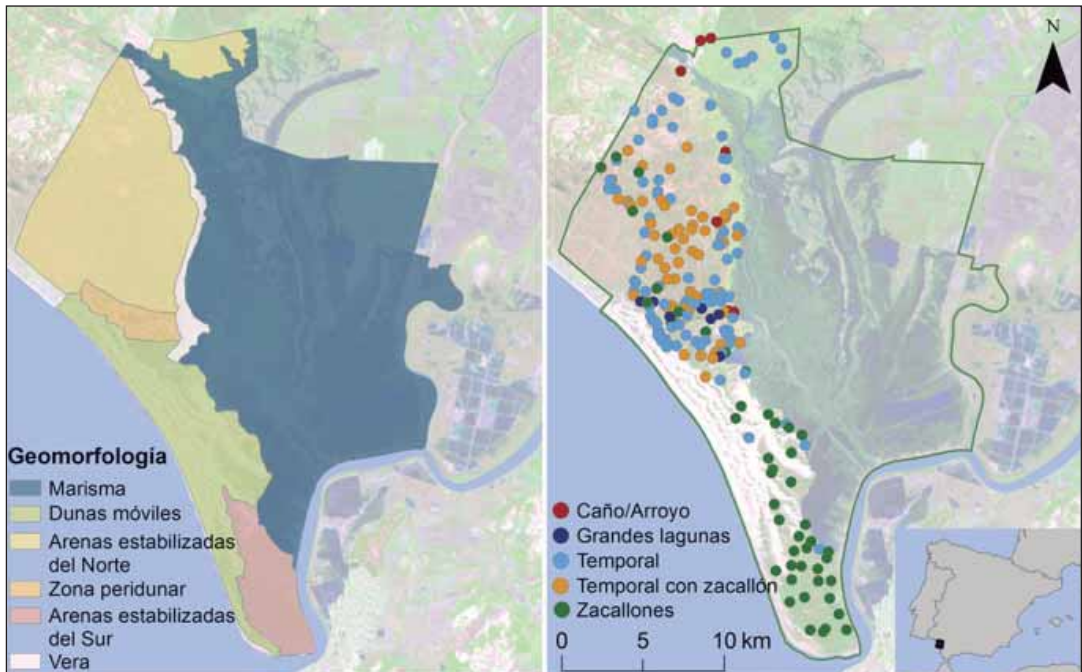


Figura 1. Mapa del Parque Nacional de Doñana: A) áreas geomorfológicas consideradas; B) lagunas muestreadas categorizadas según su temporalidad o hidroperiodo.

Figure 1. Map of Doñana National Park: A) geomorphological areas considered in this study; B) Sampled ponds categorized in relation to their hydroperiod.

La composición química de los fondos contribuye asimismo a explicar las diferencias entre lagunas, principalmente asociadas a áreas geomorfológicas distintas.

En los muestreos de vegetación se registró la presencia de especies de distintos biotipos relacionados con las lagunas (helófitos y macrófitos flotantes y sumergidos). Se identificaron a nivel de especie siguiendo obras botánicas de referencia (VALDES *et al.* 1987; CASTROVIEJO *et al.* 1986-2012; CIRUJANO *et al.* 2008; CIRUJANO *et al.* 2014). Las lagunas se visitaron al menos una vez a lo largo del estudio, cuantificándose la presencia y abundancia relativa de cada especie a distintas profundidades así como en los alrededores de la cubeta de las lagunas.

La fauna acuática de cada laguna se muestreó utilizando una manga de agua, con luz de 1mm, ba-

rriendo una extensión de aproximadamente 1,5 metros en distintos puntos de la laguna. Se muestrearon como mínimo seis puntos por laguna, aunque en lagunas de grandes dimensiones el número se incrementó intentando abarcar la distancia entre la orilla y el punto más profundo de la laguna. En cada manguero se determinaba la presencia de cada especie de macroinvertebrado o anfibio y su estado (larva o adulto). Se registraron también los individuos en vuelo de odonatos observados alrededor de las lagunas, dado que en este grupo se incluyen algunas de las especies más vulnerables de las registradas, y que estas especies son más fácilmente identificadas y detectadas en vuelo que sus larvas en los muestreos acuáticos. Se ha analizado también la variación temporal del zooplancton a lo largo de un ciclo hidrológico, utilizando muestras obtenidas en 19 lagunas temporales de la Reserva Biológica en un ciclo hidrológico anterior (2006-2007).

En cada laguna se midió, *in situ*, la conductividad eléctrica, pH y turbidez del agua.

Una primera clasificación de las lagunas en función de su periodo de inundación anual se ha realizado utilizando datos directos de años previos en los que se había hecho un seguimiento intensivo y se conocían las fechas de inundación y desecación de lagunas concretas. Asimismo, se han obtenido datos de inundación a través del análisis de imágenes Landsat (Multi Spectral Scanner (MSS), Tematic Mapper (TM) y Enhanced Tematic Mapper (ETM+) del área de Doñana, cubriendo desde 1975 hasta 2014. Una descripción precisa de la metodología utilizada se encuentra en DÍAZ-PANIAGUA & ARAGONÉS, 2015).

El análisis de los cambios históricos experimentados por las lagunas se ha basado en la revisión y actualización de la documentación relativa a los impactos asociados a los cambios en los usos del suelo en el Coto de Doñana en los últimos siglos.

RESULTADOS

Inundación y desecación de las lagunas temporales de Doñana

El ciclo hídrico de las lagunas temporales de Doñana está determinado tanto por el clima como por las características geomorfológicas e hidrogeológicas del área. La inundación de la mayoría de las lagunas temporales se produce por la elevación del nivel freático y, por tanto, requiere un aporte de precipitación notable para que se pueda producir la recarga del acuífero y con ella que afloren a la superficie las aguas subterráneas en las pequeñas depresiones topográficas que dan lugar a las cubetas de las lagunas. Igualmente, la ausencia de precipitaciones y las altas temperaturas que caracterizan a los meses de verano hacen que descienda el nivel freático y que en este periodo se produzca la desecación de la mayoría de los cuerpos de agua, mientras que los que se mantienen inundados sufren también notables descensos de nivel y cambios importantes en sus características físico-químicas.

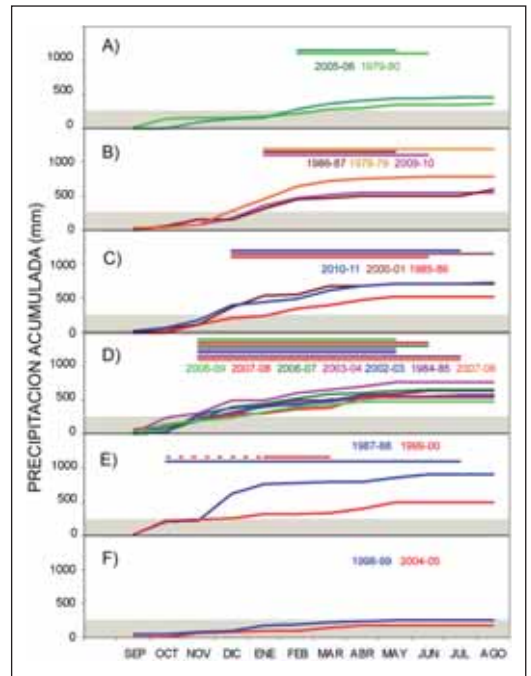


Figura 2. Precipitación acumulada a lo largo de 19 ciclos anuales. Se han agrupado los ciclos en función del mes en el que se produce la inundación. El periodo de inundación de las lagunas temporales se indica con una barra horizontal situada en la parte superior de cada gráfica (del mismo color que la precipitación del ciclo que le corresponde). Se ha resaltado en gris en cada grupo el valor de precipitación por debajo del cual se considera que no se produce la inundación.

Figure 2. Accumulated rainfall in 19 annual hydrological cycles, grouped in relation to the month in which ponds were filled. The inundation period of temporary ponds of each cycle is indicated with horizontal bars (inundation and rainfall of a same annual cycle have the same colour). It is shaded in grey the limit below which inundation does not occur.

La figura 2 ilustra la variación de las precipitaciones y del periodo de inundación de las lagunas temporales en 19 ciclos anuales distintos, entre 1984 y 2011. Puesto que en Doñana es frecuente que las primeras precipitaciones que se producen tras la desecación estival sean muy abundantes, la inundación de las lagunas suele producirse en la mayoría de las lagunas temporales de forma casi simultánea, lo que suele ocurrir cuando se superan 200 mm de precipitaciones (DÍAZ-PANIAGUA *et al.* 2010), produciéndose unos años en otoño (56%) y otros en invierno (44%). En los años hidrológicos en los que las precipitaciones no superaron los 250 mm, la ma-

yoría de las lagunas temporales no llegaron a inundarse (Figura 2F). En algunos años en los que la inundación se produce durante el otoño y no hay continuidad de lluvias otoño-invernales, se han observado episodios de desecación y re-inundación (con lluvias posteriores) de las lagunas dentro del mismo ciclo hidrológico, como ocurrió en el ciclo 1999-00 en el que las lagunas temporales mostraron una inundación intermitente (Figura 2E).

Una primera y simple diferenciación distingue entre lagunas permanentes y lagunas temporales (Tabla 1). Las **lagunas permanentes** de Doñana son muy escasas. Corresponden a aquellas lagunas que mantienen su superficie inundada a lo largo de todo el año y que, a su vez, presentan inundación todos los años. Actualmente sólo se puede clasificar en esta categoría a La Laguna de Santa Olalla, aunque ha llegado a secarse en ocasiones excepcionales, como ocurrió en el año 1995, tras cuatro años de fuerte sequía continuada. Se han clasificado anteriormente como permanentes la Laguna Dulce y la laguna del Sopotón, aunque se han llegado a secar también en

años secos aislados. Además, existen en Doñana otros medios acuáticos que se pueden considerar permanentes, denominados zacallones, que son excavaciones del terreno de pequeña extensión (aprox. 4 m x 10 m) pero lo suficientemente profundas como para que la capa freática aflore durante todo el año, fundamentalmente en verano. Tienen la función de abastecer de agua al ganado o a la fauna silvestre en los periodos secos, que pueden corresponder al verano o también a épocas de fuerte sequía. Muchos zacallones están situados en el interior de lagunas temporales naturales, en las que se ha profundizado una parte de ellas para conseguir que aflore la capa freática en verano. En épocas de inundación de las lagunas temporales, estos zacallones quedan integrados en la propia laguna en la que se encuentran, por lo que no deben considerarse como simples medios artificiales. En la mitad norte, donde existe una gran densidad de cuerpos de agua, prácticamente todos los zacallones están asociados a lagunas. Sin embargo, en las Arenas del Sur y en las Dunas Móviles, los zacallones suelen estar aislados, sin conexión a otros cuerpos de agua.

A) PERMANENTES	1) Naturales (Santa Olalla y Dulce)
	2) Con mantenimiento artificial: Zacallones
B) TEMPORALES	1) Se inundan en años de precipitaciones medias
	1.1) de hidroperiodo largo (pueden prolongarse ampliamente en verano)
	1.2) de hidroperiodo intermedio (se secan al final de la primavera o principios del verano)
	1.3) de hidroperiodo corto (se secan en primavera)
	2) Solo se inundan en años excepcionalmente lluviosos (Efímeras)

Tabla 1. Clasificación de las lagunas de Doñana según su grado de temporalidad.

Table 1. Classification of Doñana ponds in relation to hydroperiod.

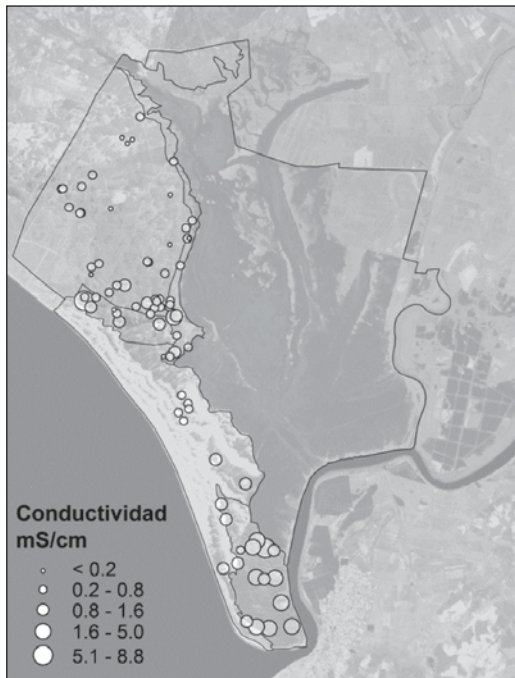


Figura 3. Conductividad Eléctrica registrada en las lagunas muestreadas.

Figure 3. Electrical Conductivity recorded in the ponds sampled.

Las **lagunas temporales** son muy abundantes en Doñana. La duración de la inundación de una laguna puede variar mucho de un año a otro, pero su posición dentro del gradiente de hidroperiodo se suele mantener en años diferentes. Las lagunas que poseen mayor hidroperiodo en años muy lluviosos son también las que poseen mayor hidroperiodo en años más secos; y lo mismo ocurre con las de menor hidroperiodo (GÓMEZ RODRÍGUEZ *et al.* 2009). Esta cualidad permite realizar una clasificación general de hidroperiodo a largo plazo de las lagunas. Dado que la inundación suele producirse en todas las lagunas de forma simultánea (o dentro de un intervalo relativamente corto) cada año, la clasificación de su hidroperiodo se puede hacer en función de la fecha de desecación, según sea más temprana o más tardía: las de **hidroperiodo largo** suelen prolongar la inundación considerablemente en verano en años de precipitación media, desecándose generalmente en el mes de julio. Sin embargo, en años de lluvias abundan-

tes, pueden mantenerse con agua durante todo el verano, aunque suelen sufrir una enorme reducción de su superficie inundada. Las lagunas de **hidroperiodo intermedio** suelen desecarse al final de la primavera en años de precipitación media. Las de **hidroperiodo corto** son las primeras que se desecan, lo que ocurre en primavera en años de precipitación media, aproximadamente a finales de abril o mayo, pudiendo mostrar desde una o dos semanas de diferencia en la fecha de desecación con las de hidroperiodo intermedio. Por otra parte, en años excepcionalmente lluviosos, con niveles muy altos de inundación, se puede producir la formación de un grupo adicional de lagunas de menor duración (**lagunas efímeras**), que se forman con posterioridad a las demás lagunas temporales, coincidiendo con eventos de lluvias copiosas. Muchas veces corresponden a praderas inundadas, que intermitentemente se inundan y desecan varias veces a lo largo del mismo ciclo anual y albergan una fauna muy característica, como los grandes branquiópodos. Estas lagunas efímeras corresponderían a una categoría inferior a las que hemos denominado “lagunas de hidroperiodo corto”, ya que no suelen inundarse todos los años.

Características físico-químicas

Las lagunas de Doñana pueden catalogarse como dulces o ligeramente mineralizadas, dado que, en promedio, la suma de la concentración de aniones es inferior a 5 meq/l. Las aguas de las lagunas de Doñana están dominadas por el cloruro sódico, como es esperable en regiones donde la evaporación potencial supera a la precipitación. La predominancia del cloruro sódico se encuentra, tan sólo, en el 20% de las masas de agua continentales del planeta y, aproximadamente, en el doble, un 42%, en el contexto de la Península Ibérica, debido a la mayor aridez de nuestro clima (Alonso, 1998). Aún así, las arenas estabilizadas, al sur de la flecha litoral de Doñana, tienen relativamente más sales totales y carbonato cálcico que las arenas estabilizadas de la zona norte, casi íntegramente silíceas. En consecuencia, la conductividad eléctrica y la proporción de carbonatos en las lagunas de Doñana siguen un claro gradiente norte-sur (Figura 3), que influye en la composición de su fauna (FLORENCIO *et al.* 2014a) y su

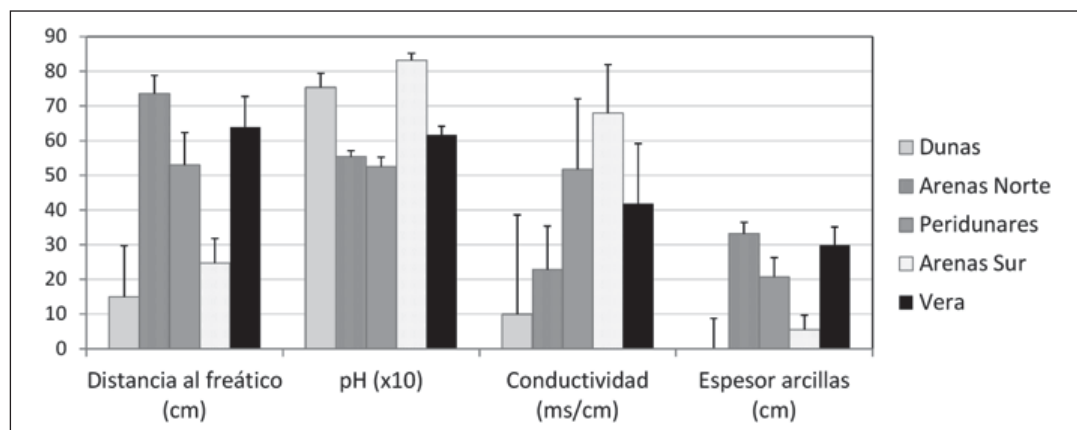


Figura 4. Valor medio y desviación típica de algunas de las principales características físico-químicas de los suelos de las lagunas de las cinco áreas geomorfológicas consideradas.

Figure 4. Mean and standard deviation of the main physico-chemical characteristics of pond soils from the five geomorphological areas.

flora (FLORENCIO *et al.* 2014b, FERNÁNDEZ-ZAMUDIO *et al.* 2016 en prensa). Por otra parte, la debilidad del sodio para tamponar los cambios de pH produce que, al comienzo del ciclo de inundación, el agua en las lagunas tenga un pH circumneutro o ligeramente ácido, aunque rápidamente alcance valores alcalinos, incluso superiores a 10, en cuanto la actividad fotosintética empieza a dejarse notar. El hierro es un elemento frecuente en las lagunas de Doñana que produce finas películas metálicas sobre la superficie del agua. Por otra parte, no es difícil detectar además concentraciones relativamente elevadas de algunos metales pesados (Mn, Zn, Co, Cu, Sr).

Descripción geomorfológica del sistema de lagunas temporales:

Dentro del manto eólico del Parque Nacional, se han considerado las áreas descritas en SILJESTROM *et al.* (1994): arenas estabilizadas del norte, ecotono de la vera, área peridunar, dunas móviles y arenas estabilizadas del sur (Figura 1). Las principales características físicoquímicas que diferencian las lagunas de estas áreas son la distancia a la capa freática, la cantidad de arcillas presentes en el perfil edáfico y la conductividad (Figura 4). En las arenas estabilizadas del norte, con mayor antigüedad de los suelos, las lagunas tienen

mayor contenido en arcilla y limo. Es en esta zona donde se encuentra mayor cantidad de lagunas temporales. En el área de las arenas estabilizadas del sur, los fondos lagunares son arenosos y se caracterizan por mayores valores de pH que en las demás zonas, así como mayor conductividad y alto contenido en carbonatos. En esta zona, el nivel freático está más próximo. La mayoría de las lagunas de esta área son zacallones que, profundizados artificialmente, muestran la proximidad del freático. En los fondos lagunares de las arenas móviles se encuentran los suelos más recientes, con altos valores de pH y alta concentración de calcio y sodio, y casi sin acumulación de materia orgánica. En la zona peridunar, se encuentran las lagunas más permanentes de Doñana, en las que los fondos presentan perfiles arenosos con un contenido moderado de sedimentos finos, baja conductividad y ligera acidez en los horizontes más profundo. El horizonte superficial puede presentar altas concentraciones de materia orgánica y sales. En las lagunas de la Vera es donde se observa mayor cantidad de arcillas, que en algunas lagunas se encuentran en las capas más profundas y en otras corresponden al horizonte superficial. Encontramos allí frecuentemente lagunas con sedimentos finos que contribuyen a retener agua en sus fondos y por tanto se caracterizan por su largo hidropereodo.

Flora y Fauna de las lagunas temporales

Vegetación

En las lagunas temporales, las especies que colonizan las cubetas se caracterizan por tener un ciclo de vida anual ajustado al periodo de inundación de las lagunas. Pero además, localizamos especies que sin ser acuáticas, aparecen en los bordes o en las praderas húmedas y que son capaces de resistir la inundación durante periodos amplios y variables. Este tipo de plantas constituyen un porcentaje importante de la vegetación de estos hábitats, pues no solo incrementan la riqueza y diversidad vegetal sino que confiere una estructura de microhábitat que favorece el establecimiento de muchas especies. Según la localización en la cubeta y la forma de vida de la planta, las especies presentes en las lagunas temporales se pueden clasificar en tres grandes biotipos (Tabla 2).

La distribución de las especies difiere según las áreas geomorfológicas: El 90% de las especies registradas se localizaron en lagunas de la zona norte; 65.5% en la zona peridunar; 76% en la Vera; 50% en las dunas móviles y un 40% en el sur. Existe por tanto una diferencia en la riqueza entre las diferentes zonas, siendo más pobres las lagunas de las dunas y del sur, en comparación con el resto de zonas geomorfológicas. La mayor riqueza se concentra sobre todo en las tres primeras áreas (norte, vera y peridunar), y entre ellas, el mayor promedio de especies por laguna está en la zona peridunar. Esto se debe a que es en esta zona donde se localizan las lagunas de mayor extensión y con mayor hidroperiodo, por tanto con mayor heterogeneidad de hábitats para acoger variadas especies.

Sólo hemos registrado 26 especies comunes a las cinco áreas descritas. En su mayoría son especies típicas de medios temporales muy someros, propias de praderas húmedas, que resisten la inundación y se mantienen en el interior de las lagunas durante gran parte de su hidroperiodo. Se trata de amplias praderas de gramíneas, ciperáceas y junceáceas que, junto a otros terófitos, ocupan grandes extensiones de los cuerpos de agua. Sin embargo, en las lagunas del sur, es escaso el número de especies de esta categoría, probablemente asociado

al hecho de que en esta zona la mayoría de los cuerpos de agua son zacallones aislados, excavados artificialmente y sin una cubeta natural que permita el desarrollo de tales praderas.

La existencia de zacallones como medios de mayor permanencia de agua es en la actualidad crucial para el mantenimiento de una flora variada. Son los únicos medios donde actualmente se mantienen las especies con mayores requerimientos de inundación, como es el caso de las especies de *Potamogeton*, de las que algunas de ellas están en la actualidad restringidas exclusivamente a zacallones. En la tabla 2, se destacan las especies con presencia exclusiva o mayoritaria en zacallones, para las que consideramos que la conservación de este tipo de hábitats acuáticos es fundamental.

Zooplankton

El análisis de las muestras de crustáceos planctónicos de 19 lagunas temporales durante un ciclo hidrológico completo ha dado lugar a una lista de 33 de cladóceros y 14 de copépodos (7 ciclópodos, 5 diaptómidos y 2 harpacticoides), además de cinco especies de Anostráceos. El número de especies registrado en cada una de las lagunas muestreadas se observa en la figura 5. Las especies más frecuentes fueron *Chydorus sphaericus* y *Ceriodaphnia quadrangula* entre los cladóceros, así como *Diacyclops bicuspidatus* y *Dyaptomus kenitraensis* entre los copépodos. Cabe destacar la presencia de especies singulares como los endemismos *Daphnia hispanica* y *Dussartius baeticus*, este último incluido como especie vulnerable en la lista roja europea de la UICN.

Macroinvertebrados

La lista taxonómica de los invertebrados registrados en las lagunas de Doñana se observa en la tabla 3, donde se especifican los que no habían sido descritos en estudios anteriores y las áreas en las que se encontraron.

Grandes branquiópodos: La lista de especies de grandes branquiópodos se incrementa a siete especies con los datos de los muestreos de macroinvertebrados realizados a lo largo de todo el parque. Entre ellos destacan especies singulares como

	Estatus conservación	Norte	Vera	Peridunar	Dunas móviles	Sur
MACRÓFITOS FLOTANTES						
<i>Azolla filiculoides</i> Lam.	Exotica	0	0	8	1	3
<i>Lemna gibba</i> L. *	CR	7	2	6	1	16
<i>Lemna minor</i> L.		17	9	15	5	10
<i>Lemna trisulca</i> L. *	CR,DD	0	0	0	2	3
<i>Ricciocarpos natans</i> (L.) Corda *	EN	2	1	2	0	1
<i>Spirodela polyrhiza</i> (L.) Sleichd.	DD	0	0	0	1	0
<i>Wolffia arrhiza</i> (L.) Horkel ex Wimm. *	EN,VU	0	0	0	2	4
MACRÓFITOS SUMERGIDOS						
<i>Apium inundatum</i> (L.) Rchb. fil.	NT,DD	13	4	12	0	0
<i>Callitriche brutia</i> Petagna		30	11	11	3	0
<i>Callitriche lusitanica</i> Schotsman	EN, DD	1	1	3	0	0
<i>Callitriche obtusangula</i> Le Gall	DD	8	6	13	1	0
<i>Callitriche stagnalis</i> L.		15	2	11	1	0
<i>Callitriche truncata</i> Guss.	DD	0	5	4	0	0
<i>Chara aspera</i> C.L.Willdenow		4	1	1	2	5
<i>Chara canescens</i> Desv. & Lois.		1	0	1	0	2
<i>Chara comivens</i> Salzm. ex A. Braun*		3	5	1	2	10
<i>Chara fragilis</i> Desv.		0	1	1	4	9
<i>Chara galioides</i> DC.		0	2	0	0	3
<i>Chara vulgaris</i> L.		0	0	0	5	6
<i>Elatine alsinastrum</i> L.		6	0	1	0	0
<i>Elatine hexandra</i> (Lapierre) DC.	NT	3	2	2	0	0
<i>Elatine macropoda</i> Guss		3	1	0	1	0
<i>Isoetes histrix</i> Bory		1	0	0	0	0
<i>Isoetes velata</i> L.		9	0	1	0	0
<i>Isolepis fluitans</i> (L.) R. Br. *	DD	16	5	1	0	0
<i>Juncus heterophyllus</i> Dufour	NT	66	11	12	6	0
<i>Myriophyllum alterniflorum</i> DC.		50	15	11	4	0
<i>Nitella flexilis</i> (L.) C. Agardh		2	1	2	0	0
<i>Nitella tenuissima</i> (Desv.) Kütz		2	0	0	0	0
<i>Nitella translucens</i> (Pers.) C. Agardh		22	5	3	0	0
<i>Potamogeton lucens</i> L. *	DD	0	1	2	4	1
<i>Potamogeton natans</i> L. *	DD	17	0	0	0	0
<i>Potamogeton pectinatus</i> L. *		7	3	1	2	3
<i>Potamogeton polygonifolius</i> Pourr.	DD	2	0	1	0	0
<i>Potamogeton trichoides</i> Cham & Schlect. *		2	6	2	1	2
<i>Ranunculus peltatus</i> Schrank		56	14	24	9	7
<i>Ranunculus tripartitus</i> DC.		17	5	4	1	0
<i>Ruppia drepanensis</i> Tineo		5	2	1	0	1
<i>Zamichelia obtusifolia</i> Talavera, García-Murillo & Smit	VU	1	4	3	0	5
HELÓFITOS						
<i>Agrostis stolonifera</i> L.		68	15	23	19	4
<i>Anagallis arvensis</i> L.		32	10	9	3	1
<i>Anagallis tenella</i> (L.) L.		21	8	0	1	0
<i>Anthoxanthum ovatum</i> Lag.		5	0	0	1	0
<i>Apium nodiflorum</i> (L.) Lag.		2	0	5	0	0
<i>Armeria gaditana</i> Boiss.	VU,VU	3	0	5	0	0
<i>Arellana fistulosa</i> (Brot.) Blanca & C. Díaz	CR	5	0	3	0	0
<i>Baldellia ranunculoides</i> (L.) Parl.	NT	70	12	19	10	2
<i>Baldellia repens</i> (Lam.) Ooststroom ex Lawalrée	VU	6	3	3	0	0
<i>Bolboschoenus maritimus</i> (L.) Palla		10	3	7	1	1
<i>Carex arenaria</i> L.		0	0	1	0	0
<i>Caropsis verticillato-inundata</i> (Thore) Rauschert	CR	6	0	0	0	0
<i>Carum verticillatum</i> (L.) W.D.J. Koch		7	0	0	0	0
<i>Centaurium maritimum</i> (L.) Fritsch.		4	0	1	0	0
<i>Cicendia filiformis</i> (L.) Delarbre		4	0	0	0	0
<i>Cotula coronopifolia</i> L.		16	7	16	0	0
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.		55	12	23	5	1
<i>Cyperus longus</i> L.		17	2	12	2	2
<i>Damasonium bourgaei</i> Coss.	VU	0	0	0	1	1
<i>Eleocharis multicaulis</i> (Sm.) Desv.	LC	46	11	9	2	1
<i>Eleocharis palustris</i> (L.) Roemer & Schultes	LC	31	7	9	1	1

Proyectos de investigación en parques nacionales: 2011-2014

	Estatus conservación	Norte	Vera	Peridunar	Dunas móviles	Sur
HELÓFITOS (continuación)						
<i>Erica ciliaris</i> L.	VU	4	1	0	0	0
<i>Eryngium corniculatum</i> Lam.	VU	23	3	6	1	0
<i>Frankenia laevis</i> L.		5	3	5	0	0
<i>Galium palustre</i> L.		34	11	10	2	3
<i>Glyceria spicata</i> Guss.	DD	17	4	12	2	2
<i>Gratiola linifolia</i> Vahl	NT	3	1	2	1	0
<i>Holcus lanatus</i> L.		3	0	0	1	0
<i>Hydrocotyle vulgaris</i> L.		30	11	11	4	1
<i>Hypericum elodes</i> L.		30	9	5	0	0
<i>Illecebrum verticillatum</i> L.		55	7	9	1	0
<i>Imperata cylindrica</i> (L.) Rauschel		17	6	2	6	11
<i>Iris pseudacorus</i> L.		1	0	1	0	0
<i>Isolepis cernua</i> (Vahl) Roem. & Schult.		10	1	3	1	0
<i>Isolepis setacea</i> (L.) R. Br.		3	3	1	0	0
<i>Isolepis pseudosetacea</i> (Daveau) Gand.		16	3	7	2	0
<i>Juncus acutus</i> L.		1	3	10	4	11
<i>Juncus rugosus</i> Steud.		5	1	0	0	1
<i>Juncus bulbosus</i> L.		7	2	0	0	0
<i>Juncus bufonius</i> L.		12	2	0	1	0
<i>Juncus effusus</i> L.		26	4	6	1	1
<i>Juncus emmanuelis</i> A. Fern. & J.G. Garcia	DD	1	0	0	0	0
<i>Juncus foliosus</i> Desf.		1	0	0	0	0
<i>Juncus maritimus</i> Lam.		40	13	14	6	20
<i>Juncus pygmaeus</i> Rich. ex Thuill.		9	2	3	0	0
<i>Juncus tenageia</i> Ehrh. ex L. fil.		11	3	1	0	0
<i>Juncus sphaerocarpus</i> Nees		9	0	1	0	0
<i>Kickxia cirrhosa</i> (L.) Fritsch		8	1	1	1	0
<i>Lobelia urens</i> L.		4	0	0	0	0
<i>Lotus hispidus</i> Desf. ex DC.		19	6	8	5	0
<i>Ludwigia palustris</i> (L.) Elliot.		2	0	1	0	0
<i>Lythrum junceum</i> Banks & Solander		34	10	16	4	1
<i>Mentha pulegium</i> L.		64	12	18	7	0
<i>Molinia caelurea</i> (L.) Moench		4	0	0	0	2
<i>Myosotis debilis</i> Pomel		7	3	3	0	1
<i>Myosotis ramossissima</i> Rochel		18	7	14	2	4
<i>Oenanthe fistulosa</i> L.		1	0	3	0	0
<i>Panicum repens</i> L.		67	15	28	14	3
<i>Paspalum paspalodes</i> (Michx) Scribner		19	6	12	0	0
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steudel		2	0	0	0	1
<i>Plantago coronopus</i> L.		4	0	1	0	0
<i>Polygonum maritimum</i> Willd.		2	1	4	1	0
<i>Potentilla erecta</i> (L.) Rauschel		1	0	0	0	0
<i>Pulicaria paludosa</i> Link		4	0	0	0	0
<i>Ranunculus ophiglossifolius</i> Vill.		14	5	12	0	0
<i>Ranunculus trilobus</i> Desf.		6	1	9	2	0
<i>Saccharum ravenae</i> (L.) Murray		5	0	0	0	1
<i>Samolus valerandi</i> L.		1	1	2	0	0
<i>Schoenoplectus corymbosus</i> (Roth ex Roem. & Schult.) J. Raynal		6	7	2	1	0
<i>Schoenoplectus lacustris</i> (L.) Palla		4	2	7	0	0
<i>Schoenoplectus littoralis</i> (Schrad.) Palla		3	2	2	0	0
<i>Schoenus nigricans</i> L.		2	0	1	2	2
<i>Scirpoides holoschoenus</i> (L.) Soják		50	13	14	20	15
<i>Silene laeta</i> (Aiton) Godron		6	3	5	0	0
<i>Spartanium erectum</i> L.		0	0	1	1	0
<i>Spergularia rubra</i> (L.) J. & C. Presl		3	0	3	0	0
<i>Veronica anagallis-aquatica</i> L.		1	0	2	0	0

Tabla 2. Lista de especies de macrófitos (flotantes y sumergidos) y helófitos observados en los muestreos de lagunas, señalando las que aparecen en cada área geomorfológica descrita en Doñana. También se indica su grado de protección según diferentes listas y catálogos. *: Especies que se encuentran principal o exclusivamente en zacallones.

Table 2. Species of floating and submerged macrophytes, and helophytes recorded in sampled ponds, indicating the geomorphological areas where they were present and their conservation status. *: Species mainly or exclusively inhabiting zacallones.

	Adult/Larva	TIPO	DISTRIB.
ACARI			
<i>Hydrachnellae</i>	A	Z	N/S
BASSOMATOPHORA			
<i>Physa</i> spp.	A	TZCP	N/S
<i>Planorbidae</i>	A	TZCP	N/S
NEOTAENIOGLOSSA			
<i>Potamopyrgus antipodarum</i>	A		S
COLEOPTERA			
<i>Bagous</i> spp.	A	ZP	N
<i>Bagous revelieri</i>	A		
<i>Bagous subcarinatus</i>	A		
<i>Bagous vivesi</i>	A		
<i>Stenopelmus rufinasus*</i>	A		
<i>Donacia</i> spp.	L		
<i>Dryops</i> spp.	A/L	TZP	N/S
<i>Dryops luridus</i>	A		
<i>Agabus conspersus</i>	A	ZCP	N/S
<i>Agabus didymus</i>	A	TZ	N/S
<i>Agabus nebulosus</i>	A	ZCP	N/S
<i>Agabus</i> spp.	L	TZP	N
<i>Cybister lateralmarginalis</i>	A/L	TZCP	N/S
<i>Cybister tripunctatus africanus*</i>	A		
<i>Dytiscus circumflexus</i>	A/L	TZ	N/S
<i>Eretes griseus</i>	A/L	T	N
<i>Graptodytes flavipes</i>	A	TZ	N/S
<i>Hydaticus leander</i>	L	TZCP	N
<i>Hydroglyphus geminus</i>	A	TZCP	N/S
<i>Hydroporus gyllenhali</i>	A	TZC	N
<i>Hydroporus lucasi</i>	A	TZCP	N/S
<i>Hygrotus confluentis</i>	A	TZ	N/S
<i>Hygrotus inaequalis</i>	A	Z	S
<i>Hygrotus lagari</i>	A	TZC	N/S
<i>Hydroporus</i> spp. & <i>Hygrotus</i> spp.	L	TZP	N/S
<i>Hyphydrus aubei</i>	A	TZC	N/S
<i>Ilybius montanus</i> & <i>Agabus bipustulatus</i>	A	TZ	N/S
<i>Laccophilus minutus</i>	A/L	TZCP	N/S
<i>Liopteris atriceps</i>	A	TZC	N
<i>Rhantus hispanicus</i>	A	TZCP	N/S
<i>Rhantus suturalis</i>	A	TZ	N/S
<i>Colymbetes fuscus</i>	A	TZC	N/S
<i>Rhantus</i> spp. & <i>Colymbetes fuscus</i>	L	TZP	S
<i>Yola bicarinata</i>	A	Z	S
<i>Gyrinus dejeani</i>	A	TZ	N/S
<i>Gyrinus urinator</i>	A	TZ	N/S
<i>Gyrinus</i> spp.	L	T	N
<i>Haliplus andalusicus</i>	A	TZ	N/S
<i>Haliplus guttatus</i>	A	TZ	N/S
<i>Haliplus lineatocollis</i>	A	TZ	N/S
<i>Haliplus</i> spp.	L	TZ	N/S
<i>Helophorus alternans</i>	A		
<i>Helophorus longitarsis</i>	A		
<i>Helophorus</i> spp.	L	TZCP	N/S
<i>Hydraena rugosa</i>	A		
<i>Limnebius furcatus</i>	A	Z	S
<i>Ochthebius dilatatus</i>	A	T	N
<i>Ochthebius auropallens</i>	A	TZ	N/S
<i>Ochthebius punctatus</i>	A		
<i>Hydrochus flavipennis</i>	A	TZ	N/S
<i>Anacaena lutescens</i>	A	TZCP	N/S
<i>Berosus affinis</i>	A	TZC	N/S
<i>Berosus guttalis</i>	A	TZC	N/S
<i>Berosus signaticollis</i>	A	TZ	N/S

	Adult/Larva	TIPO	DISTRIB.
COLEOPTERA (continuación)			
<i>Berosus</i> spp.	L	TZCP	N/S
<i>Enochrus bicolor</i>	A	TZP	N/S
<i>Enochrus fuscipennis</i>	A	TZC	N/S
<i>Enochrus</i> spp.	L	T	N
<i>Helochares lividus</i>	A	TZC	N/S
<i>Hydrobius convexus</i>	A	T	
<i>Hydrobius fuscipes</i> & <i>Limnoxenus niger</i>	A/L	TZCP	N/S
<i>Hydrochara flavipes</i>	A/L	TZCP	N
<i>Hydrophilus pistaceus</i>	L	ZC	N
<i>Laccobius revelierei</i>	A	T	N
<i>Paracymus scutellaris</i>	A	TZC	N
<i>Hygrobia hermanni</i>	A/L	TZC	N/S
<i>Noterus laevis</i>	A	TZCP	N/S
<i>Hydrocyphon</i> spp.	L	T	
DECAPODA			
<i>Procambarus clarkii</i>	A		
EPEMEROPTERA			
<i>Cloeon dipterum*</i>	L		
<i>Cloeon</i> spp.	L	TZCP	N/S
<i>Caenis</i> spp.*	L	C	N
HAPLOTAXIDA			
<i>Lumbricidae</i> & <i>Sparganophilidae</i>	L		
<i>Tubificidae</i>	A	T	N
HETEROPTERA			
<i>Corixa affinis</i>	A	TZCP	N/S
<i>Micronecta scholzi</i>	A	TZCP	N/S
<i>Paracorixa concinna</i>	A		
<i>Sigara lateralis</i>	A	TZC	N/S
<i>Sigara scripta</i>	A	TZ	N/S
<i>Sigara selecta</i>	A	TZ	N/S
<i>Sigara stagnalis</i>	A	TZ	N/S
<i>Trichocorixa verticalis</i>	A	TZ	N/S
<i>Gerris cf maculatus</i>	A	TZC	N/S
<i>Gerris thoracicus</i>	A	TZCP	N/S
<i>Gerris</i> spp.	L	TZCP	N/S
<i>Microvelia pygmaea</i>	A	T	
<i>Naucoris maculatus</i>	A	TZ	N/S
<i>Nepa cinerea</i>	A	TZC	N/S
<i>Ranatra linearis*</i>	A		
<i>Anisops sardeus</i>	A	TZCP	N/S
<i>Notonecta glauca</i> ssp. <i>Glauca</i>	A	TZCP	N/S
<i>Notonecta glauca</i> ssp. <i>meridionalis</i>	A	TZC	N/S
<i>Notonecta maculata</i>	A	TZ	N/S
<i>Notonecta viridis</i>	A	TZC	N/S
<i>Notonectidae</i> spp.	L	TZCP	N/S
<i>Plea minutissima</i>	A	TZCP	N/S
<i>Saldidae</i>	A		
ISOPODA			
<i>Asellus aquaticus</i>	A		
LUMBRICULIDA			
<i>Lumbriculidae</i>	A		
NOTOSTRACA			
<i>Triops mauritanicus</i>	A	T	N
SPINICAUDA			
<i>Cyzicus grubei</i>	A	T	S
<i>Maghrebestheria maroccana</i>	A	T	N
ANOSTRACA			
<i>Branchipus cortesi</i>	A	T	N
<i>Branchipus schaefferi</i>	A	T	N
<i>Chirocephalus diaphanus</i>	A		
<i>Streptocephalus torvicornis</i>	A	T	N/S

	Adult/Larva	TIPO	DISTRIB.
ANOSTRACA (continuación)			
<i>Tanymastix stagnalis</i>	A	T	N
ODONATA			
<i>Aeshna mixta</i>	L	TZC	S
<i>Anax imperator</i>	L		
<i>Hemianax ephippiger</i>	L		
<i>Coenagrion scitulum</i>	L	TZ	N
<i>Ischnura graellsii</i>	I	TZP	N/S
<i>Lestes barbarus</i>	I	TZ	N
<i>Lestes macrostigma</i>	L	T	N
<i>Lestes virens</i>	L	TZ	N/S
<i>Crocothemis erythraea</i>	L	TZ	N/S
<i>Sympetrum fonscolombii</i>	L	TZCP	N/S
<i>Sympetrum meridionale</i>	L	T	N
<i>Sympetrum striolatum</i>	L	TZC	N
<i>Orthetrum chrysostigma</i>	L	Z	S
<i>Orthetrum cancellatum</i>	L	Z	S
DIPTERA			
<i>Ceratopogoninae</i>	L		
<i>Chaoboridae: Chaoborus spp.</i>	L	T	N
<i>Chironomidae: Chironomus plumosus</i>	L	TZCP	N/S
<i>Culicidae</i>	L	TZC	N/S
<i>Dixidae: Dixia spp.</i>	L	T	N
<i>Dolichopodidae</i>	L	T	N
<i>Ephydriidae</i>	L	TZ	S
<i>Orthocladiinae</i>	L	TZC	N/S
<i>Rhagionidae</i>	L	T	N
<i>Scatophagidae</i>	L		
<i>Sciomyzidae</i>	L	T	N
<i>Syrphidae</i>	L		
<i>Tabanidae</i>	L	T	
<i>Tanypodinae</i>	L	TZC	N/S
<i>Thaumelidae</i>	L		
<i>Tipulidae</i>	L	T	N

Tabla 3. Lista taxonómica de los macroinvertebrados capturados en las lagunas del Parque Nacional de Doñana. Se indica el tipo de lagunas en que se registraron (T:lagunas temporales, Z: zacallón, C:caño, P: permanente) y si se encontraron en la mitad norte (N) o sur (S) del Parque (según FLORENCIO *et al.* 2014). *: Especies que no se habían descrito en estudios previos.

Table 3. Taxonomical list of macroinvertebrates recorded in temporary ponds from Doñana National Park. The pond type in which the species were recorded is indicated (T: temporary ponds, Z: zacallón, C: stream, P: permanent) as well as if they were located in the northern (N) or southern (S) areas of the park (after FLORENCIO *et al.* 2014). *: Species not described in previous studies.

Branchipus cortesi, *Triops baeticus* y *Maghrebetheria maroccana* (endemismos ibérico, e iberomarroquí). Además, se han registrado en muestreos anteriores al endemismo ibérico *Cyzicus grubei* y a *Streptocephalus torvicornis*. Estas especies son propias de lagunas muy efímeras, y en Doñana se localizaron en lagunas someras de las arenas del norte, la vera y dunas móviles. En las lagunas de Doñana los grandes branquiópodos no son abundantes, siendo *Triops baeticus* la especie más frecuente.

Coleópteros: La lista de coleópteros acuáticos de las lagunas de Doñana se eleva a 57 especies, destacando la presencia de especies como *Eretes griseus*, y la gran abundancia del hidrofilido *Enochrus fuscipennis*, la primera ausente y la segunda rara en comunidades del Sureste Peninsular. También destacan *Agabus conspersus*, *Cybister tripunctatus africanus*, *Rhantus hispanicus*, *Hydaticus leander*, *Berosus guttalis*, *Hydrochus flavipennis*, *Hydrochara flavipes* y *Dytiscus circumflexus*, que también se consideran raras en otras localidades del sur. Excepto *H. leander* que puede considerarse una especie localmente rara, las demás son comunes en Doñana (FLORENCIO *et al.* 2013 y 2014a).

Cabe destacar también la presencia del gorgojo exótico *Stenopelmus rufinasus*, cuyo ciclo de vida está asociado a la invasión del helecho acuático *Azolla filiculoides*, principalmente asociado a la marisma. Aunque este coleóptero exótico no es habitual en las lagunas temporales, se encuentra ocasionalmente en estos medios sin la presencia de *Azolla*, ya que parece que los utiliza para su dispersión (FLORENCIO *et al.* 2015).

Heterópteros acuáticos: En total se han registrado 18 especies de heterópteros. Algunas de ellas son muy abundantes, presentándose hasta en el 73% de las lagunas muestreadas, como es el caso de *Corixa affinis*. Asimismo *Gerris thoraxicus* y *Anisops sardus* aparecieron en el 64 y 62% respectivamente

Cabe destacar la presencia de *Trichocorixa verticalis*, una especie exótica y nativa de la costa oeste de Norteamérica y de algunas islas del Caribe. En las lagunas temporales de Doñana apareció de forma ocasional a través de individuos dispersantes aislados en general, en los años 2006 y 2007, pero es más abundante en la marisma circundante (RODRÍGUEZ-PÉREZ *et al.* 2009). En el periodo de estudio, sin embargo, solo la hemos encontrado en tres lagunas o zacallones del sur del parque.

Odonatos: La presencia de odonatos es indicadora de la calidad de los hábitats acuáticos que utilizan para su reproducción. En este caso se combina la presencia de larvas en las lagunas muestreadas con censos de adultos en vuelo alrededor de los puntos de muestreo.

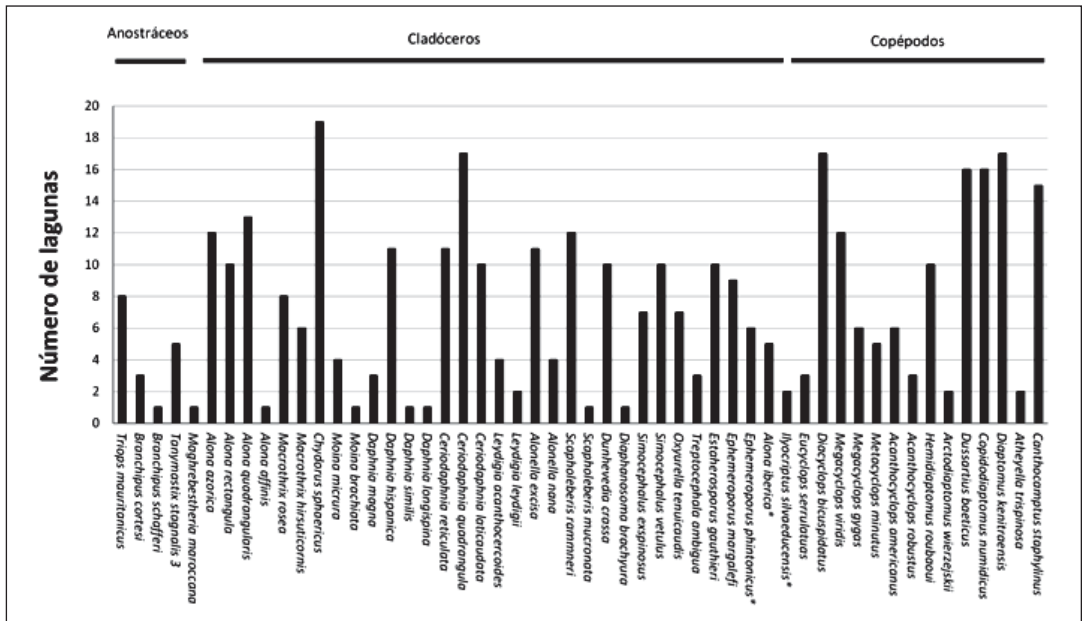


Figura 5. Especies de crustáceos planctónicos registrados en 19 lagunas temporales, indicándose en número de lagunas en que se ha encontrado.

Figure 5. Species of planktonic crustaceans recorded in 19 temporary ponds, indicating the number of ponds in which each species was found.

Además de estimar la abundancia de las especies de odonatos en Doñana en los años 2012, 2013 y 2014, se ha hecho una recopilación bibliográfica de todos los estudios que incluyen datos de odonatos en esta área (DÍAZ-PANIAGUA *et al.* 2014a). Existen datos sobre la fauna de odonatos en Doñana desde 1959. En total se han citado 43 especies, entre las que algunas de ellas se encuentran catalogadas con alto grado en categorías de conservación. Por ello, el área de Doñana se considera en la actualidad como un punto de especial interés para la fauna de odonatos (CORDERO 2006). Sin embargo, a lo largo de nuestro estudio sólo se han registrado 25 especies (Tabla 4), entre las que destacan por su estado de conservación vulnerable *Lestes macrostigma* y *Coenagrion scitulum*. Cabe señalar que *Lestes macrostigma* es una especie con tendencias regresivas en otras áreas circunmediterráneas, y que llegó a considerarse la probabilidad de su extinción en Doñana en 2005 (FERRERAS-ROMERO *et al.* 2005). Sin embargo, nuestros muestreos indican que en la actualidad alcanza altos índices de abundancia, lo cual se ha observado especialmente en 2013 y 2014.

En 2013 se contabilizó como la tercera especie con mayor abundancia registrada, y en 2014, fue la más abundante

En las lagunas temporales, a lo largo del periodo de estudio se han registrado larvas de 13 especies distintas, siendo *Ischnura graellsii* la especie más frecuente, seguida de *Sympetrum fonscolombii* y *Lestes virens* (Tabla 3). Cabe destacar también la frecuente presencia de las larvas de *Sympetrum meridionale*, ya que esta especie se considera actualmente en regresión en España. A pesar de que *Lestes macrostigma* resultó una especie abundante en los últimos años del periodo de estudio, sólo hemos detectado sus larvas en cuatro de las lagunas muestreadas.

Otros macroinvertebrados: Otros grupos que se han registrado en los muestreos, aunque no se han identificado a nivel específico son los gasterópodos, de los que se encuentran de la Familia Planorbidae, Ancillidae, así como *Physa acuta*. También se ha detectado la presencia de Planarias

en dos lagunas muy efímeras. Los efemerópteros, la mayoría del género *Cloëon* se observaron en un 32% de lagunas.

No se han contabilizado los dípteros.

Anfibios

En general, la distribución de las especies detectada en estos años no difiere de la descrita para periodos anteriores (DÍAZ-PANIAGUA *et al.* 2006). En las lagunas temporales hemos registrado 10 de las 11 especies de Doñana, ya que no hemos observado a *Pelodytes ibericus*, especie que en Doñana se reproduce principalmente en la marisma. De las cinco áreas geomorfológicas, la que mantiene mayor riqueza de especies de anfibios es la del norte, que contiene las 10 especies, pero también la Vera y las lagunas peridunares tienen una alta riqueza (Figura 6). Todas ellas tienen similar riqueza media por laguna (entre 2,3 - 2,7 especies/laguna).

Hyla meridionalis alcanza las mayores frecuencias de ocupación en las lagunas de la Vera; y *Pelophylax perezii* es especialmente más abundante en el sur que en ningún otro área, debido a que la mayoría de los medios muestreados en esta

zona son zacallones permanentes, en los que además no se ha introducido el cangrejo exótico. Los tritones pigmeos tienen mayor ocupación de lagunas en la zona peridunar, y en las del norte. Los gallipatos tienen una ocupación similar por todo el parque, excepto en la Vera. Los sapos corredores aparecen principalmente en las lagunas del norte y en las dunas móviles, y son más escasos en el sur.

Cambios históricos recientes en las lagunas

Históricamente las lagunas del Parque Nacional de Doñana se han caracterizado por una gran variabi-

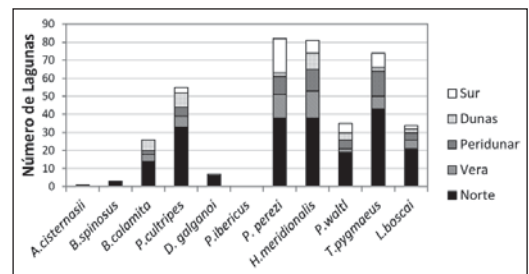


Figura 6. Número de lagunas de cada área geomorfológica en las que se han registrado cada especie de anfibio.

Figure 6. Number of ponds from different geomorphological areas in which each amphibian species was recorded.

ESPECIES	Criterios conservación	ESPECIES	Criterios conservación
<i>Coenagrion scitulum</i>	LC ¹ , VU ² , VU ³	<i>Anax parthenope</i>	LC
<i>Erythromma lindenii</i>	LC	<i>Brachythemis impartita</i>	
<i>Erythromma viridulum</i>	LC	<i>Crocothemis erythraea</i>	LC
<i>Ischnura graellsii</i>	LC	<i>Diplacodes lefebvrii</i>	LC
<i>Lestes viridis</i>	LC	<i>Orthetrum cancellatum</i>	LC
<i>Lestes barbarus</i>	NT1	<i>Orthetrum chrysostigma</i>	LC
<i>Lestes macrostigma</i>	NT ¹ , VU ² , VU ³	<i>Orthetrum coerulescens</i>	LC
<i>Lestes virens</i>	LC	<i>Orthetrum trinacria</i>	LC
<i>Sympetma fusca</i>	LC	<i>Sympetrum fonscolombii</i>	LC
<i>Aeshna mixta</i>	LC	<i>Sympetrum meridionale</i>	LC ¹ , DD ³
<i>Anax ephippiger</i>	LC	<i>Sympetrum striolatum</i>	LC
<i>Anax imperator</i>	LC	<i>Trithemis annulata</i>	LC

Tabla 4. Lista de especies de odonatos registrados en Doñana en 2011, 2012 y 2013, indicando la categoría de conservación de cada una. Mediterranean Red List IUCN¹, Andalucía Libro rojo², España Libro rojo³.

Table 4. Odonata species recorded in Doñana in 2011, 2012 and 2013, with indication of their conservation status. Mediterranean Red List IUCN¹, Andalucía Red list², Spain Red list³.

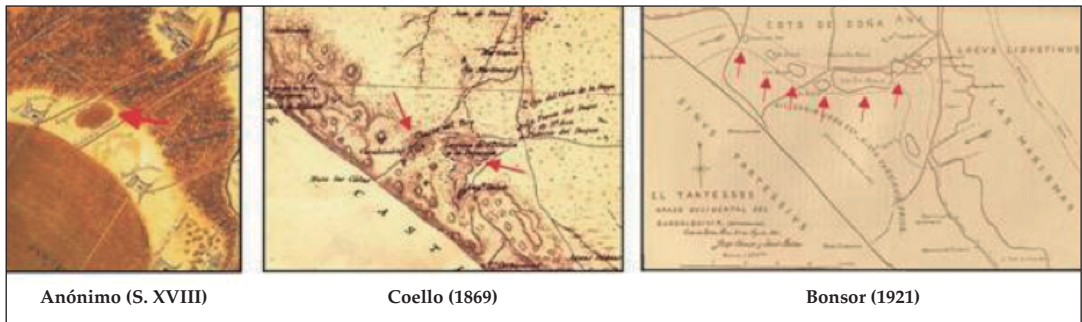


Figura 7. Las lagunas peridunares a través de diferentes períodos históricos.

Figure 7. Peridune ponds across different historical periods.

lidad interanual a escala secular. Aunque esta situación está vinculada a las tendencias temporales propias del clima mediterráneo, la extensión de las lagunas ha ido cambiando progresivamente en los últimos siglos. Un caso bien conocido es el de las lagunas peridunares -como Santa Olalla- que desde el S. XVII se han visto mermadas como consecuencia de los cambios en las tendencias de precipitación, y también por los impactos derivados de la actividad humana. Estos datos se conocen -en gran medida- gracias a las crónicas de algunos cortesanos de Felipe IV y Felipe V que describían las cacerías reales en los humedales de Doñana (ESPINOSA 1624). Hoy día sabemos que la laguna de Santa Olalla, en el pasado, tenía una extensión mucho mayor y que, probablemente, englobaba a las cubetas lagunares de otras lagunas que actualmente están individualizadas (SOUSA *et al.* 2009). Entre principios y mediados del S. XVIII este conjunto sufre una reducción próxima a la mitad de su superficie original (como describen legajos fechados en 1769) debido a la invasión de la cubeta lagunar por la vanguardia de las dunas activas (GRANADOS 1987). Este proceso -que también afecta a la vegetación original- coincide con un período prolongado de sequías y también con diversos impactos derivados de la acción del hombre (incluyendo algunos incendios). La aparición de períodos climáticamente más húmedos a principios y finales del S. XIX permite que, nuevamente, la superficie de las lagunas peridunares sea mucho más extensa que en la actualidad. Esto se puede ver reflejado en la cartografía histórica de la época (Figura 7), como la de Francisco

Coello en 1869, o en las descripciones del arqueólogo Jorge Bonsor (1920-1921). Desde finales del S. XIX (tras el último pulso húmedo del período climático conocido globalmente como Pequeña Edad del Hielo), las lagunas peridunares reducen su superficie alrededor de un 70 %, en un proceso donde los impactos climáticos derivados de los períodos secos se ven aumentados sinérgicamente por diferentes procesos de origen antropogénico. La evolución futura de las tendencias climáticas puede seguir afectando a las lagunas, de forma especialmente significativa, si estos impactos se ven profundamente intensificados por las extracciones de agua. Ello equivaldría a períodos de sequía mucho más intensos y prolongados.

Amenazas detectadas para la conservación del sistema

Especies exóticas

Las principales especies exóticas que se encuentran en las lagunas temporales son el cangrejo rojo americano (*Procambarus clarkii*), la gambusia (*Gambusia holbrooki*), el helecho exótico *Azolla filiculoides*, el corixido *Trichochorixa verticalis* y el curculiónido *Stenopelmus rufinasus*. También se han detectado otras especies vegetales exóticas (*Cotula coronopifolia* o *Paspalum paspalodes*) que no han demostrado un carácter invasor.

Cangrejos y gambusias, son las especies que se encuentran con mayor frecuencia y pueden oca-

sionar mayor impacto sobre la flora y fauna de las lagunas temporales. Ambas especies alcanzan un gran número de lagunas temporales en periodos muy lluviosos, en que se producen grandes inundaciones que permiten la conectividad e incluso conexión entre lagunas (Figura 8). Posteriormente, con la desecación estival, la mayoría de ellos se mueren, pero sobreviven en los medios que permanecen con agua, que en la mayoría de los casos son zacallones (DÍAZ-PANIAGUA *et al.* 2013, ROMÁN 2014). Existen una serie de zacallones de las arenas estabilizados del norte, en los que a pesar de que se encuentran aislados y muy distantes de las principales áreas del cangrejo, se mantienen núcleos poblacionales de esta especie exótica, así como de gambusias, que causan un impacto negativo importante, reduciendo especialmente su capa de macrófitos. Hay que destacar la ausencia de estas especies exóticas en las lagunas del sur del parque.

Tendencias de desecación en el sistema de lagunas

La mayoría de las lagunas de Doñana están situadas sobre suelos arenosos muy permeables y con muy poca capacidad de retención del agua. Las lagunas existen gracias al gran acuífero sobre el que se localizan, y las oscilaciones de los niveles de las aguas subterráneas son las que producen sus ciclos de inundación y desecación. Por tanto, la existencia del sistema de lagunas depende, principalmente, del nivel de conservación del acuífero.

La mayor amenaza que podría sufrir el sistema de lagunas es su desecación, que se produciría si los niveles de las aguas subterráneas no fueran lo suficientemente elevados para alcanzar la superficie topográfica del terreno. El acuífero de Doñana es muy extenso (ocupa una superficie de alrededor de 3400 Km² repartidos casi al 50% entre las arenas y la marisma), pero sufre enormes presiones, entre las que destacan las extracciones para regadíos en áreas colindantes o para abastecimiento de aguas urbanas, en particular para zonas turísticas situadas en las proximidades o colindantes con el parque (ver por ejemplo CUSTODIO *et al.* 2009). Las extracciones de

aguas subterráneas se vienen haciendo desde hace muchos años, pero se han ido intensificando a partir de los años 90, llegando en algunas zonas a producir descensos de los niveles piezométricos muy considerables, como por ejemplo de 16 m a 20 m en las zonas del norte del parque (según COMPAÑÍA GENERAL DE SONDEOS 2008). Existen estudios previos que han advertido hace ya muchos años de los riesgos de desecación que estas extracciones podrían causar a las lagunas (SUSO & LLAMAS 1990, 1993; CUSTODIO *et al.* 2009). Estas predicciones están confirmándose en los años recientes. Un estudio realizado con teledetección, analizando la superficie de inundación de las lagunas en las últimas décadas, detectó el acortamiento del hidropereodo de las lagunas temporales de la Reserva Biológica (GÓMEZ-RODRÍGUEZ *et al.* 2010). Un síntoma más evidente aún del deterioro del acuífero es la desecación completa de determinadas lagunas, y los extremadamente bajos niveles a los que ha

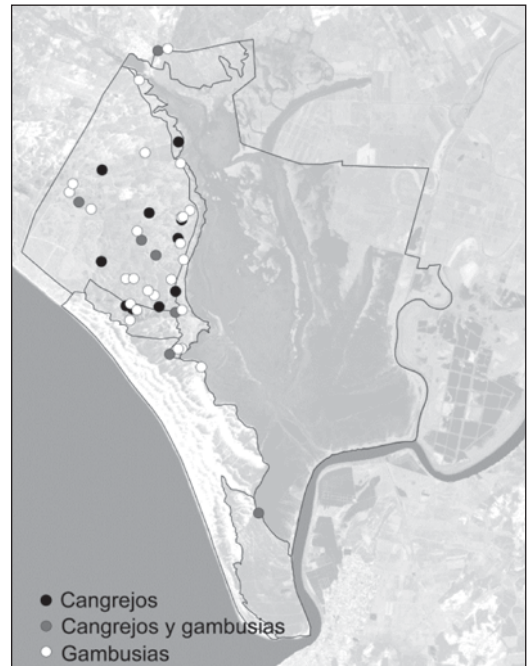


Figura 8. Lagunas en las que se detectaron cangrejos y gambusias.
Figura 8. Ponds with crayfish and mosquitofish.



llegado en los últimos años la única laguna permanente del parque, la laguna de Santa Olalla (Figura 9).

A lo largo de nuestro periodo de estudio se ha observado una notable reducción del hidroperiodo de las mayores lagunas de Doñana: las lagunas peridunares. Este sistema de lagunas incluye las de mayor hidroperiodo de parque (incluyendo las permanentes) y por su proximidad a una urbanización turística, está afectado por las extracciones que se realizan para su abastecimiento de aguas. Dos lagunas de este sistema están actualmente desecadas: Laguna del Brezo (seca desde aproximadamente 1978, según HOLLIS *et al.* 1989) y la laguna del Charco del Toro (el inicio de su desecación progresiva se detecta a partir de 1998-2000, según COLETO 2003).

Los cambios más preocupantes en la inundación de estas lagunas se están evidenciando en los años más recientes. Los años hidrológicos 2009-2010 y 2010-2011 fueron muy lluviosos, y produjeron una magnífica inundación en todas las lagunas de Doñana. Sin embargo, a partir del siguiente ciclo hidrológico se observa la incapacidad actual del sistema para mantenerse en periodos relativamente secos. El ciclo 2011-2012 fue un año con precipitaciones por debajo de la media (330 mm.), pero no inferiores a otros años secos aislados anteriores, como el 2005 (170 mm. de precipitación) o el 2009 (253 mm. de precipitación total). En 2012 observamos que no se produjo la inundación de la mayoría de las lagunas temporales del sistema, y solo los zacallones mantuvieron agua, algunos de ellos en muy mal estado. Además, en este año observamos cómo se secaron en verano lagunas que se han considerado anteriormente semipermanentes, como la laguna Dulce y el Sopotón, a la vez que la mayor laguna, Santa Olalla llegó a unos niveles de inundación extremadamente bajos (Figura 9).

Figura 9. Fotos aéreas de la laguna de Santa Olalla tomada en verano de 2004 (año lluvioso) y 2005 (año muy seco) y de los bajos valores de inundación alcanzados en los sucesivos veranos de 2012, 2013 y 2014.

Figure 9. Aerial photographs of Santa Olalla Pond taken in summer 2004 (wet year) and 2005 (dry year) and of summers of the recent years 2012, 2013 and 2014, in which the pond reached very low inundation levels.

Utilizando las imágenes del satélite Landsat, se ha podido estimar la superficie inundada de las lagunas desde 1974 (1984 para las lagunas de menores dimensiones). Estos datos revelan que todas las lagunas son actualmente mucho más dependientes de la precipitación anual de lo que lo eran hace varias décadas. Esto se observa con más claridad observando la variación de la única laguna que actualmente podría seguir considerándose permanente en el parque, la laguna de Santa Olalla, que mantenía una superficie más o menos estable todos los veranos (excepto en periodos de extrema sequía) hasta 1990, pero se ha ido haciendo más dependiente de las lluvias a partir del año 2000 (Figura 10), por lo que podemos decir que se está temporalizando (DÍAZ-PANIAGUA & ARAGONÉS 2015). La temporalización de las lagunas más permanentes implica la reducción del gradiente de hidroperiodo del sistema de lagunas y una pérdida importante de especies, tanto las propias de este tipo de lagunas como de aquellas que las utilizan como refugios estivales.

DISCUSIÓN

La importancia del sistema de lagunas de Doñana radica en la gran cantidad de lagunas y su elevada heterogeneidad, lo que le permite albergar a un gran número de especies, muchas de ellas singulares, al ser exclusivas de este tipo de medios acuáticos. Su localización en el interior de un parque nacional, le ofrece un alto grado

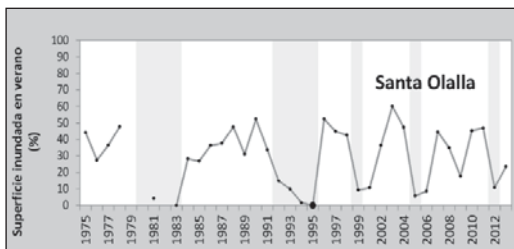


Figura 10. Variación de la superficie inundada en verano en la laguna de Santa Olalla (expresado en % sobre la superficie inundada máxima de la laguna).

Figure 10. Variation of the summer inundated area of Santa Olalla Pond (in % over the maximum inundation level).

de protección que garantiza en cierta medida su conservación. A pesar de ello, está sometido a amenazas importantes que le llegan principalmente del exterior, entre las que hay que destacar sobre todo las relacionadas con la sobreexplotación del acuífero, causada por los cultivos extensivos de los alrededores del parque o por el abastecimiento a núcleos urbanos próximos. Para mantener y conservar el complejo entramado de hábitats y especies singulares que conforman las lagunas del Parque Nacional de Doñana es necesario mantener la integridad de todo el ciclo hidrológico, incluyendo la alimentación y los ciclos naturales de inundación de las lagunas. La presiones a las que se ve sometido el sistema de lagunas tienen como consecuencia más directa, además del riesgo de reducción de su superficie, la reducción del número de especies, es decir, una disminución de su biodiversidad, entre las que se perderían especies raras y vulnerables, que suelen ser características de este tipo de medios temporales (MÉDAIL 2004).

La introducción de especies exóticas es una de las amenazas actuales del sistema de lagunas, destacando el cangrejo rojo americano por su gran impacto negativo sobre poblaciones de anfibios y de especies vegetales. Para esta y otras especies acuáticas exóticas, como la gambusia o incluso determinadas especies vegetales invasoras, como por ejemplo *Azolla filiculoides*, la temporalidad del medio constituye una defensa efectiva. Así, aunque Doñana fue una de las primeras localidades en que se introdujo el cangrejo americano en Europa, sus poblaciones de anfibios no se han visto tan afectadas como las que se describen en otras zonas europeas (CRUZ *et al.* 2006, 2008; FICETOLA *et al.* 2011), ya que en la mayoría de las lagunas temporales de Doñana, los cangrejos no resisten el periodo de desecación estival. Sin embargo, cuando colonizan zacallones pueden mantener pequeños núcleos poblacionales. Desde este punto de vista, los zacallones ejercen un efecto negativo sobre el sistema de lagunas, permitiendo la permanencia de especies invasoras, y constituyendo pequeños focos de dispersión desde donde pueden colonizar otras lagunas en épocas de inundación.

El otro problema, de mayor importancia, es la tendencia generalizada de reducción de hidroperiodo detectada por diversos estudios (COLETO 2003; SERRANO & SERRANO 1996; GÓMEZ-RODRÍGUEZ *et al.* 2010), a lo que también podemos llamar tendencias de desecación de las lagunas. El acortamiento del hidroperiodo lleva consigo la desaparición de lagunas. Inicialmente son las de más corta duración las que no se inundan o lo hacen con menor frecuencia, pasando las de hidroperiodo intermedio a ser de corto hidroperiodo. La pérdida más importante es, sin embargo, la de lagunas de largo hidroperiodo o las más permanentes, que desaparecen como tal y, con ellas, las especies que requieren amplios ciclos de inundación, como determinados grupos de odonatos, de macrófitos (como los flotantes, por ejemplo), o algunas especies de anfibios propias de medios permanentes (como las ranas o los sapos comunes) o de largo periodo larvario, como los sapos de espuelas.

Estas amenazas llevan consigo importantes pérdidas de diversidad y riqueza, que serán irremediables si no se toman medidas para impedirlo. Los datos obtenidos en las lagunas de Doñana, especialmente los de vegetación, revelan que algunas de las especies importantes, que estaban asociadas a los medios más permanentes, como las grandes lagunas, en la actualidad se encuentran exclusiva o principalmente en zacallones. Estos medios cubren un papel importante como refugio de los coleópteros y heterópteros dispersantes, como hábitats de reproducción de libélulas de periodos larvarios largos, o de determinados anfibios. Además, constituyen prácticamente los únicos hábitats acuáticos que quedan en el manto eólico en periodos de sequía, y los principales en las zonas más secas del parque, como las de las arenas del sur. Por ello, en la actualidad, ya no hay que considerar que el papel de los zacallones es mantener agua para el ganado o la fauna, sino que han adquirido un papel más importante: Actualmente constituyen hábitats acuáticos permanentes que actúan como reservorio de las especies que requieren mayores ciclos de inundación, que

ya no se encuentran en las mayores lagunas de Doñana. Por ejemplo, las especies de *Potamogeton* (*P. lucens* y *P. natans*), solo las encontramos hoy día en zacallones, mientras que hace varias décadas se registraban en las grandes lagunas (GALIANO & CABEZUDO 1976; CASTROVIEJO 1980; RIVAS-MARTÍNEZ *et al.* 1980). La conservación y adecuación de zacallones puede considerarse una alternativa para evitar la pérdida de biodiversidad del sistema, aunque debe también evitarse en ellos el establecimiento de especies exóticas.

Lo más urgente y necesario es conseguir el mantenimiento del acuífero con los niveles adecuados para asegurar la persistencia del sistema de lagunas. El manejo y gestión de los zacallones no es una medida definitiva para solucionar los problemas que en la actualidad afronta la conservación del sistema de lagunas, pero sí puede contribuir a evitar la pérdida de biodiversidad que se está produciendo, mientras que no se consigan solucionar los graves problemas de conservación del acuífero.

AGRADECIMIENTOS

A lo largo de este proyecto hemos contado con el apoyo del personal del Parque Nacional de Doñana, entre los que queremos destacar el gran interés y apoyo mostrado por su anterior director, Juan Carlos Rubio, así como por Dolores Cobo. La colaboración prestada por la guardería del parque ha sido fundamental para localizar muchos de los puntos muestreados, transmitiéndonos además sus conocimientos del área, que son en muchos casos esenciales para comprender el funcionamiento del sistema. En particular, agradecemos a Carmelo Espinar, Pedro Luis Medina, y Muriel su colaboración. Igualmente, este proyecto no hubiera podido desarrollarse sin la infraestructura y apoyo de la Reserva Biológica de Doñana, destacando por su colaboración e interés a Luis Gutiérrez, Jaime Robles, Rafa Laffitte, Fernando Ibáñez, Rafael Martín Guitart y Juan J. Negro. Agradecemos también el apoyo técnico de Isabel Afán y David Aragonés, del LAST-EBD.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BILTON, D. T., L. MCABENDROTH, P. NICOLET, A. BEDFORD, S. D. RUNDLE, A., FOGGO & P.M. RAMSAY. 2009. Ecology and conservation status of temporary and fluctuating ponds in two areas of Southern England. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 19: 134-146.
- BRÖNMARK, C. & HANSSON, L.A. 2005. *The Biology of lakes and Ponds. Biology of Habitats.* Oxford Univ. Press
- CASTROVIEJO *et al.* 1986-2012 *Flora ibérica* 1-8, 10-15, 17-18, 21. Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid.
- CÉRÉGHINO, R., BIGGS, J., OERTLI, B. & DECLERCK, S. 2008. The ecology of European ponds: defining the characteristics of a neglected freshwater habitat. *Hydrobiologia* 597: 1-6.
- CIRUJANO, S., CAMBRA, J., SÁNCHEZ-CASTILLO, P.M., MECO, N. & FLOR ARNAU, N. 2008. *Flora Ibérica. Algas Continentales. Carófitos (Characeae).* Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid.
- CIRUJANO, S., MECO, A. & GARCÍA-MURILLO, P. 2014. *Flora acuática española. Hidrófitos vasculares.* Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid.
- COLETO, C. 2003. *Funciones hidrológicas y biogeoquímicas de las formaciones palustres hipogénicas de los mantos eólicos litorales de El Abalario-Doñana (Huelva).* Tesis Doctoral. Universidad autónoma de Madrid.
- COLLINSON, N.H., BIGGS, J., CORFIELD, A., HODSON, M.J., WALKER, D., WHITFIELD, M. & WILLIAMS, P.J. 1995. Temporary and permanent ponds: an assessment of the effects of drying out on the conservation value of aquatic macroinvertebrate communities. *Biological Conservation* 74: 125-133.
- COMPAÑÍA GENERAL DE SONDEOS. 2008. *Situación Hidrodinámica actual de la Unidad Hidrogeológica Almonte-Marismas. Año hidrológico 2004-2008.* Confederación Hidrográfica del Guadalquivir. Ministerio de Medio ambiente. Dirección General del Agua. Sevilla
- CORDERO, A. 2006. Spain. En: J.K Dijkstra, & R. Lewington: *Field Guide to the Dragonflies of Britain and Europe.* Pp. 53-54. British Wildlife Publishing, The Old Dairy, Milton on Stour, Gillingham, Dorset, UK.
- CRUZ, M. J., REBELO, R. & CRESPO, E. G. 2006. Effects of an introduced crayfish, *Procambarus clarkii*, on the distribution of south western Iberian amphibians in their breeding habitats. *Ecography* 29: 329-338.
- CRUZ, M. J., SEGURADO, P., SOUSA, M. & REBELO, R. 2008. Collapse of the amphibian community of the Paul do Boquilobo Natural Reserve (central Portugal) after the arrival of the exotic American crayfish *Procambarus clarkii*. *Herpetological Journal* 18: 197-204.
- CUSTODIO, E., MANZANO, M. & MONTES, C. 2009. *Las aguas subterráneas en Doñana. Aspectos ecológicos y sociales.* Agencia Andaluza del Agua, consejería de Medio Ambiente, Sevilla.
- DÍAZ-PANIAGUA, C. & ARAGONÉS, D. 2015. Permanent and temporary ponds in Doñana National Park (SW Spain) are threatened by desiccation. *Limnetica* 34: 407-424.
- DÍAZ-PANIAGUA, C., GÓMEZ RODRÍGUEZ, C., PORTHEAULT, A. & DE VRIES, W. 2006. Distribución de los anfibios del Parque Nacional de Doñana en función de la densidad y abundancia de los hábitats de reproducción. *Revista Española de Herpetología* 20: 17-30.
- DÍAZ-PANIAGUA, C., FERNÁNDEZ-ZAMUDIO, R., FLORENCIO, M., GARCÍA-MURILLO, P., GÓMEZ-RODRÍGUEZ, C., PORTHEAULT, A., SERRANO, L. & SILJESTRÖM, P. 2010. Temporary ponds from the Doñana National Park: A system of natural habitats for the preservation of aquatic flora and fauna. *Limnetica* 29: 41-58.
- DÍAZ-PANIAGUA, C., MARTÍN-FRANQUELO, R., DE LOS REYES, L., FERNÁNDEZ-DÍAZ, P. & PRUNIER, F. 2014a. The dragonflies of Doñana: 1959-2013. *Boletín Rola* 4: 5-25.

- DÍAZ-PANIAGUA, C., KELLER, C., FLORENCIO, M., ANDREU, A.C., PORTHEAULT, A., GÓMEZ-RODRÍGUEZ & C. GÓMEZ-MESTRE, I. 2014b. Rainfall stochasticity controls the distribution of invasive crayfish and its impact on amphibian guilds in Mediterranean temporary waters. *Hydrobiologia* 728: 89-101.
- ESPINOSA, P. de 1624. Bosque de Doñana. Demostraciones que hizo el Duque VIII de Medina Sidonia a la presencia de S. M. el rey Felipe IV en el Bosque de Doñana. Reedición de Padilla Libros (1994), Sevilla.
- FERNÁNDEZ-ZAMUDIO, R., GARCÍA-MURILLO, P., DÍAZ-PANIAGUA, C. 2016. Aquatic plant distribution is driven by physical and chemical variables and hydroperiod in a mediterranean temporary pond network. *Hydrobiologia* 774: 123-135.
- FERRERAS-ROMERO, M., JOCHEN, F. & MÁRQUEZ-RODRÍGUEZ, J. 2005. Sobre la situación actual de *Lestes macrostigma* (Eversmann, 1836) (Insecta: Odonata) en el área de Doñana (Andalucía, sur de España). *Boletín de la Asociación Española de Entomología* 29(3-4): 41-50.
- FICETOLA, G.F., SIESA, M. E., MANENTI, R., BOTTONI, L., DE BERNARDI, F. & PADOA-SCHIPPA, E. 2011. Early assessment of the impact of alien species: differential consequences of an invasive crayfish on adult and larval amphibians. *Diversity and Distribution* 17: 1141-1151.
- FLORENCIO, M., SERRANO, L., GÓMEZ-RODRÍGUEZ, C., MILLÁN, A. & DÍAZ-PANIAGUA, C. 2009. Inter and intra-annual variations of macroinvertebrate assemblages are related to the hydroperiod in Mediterranean temporary ponds. *Hydrobiologia* 634: 167-183.
- FLORENCIO, M., GÓMEZ-RODRÍGUEZ, C., SERRANO, L. & DÍAZ-PANIAGUA, C. 2013. Competitive exclusion and habitat segregation in seasonal macroinvertebrate assemblages in temporary ponds. *Freshwater Science* 32: 650-662.
- FLORENCIO, M., DÍAZ-PANIAGUA, C., GÓMEZ-RODRÍGUEZ, C. & SERRANO, L. 2014a. Biodiversity patterns in a macroinvertebrate community of a temporary pond network. *Insect Conservation and Diversity* 7: 4-21.
- FLORENCIO, M., SERRANO, L., SILJESTROM, P., FERNÁNDEZ-ZAMUDIO, R., GARCÍA-MURILLO, P. & DÍAZ-PANIAGUA, C. 2014b. The influence of geomorphology on the composition of aquatic flora and fauna within a temporary pond network. *Limnetica* 33: 327-340.
- FLORENCIO, M., FERNANDEZ-ZAMUDIO, R, BILTON, D.T. & DIAZ-PANIAGUA, C. 2015. The exotic weevil *Stenopelmus rufinasus* Gyllenhal, 1835 (Coleoptera: Curculionidae) across a "host-free" pond network. *Limnetica* 34: 79-84
- GARCÍA-NOVO, F., GALINDO, D., GARCÍA SÁNCHEZ, J. A., GUISANDE, C., JÁUREGUI, J., LÓPEZ, T., MAZUELOS, N., MUÑOZ, J. C., SERRANO, L. & TOJA, J. 1991. Tipificación de los ecosistemas acuáticos sobre sustrato arenoso del Parque Nacional de Doñana. III Simposio del Agua en Andalucía 2: 165-223.
- GÓMEZ-RODRÍGUEZ, C., DIAZ-PANIAGUA, C., SERRANO, L., FLORENCIO, M. & PORTHEAULT, A. 2009. Mediterranean temporary ponds as amphibian breeding habitats: the importance of preserving pond networks. *Aquatic Ecology* 43: 1179-1191.
- GÓMEZ-RODRÍGUEZ, C., BUSTAMANTE, J. & DÍAZ-PANIAGUA, C. 2010. Evidence of hydroperiod shortening in a preserved system of temporary ponds. *Remote Sensing* 2: 1439-1462.
- GÓMEZ-RODRÍGUEZ, C., DÍAZ-PANIAGUA, C. & BUSTAMANTE, J. 2011. Cartografía de Lagunas temporales del Parque Nacional de Doñana. Agencia Andaluza del Agua, Consejería Medio Ambiente. Junta de Andalucía, Sevilla.
- GRANADOS, M. 1987. Transformaciones históricas de los ecosistemas del P.N. de Doñana. Tesis Doctoral, Universidad de Sevilla.
- GRILLAS, P., GAUTHIER, P., YAVERCOVSKI, N. & PERENNOU, C. (eds.) *Mediterranean Temporary Pools*. Station Biologique de la Tour du Valat, Le Sambuc.
- HOLLIS, T., HEURTEAUX, P. & MERCER, J. 1989. Misión WWF/IUCN/ADENA al Parque Nacional de Doñana, 18-22 de Noviembre 1988. Las consecuencias de la Extracción de aguas subterráneas para el futuro a largo plazo del Parque Nacional de Doñana. Proyecto subvencionado por World-wide Fund for Nature (International).

- LÓPEZ, T., TOJA, J. & GABELLONE, N. A. 1991. Limnological comparison of two peridunar ponds in the Doñana National Park (Spain). *Archiv für Hydrobiologie* 120: 357-378.
- LÓPEZ-ARCHILA, A. I., S. MOLLÁ, S., COLETO, M. C., GUERRERO, M. C. & MONTES, C. 2004. Ecosystem metabolism in a Mediterranean shallow lake (Laguna de Santa Olalla, Doñana National Park, Sw Spain). *Wetlands* 24: 848-858.
- MÉDAIL, F. 2004. Plant species. En: Grillas P., Gauthier, P. Yavercovski, N., Perennou, P. (eds) *Mediterranean Temporary Pools. vol 1- Issues relating to conservation, functioning and management*. Pp: 20-26. Station Biologique de la Tour du Valat, Arles.
- RODRÍGUEZ-PÉREZ, H., FLORENCIO, M., GÓMEZ-RODRÍGUEZ, C., GREEN, A.J., DÍAZ-PANIAGUA, C. & SERRANO, L. 2009. Monitoring the invasion of the aquatic bug *Trichocorixa verticalis verticalis* (Fieber, 1851) in Doñana (SW Spain). *Hydrobiologia* 634: 209-217
- ROMÁN, J. 2014. Artificial water points for wildlife management facilitate the spread of red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*). *Management of Biological Invasions* 5: 341-348.
- SERRANO, L. & SERRANO, L. 1996. Influence of groundwater exploitation for urban water supply on temporary ponds from the Doñana National Park (SW Spain). *Journal of Environmental Management* 46: 229-238.
- SERRANO, L. & TOJA, J. 1995. Limnological description of four temporary ponds in the Doñana National Park (SW, Spain). *Archiv für Hydrobiologie* 133: 497-516.
- SILJESTROM, P. & CLEMENTE, L. 1990. Geomorphology and Soil Evolution of a Moving Dune System in SW Spain (Doñana National Park) *Journal of Arid Environments* 8: 139-150.
- SILJESTROM, P., Moreno, A., García, L. V. & Clemente, L. 1994. Doñana National Park (SW Spain): Geomorphological characterization through a soil-vegetation study. *Journal of Arid Environments* 26: 315-323.
- SOUSA, A., GARCÍA-MURILLO, P., MORALES, J. & GARCÍA-BARRÓN, L. 2009. Anthropogenic and natural effects on the coastal lagoons in the southwest of Spain (Doñana National Park). *ICES Journal of Marine Science* 66: 1508-1514.
- SUSO, J. & LLAMAS, R. 1990. El impacto de la extracción de aguas subterráneas en el Parque Nacional de Doñana. *Estudios Geológicos* 46: 317-345.
- SUSO, J. & LLAMAS, R. 1993. Influence of groundwater development on the Doñana National Park ecosystem (Spain). *Journal of Hydrology* 141: 239-269.
- TOJA, J., LÓPEZ, T. & GABELLONE, N. 1991. Successional changes in two dune ponds (Doñana National Park). *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* 24: 1556-1559.
- VALDÉS, B., TALAVERA, S. & FERNÁNDEZ-GALIANO, E. 1987. *Flora Vascular de Andalucía Occidental*. Ed. Ketres, Barcelona.
- VALVERDE, J. A. (1967). *Estructura de una comunidad de vertebrados terrestres*. C.S.I.C., Madrid.
- WILLIAMS, P., BIGGS, J., FOX, G., NICOLET, P. & WHITFIELD, M. 2001. History, origins and importance of temporary ponds. En: *Freshwater Biological Association (ed.) European Temporary Ponds: A Threatened Habitat*. Pp: 7-15. Freshwater Biological Association, Birmingham.
- WILLIAMS, D.D. 2006. *The biology of temporary waters*. Oxford Univ. Press. Inc., New York.
- WELLBORN, G.A., SKELLY, D.K. & WERNER, E.E. 1996. Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. *Annual Review of Ecology and Systematic* 27: 337-363.
- ZACHARIAS, I., DIMITROU, E., DEKKER, A. & DORSMAN, E. 2007. Overview of temporary ponds in the Mediterranean region: Threats, management and conservation issues. *Journal of Environmental Biology* 28: 1-9.