


















Girogonitos de carofitas en el Parque Nacional de Doñana: Su registro en sedimentos pleistocenos y holocenos

Adolfo M. Muñoz¹ , Francisco Ruiz^{2,*} , Liliana Guerra³ , Cristina Veiga-Pires³ , Antonio Toscano² , María Luz González-Regalado² , Manuel Abad⁴ , Joaquín Rodríguez Vidal² , Luis Miguel Cáceres² , Tatiana Izquierdo⁴ , María Isabel Carretero⁵ , Manuel Pozo⁶ , Guadalupe Monge⁵ , Josep Tosquella² , Paula Gómez² , Verónica Romero²  y Marta Arroyo² 

¹ Departamento de Ciencias Integradas, Universidad de Huelva, Avda. de las Fuerzas Armadas, s/n, 21007-Huelva, España.

² Departamento de Ciencias de la Tierra, Universidad de Huelva, Avda. de las Fuerzas Armadas, s/n, 21007-Huelva, España

³ Facultad de Ciências do Mar e do Ambiente (FCMA), Centro de Investigaçao Marinha e Ambiental (CIMA), Campus de Gambelas, Universidad do Algarve, 8005-139-Faro, Portugal

⁴ Departamento de Biología y Geología, Física y Química Inorgánica, ESCET, Universidad Rey Juan Carlos, 28933-Móstoles, España

⁵ Departamento de Cristalografía, Mineralogía y Química Agrícola, Universidad de Sevilla, 41012-Sevilla, España

⁶ Departamento de Geología y Geoquímica, Universidad Autónoma de Madrid, 28049-Madrid, España.

* Corresponding author: ruizmu@uhu.es

Received: 10/11/22

Accepted: 23/01/23

RESUMEN

Girogonitos de carofitas en el Parque Nacional de Doñana: Su registro en sedimentos pleistocenos y holocenos

Las caráceas constituyen un grupo importante de macrófitos acuáticos en el Parque Nacional de Doñana. En este artículo, se estudia la distribución de sus girogonitos en diversos medios de este espacio protegido (lagunas temporales, surgencias, caños, márgenes del río Guadalquivir, etc), relacionándola tanto con las variables físico-químicas como con la textura y mineralogía del sedimento. Se efectúa una revisión del registro geológico de este grupo en diversos testigos compuestos por sedimentos pleistocenos y holocenos.

Palabras clave: caráceas, girogonitos, Pleistoceno-Actual, Doñana, S.O. España

ABSTRACT

Gyrogonites of carophytes in the Doñana National Park: Their record in Pleistocene and Holocene sediments

Characeans are an important group of aquatic macrophytes in the Doñana National Park. In this paper, we study the distribution of their gyrogonites in different environments of this protected area (temporary ponds, springs, streams, banks of the Guadalquivir River, etc.), relating it to both physico-chemical variables and the texture and mineralogy of the sediment. A review of the geological record of this group in different cores composed of Pleistocene and Holocene sediments is carried out.

Key words: characeans, gyrogonites, Pleistocene-Recent, Doñana, SW Spain

INTRODUCCIÓN

El registro fósil de las carofitas es abundante debido a la biocalcificación de sus fructificaciones u oosporangios, constituidos por un oogonio envuelto en una capa vegetativa o utrículo, aunque también pueden aparecer restos calcificados de talos. Durante el Paleozoico, aparecen en el Silúrico y se diversifican durante el Devónico, con la presencia de los órdenes Trochilisciales, Sycidiales y Carales. Los dos primeros desaparecieron en el Carbonífero Inferior y sólo las Carales persisten hasta la actualidad, con una evolución marcada por la fijación y reducción en las células externas del girogonito. Dentro de este orden, las familias de las Porocaráceas y Clavatoráceas se extinguirán en el Cretácico, en tanto que la familia de las Caráceas experimentará un gran desarrollo durante el Cretácico Medio y Paleógeno, llegando hasta la actualidad (Grambast, 1975). Una evolución más detallada del grupo puede consultarse en Martín-Closas (2013) y Domozych *et al.* (2016). En la Península Ibérica, este registro comienza posteriormente y abarca desde el Jurásico hasta la actualidad, con un notable aumento de géneros modernos (p.e. *Chara*, *Lamprothamnium*) desde el Paleógeno (66-23 Ma; Martín-Closas *et al.*, 2016).

Este grupo está presente en todo tipo de medios terrestres, tanto lénticos (lagos, lagunas, etc), como lóticos (arroyos, ríos, llanuras aluviales, etc). La distribución de sus especies está condicionada por diversos factores, tales como la profundidad del agua, temperatura, salinidad, composición iónica o sustrato (Coops, 2002; Cirujano *et al.*, 2007; Schneider *et al.*, 2015; Domozych *et al.*, 2016). En consecuencia, son excelentes marcadores ambientales y la abundancia de sus restos en los medios mencionados durante el pasado las hace muy interesantes como indicadores paleoambientales (García, 1994; Martín-Closas *et al.*, 2006; Létteron *et al.*, 2018; Semmani *et al.*, 2022).

En este trabajo, se estudian los girogonitos de caráceas presentes en los sedimentos de diversos medios acuáticos del Parque Nacional de Doñana. Su distribución se relaciona con distintas variables físico-químicas de las aguas, así como con la sedimentología y mineralogía de estos sedimentos. Adicionalmente, se efectúa una revisión bibliográfica sobre su aparición en

testigos obtenidos en esta Reserva de la Biosfera, con una comparativa con los datos proporcionados por otros grupos faunísticos (moluscos, foraminíferos, ostrácodos).

EL PARQUE NACIONAL DE DOÑANA

Aspectos generales

El Parque Nacional de Doñana es una extensa Reserva de la Biosfera (~ 550 km²) que se encuentra en la desembocadura del río Guadalquivir (S.O. de España). Está considerada como una de las más importantes áreas naturales protegidas de Europa, debido a su alta diversidad en aves (~ 300 especies), mamíferos (~ 40 especies) o plantas vasculares (~ 1300 especies), entre otros grupos (revisión en Green *et al.*, 2018). Además, esta zona es un punto caliente para especies endémicas y amenazadas en el suroeste de la Península Ibérica (López-López *et al.*, 2011).

De forma sintética, la geomorfología de este parque se compone principalmente de extensas marismas casi llanas surcadas por numerosos canales mareales (“caños”). Las depresiones de estas marismas están ocupadas por lagunas temporales o semipermanentes, localmente llamadas “lucios”, con un hidropereodo ligado a los aportes pluviales o al nivel piezométrico del acuífero subyacente (Custodio *et al.*, 2005). La pluviometría juega un papel fundamental en el comportamiento hídrico de estas lagunas y en la biodiversidad asociada, condicionando el hidropereodo de muchas de ellas. Pueden distinguirse un periodo de almacenamiento de agua dulce (octubre-marzo), un periodo de retención (marzo-mayo) y un periodo de desecación parcial o completa (junio-julio) (Duarte *et al.*, 1990). Sobre estas marismas, se observan pequeñas elevaciones de 1 a 3 m de altura, que corresponden a cheniers bioclásticos (Fig. 1, A), localmente denominados “vetas”.

Estas zonas internas están protegidas de la influencia marina por los levees desarrollados a partir de aportes fluviales y por la flecha de Doñana, un conjunto alargado y ancho de sistemas dunares estables y móviles formados desde hace unos 4.200 años hasta la actualidad (Zazo *et al.*, 1994). En ellos se han identificado más de 3.000 lagunas temporales, la mayoría de las cuáles se

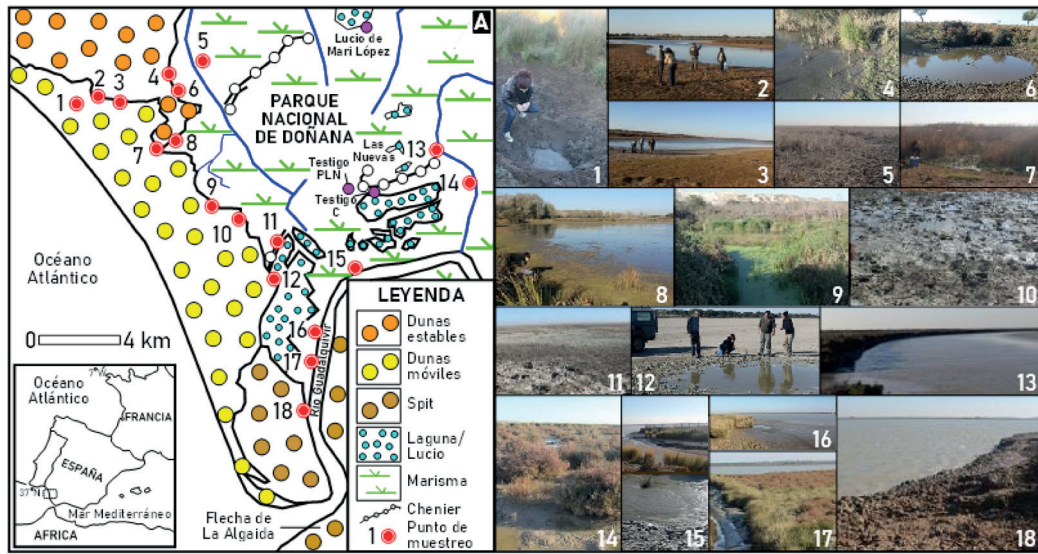


Figura 1. A. Esquema geomorfológico sintético del sector meridional del Parque Nacional de Doñana, con la situación de los puntos de muestreo y de los testigos indicados en el texto; 1-18: fotografías de campo de los puntos muestreados (para más detalle, ver Tabla 1). A. Synthetic geomorphological scheme of the southern sector of the Doñana National Park, with the location of the sampling points and cores indicated in the text; 1-18: field photographs of the sampled points (for more details, see Table 1).

desecan durante el verano (Díaz-Paniagua et al., 2010). El contacto entre estos sistemas dunares y las marismas se conoce como La Vera y tiene un notable valor hidrológico y ecológico, dado que es una zona de descarga de aguas subterráneas del acuífero 27 subyacente, conformado por formaciones geológicas depositadas desde el Mioceno superior (Manzano & Custodio, 2007).

El registro sedimentario del Parque Nacional de Doñana incluye formaciones geológicas depositadas desde el Mioceno hasta la actualidad (Salvany et al., 2010). Durante el Mioceno inferior, este sector formaba parte del Estrecho Norbético, una de las vías de conexión entre Atlántico y Mediterráneo (Martín et al., 2009). El cierre de este estrecho conformará una amplia bahía en el actual sudoeste de España durante el Plioceno Inferior y la etapa regresiva plio-pleistocena posterior marcará el tránsito hacia medios continentales dominados por la dinámica fluvial durante el Pleistoceno Medio y Superior (Pendón & Rodríguez Vidal, 1986-1987). Hace unos 18 000-20 000 años, el nivel del mar se situó a unos -120 m (Siddall et al., 2003), con la emersión de gran parte de la plataforma continental adyacente a

este parque y la creación de marismas pluvio-mar-eales en su actual situación. Posteriormente, el progresivo deshielo ocasionó una subida continuada del nivel marino hasta la inundación de esta zona durante el máximo transgresivo holoceno (~ 6500 años BP; Zazo et al., 1994). En los últimos miles de años, el nivel del mar se mantuvo relativamente estable y los aportes fluviales del río Guadalquivir, unidos al crecimiento de la flecha de Doñana, ocasionaron la creación de una amplia laguna costera (*Lacus Ligustinus*; revisión sintética en Arteaga et al., 1995) que fue colmatándose progresivamente hasta llegar a la situación actual. El registro geológico de todos estos cambios paleoambientales incluye también capas bioclásticas procedentes de la acción de eventos de alta energía, como grandes tormentas o tsunamis. Esta evolución geológica miocena-holocena puede ser revisada en Ruiz et al. (2010) y Salvany et al. (2011).

Carofitas del Parque Nacional de Doñana

Las carofitas son frecuentes en diversos medios de Doñana, desde lagunas semipermanentes a pequeñas lagunas con un hidropereodo corto o muy

corto, así como en caños naturales e incluso artificiales (Rivas-Martínez *et al.*, 1980; Florencio *et al.*, 2014). Estas lagunas se sitúan en la flecha de Doñana, sobre dunas estables y móviles, así como en la marisma, y en ellas estas algas suelen ocupar las zonas más profundas (Duarte *et al.*, 1990; Díaz-Paniagua *et al.*, 2010).

Desde el primer registro de caráceas de Doñana (Corillion, 1961) hasta la actualidad, se han descrito casi una veintena de especies en numerosos artículos (Comelles, 1982; Sánchez, 1984; Cirujano *et al.*, 1992; García Murillo *et al.*, 1993; Espinar *et al.*, 1997; bibliografía sintetizada en Cirujano *et al.*, 2007). La mayoría de ellas pertenecen a los géneros *Chara* (*C. aspera* Dethard. Ex Willd., *C. canescens* Desv. & Loisel, *C. con-nivens* Salm. Ex A. Braun, *C. fragilis* Desv., *C. fragifera* Durieu, *C. galioides* DC., *C. hispida* L., *C. oedophilla* Feldm., *C. vulgaris* L.), *Nitella* [*N. confervacea* (Béb) A. Braun ex Leonhardi, *N. flexilis* (L.) C. Agardh, *N. hialina* (DC) C. Agardh, *N. ornithopoda* A. Braun, *N. tenuisissima* (Desv.) Kütz., *N. translucens* (Pers.) C. Agardh] y *Tolypella* (*T. glomerata* (Desv.) Leonhardi, *T. hispanica*

Nordst. Ex T.F. Allen, *T. salina* Corillion), acompañadas ocasionalmente de *Lamprothamnium papulosum* (Wallr.) J. Groves.

MATERIAL Y MÉTODOS

En noviembre de 2013 se tomaron 18 muestras en distintos medios acuáticos del Parque Nacional de Doñana (Tabla 1: lagunas temporales, lagunas semipermanentes, caños, etc), situados en las dunas estables y móviles, las marismas y las márgenes del río Guadalquivir (Fig. 1, 1-18). En cada punto muestreado, se midieron diversos parámetros abióticos (pH, temperatura, conductividad, Eh) mediante una sonda multiparamétrica (modelo YSI-6920V2, YSI Incorporated, Yellow Springs, Ohio, USA).

En estos puntos, se obtuvieron 200 g de sedimento a una profundidad entre 0 y 5 cm, que fueron etiquetados en bolsas de plástico. De estas muestras originales se extrajeron 18 submuestras de 20 g para su análisis sedimentológico, que fueron secadas en estufa a 60 °C durante dos días y levigadas a través de un tamiz de 250 µm de luz

Tabla 1. Localización de los puntos de muestreo estudiados. *Location of the sampling points.*

MUESTRA	LONGITUD	LATITUD	DESCRIPCIÓN
D-1	722931	4095222	Pequeña laguna temporal
D-2	723984	4095566	Márgenes de la laguna Dulce
D-3	725059	4095330	Márgenes de la laguna Santa Eulalia
D-4	727925	4096887	Pequeña laguna temporal proxima al Palacio de Doñana
D-5	729096	4097649	Pequeña laguna temporal en las Marismas de Hinojos
D-6	727749	4096067	Pequeña laguna temporal
D-7	727888	4093609	Pequeña laguna temporal próxima al Lucio del Caballero
D-8	727106	4093207	Lucio Saperón
D-9	729895	4090215	Pequeña laguna temporal muy eutrofizada
D-10	731377	4089838	Pequeña laguna temporal dentro de la marisma
D-11	733420	4088634	Pequeña laguna temporal próxima a Vetallenga
D-12	733601	4086937	Surgencia dentro de la marisma
D-13	741694	4093427	Margen del Canal del Buen Tiro
D-14	743200	4092037	Lucio del Tío Oreja
D-15	737502	4087502	Caño de Brenes
D-16	735803	4084347	Márgenes del río Guadalquivir
D-17	735527	4082834	Pequeña laguna temporal
D-18	735430	4080385	Pequeña laguna temporal entre la marisma y la flecha de Doñana

de malla, para separar las fracciones finas y gruesas. La fracción más gruesa fue levigada a través de una columna de tamizado (4 mm-250 μ m de luz de malla) para el análisis granulométrico. Se añadió agua oxigenada a la fracción fina para eliminar la materia orgánica y el tamaño de grano del residuo resultante fue calculado mediante un analizador de partículas MALVERN-mastersize con la aplicación del programa Gradistat 14.0 para calcular la distribución de los diferentes tamaños de grano. Se ha calculado el sorting o clasificación de cada muestra de sedimento, de forma que una muestra muy bien clasificada indicaría un predominio importante de un determinado tamaño de grano y una muestra muy mal clasificada estaría compuesta por una amplia variedad de tamaños de grano.

Otras 18 sub-muestras (20 g) de las muestras iniciales fueron separadas para el análisis mineralógico del sedimento. Fueron secadas en estufa a 40 °C y se molieron en un mortero. A continuación, se mezclaron con alcohol, se molieron en un molino de micronización durante diez minutos y se secaron en una estufa a 40 °C. Una vez secadas, las muestras fueron molidas una vez más y su contenido mineralógico fue obtenido mediante un difractómetro X'Pert PRO de Panalytical, con la aplicación del programa Xp powder 2004 Versión 0.4.0.2 Pro.

Un nuevo conjunto de 18 submuestras (10 g) de las muestras iniciales fue extraído para el estudio de los girogonitos actuales de las caráceas. Estas submuestras fueron levigadas en húmedo a través de un tamiz de 63 μ m y se extrajeron y determinaron taxonómicamente todos los girogonitos presentes. Su identificación se basó en su longitud, anchura, la relación longitud/anchura y el número de estrías espirales diferenciables en vista lateral (Soulié-Märsche & García, 2015). Además, se revisaron las características de los taxones habituales en la zona de estudio (Cirujano et al., 2007), extraídas de los trabajos de Prósper (1910), Casanova (2005), Ahmadi et al. (2012), Urbaniak & Blaženčić (2012) y Flor-Arnau & Sánchez (2015).

En una última fase, se ha efectuado una revisión bibliográfica de investigaciones previas para extraer datos sobre la presencia de girogonitos en diversos testigos obtenidos en el Parque Nacional

de Doñana y delimitar el registro fósil o subfósil de las caráceas. Los resultados obtenidos se han comparado con los obtenidos en las mismas muestras en el estudio de otros grupos faunísticos, como moluscos, ostrácodos o foraminíferos. Los resultados de esta recopilación bibliográfica se tratarán en su apartado específico dentro de la discusión de este trabajo.

RESULTADOS

Parámetros físico-químicos

El contenido en agua del sedimento varía desde el 14.21 % hasta el 52.96 % (Tabla 2), con los valores más elevados (> 44 %) asociados a pequeñas lagunas temporales situadas en La Vera o en las proximidades del cauce del río Guadalquivir. En contraposición, los porcentajes en agua del sedimento son muy inferiores (< 19 %) en las lagunas asociadas a los sistemas dunares. Los porcentajes de materia orgánica oscilan entre el intervalo 0.53 %-1.41 % obtenido en las lagunas situadas entre las dunas estables y móviles (muestras 1 a 3) y el 26.34 % alcanzado en una surgencia dentro de las marismas (muestra 12).

La conductividad es muy baja (< 5 mS/cm) en lagunas situadas entre las dunas móviles y fijas y algunas pequeñas lagunas situadas en La Vera. Aumenta notablemente en las márgenes del río Guadalquivir próximas a su desembocadura (20-32 mS/cm) y alcanza su máximo en una pequeña laguna muy próxima a este cauce (muestra 17: 143 μ S/cm). El pH presenta un patrón general ascendente hacia el sur, con valores ácidos a levemente alcalinos (6-7.26) en la mayoría de las lagunas de los sistemas dunares y el sector septentrional de La Vera, en tanto que valores netamente alcalinos (> 8) caracterizan los medios acuáticos muestreados en las márgenes del río Guadalquivir y algunos caños. De forma excepcional, se han determinado valores muy ácidos (2.29) en una pequeña laguna próxima al lucio del Caballero.

El Eh oscila entre 22.1 mV y 118.4 mV, con el valor mínimo obtenido en las márgenes de la laguna Dulce y el máximo en una pequeña laguna próxima a las márgenes del río Guadalquivir. Su rango es más amplio en las lagunas de los sistemas dunares y las marismas (22.1-115.4 mV) y

Tabla 2. Variables físico-químicas. sd: sin datos. *Physico-chemical variables. sd: no data.*

MUESTRA	Agua (%)	Materia orgánica (%)	Conductividad (mS/cm)	pH	Eh (mV)
D-1	14.21	1.41	sd	sd	sd
D-2	18.52	0.53	2.69	sd	22.1
D-3	17.29	0.81	4.81	7.12	115.4
D-4	52.96	8.08	9.267	6.48	68.9
D-5	33.29	7.13	sd	sd	sd
D-6	21.75	3.92	2.26	7.26	108.9
D-7	20.67	2.08	1.253	2.29	78.7
D-8	23.41	1.64	2.95	6.04	115.9
D-9	44.5	9.93	0.22	6.58	70.2
D-10	28.81	4.3	33.7	8.29	80.9
D-11	25.15	12.72	sd	sd	sd
D-12	32.69	26.34	8.83	9.04	36.6
D-13	40.48	4.93	8.72	8.06	106.4
D-14	42.76	12.77	44	8.35	106.3
D-15	35.39	6.32	20.5	8.81	95.6
D-16	34.57	4.89	24.3	8.42	101.5
D-17	48.22	13.7	143.1	8.41	118.4
D-18	19.13	sd	31.9	8.08	108.9

Tabla 3. Análisis textural de los sedimentos. *Textural analysis of the sediments.*

MUESTRA	Arena media	Arena fina	Arena muy fina	Limo muy grueso	Limo grueso	Limo medio	Limo fino	Limo muy fino	Arcillas	Tipo de sedimento (media)	Sorting
D-1	29.2	47.2	3.3	1.6	2.6	2.6	4.2	4	5.3	Arena muy fina	Muy pobre
D-2	38.7	53.7	3.7	0.5	1	0.2	0.6	0.4	1.1	Arena fina	Moderado
D-3	17.3	66.8	15.9	0	0	0	0	0	0	Arena fina	Bueno
D-4	29.2	24.7	3.4	3	5.6	8.6	9.4	6.9	9.1	Arena muy fina	Muy pobre
D-5	0	0.1	1	4	13.3	20.4	19.6	14.8	26.7	Limo fino	Pobre
D-6	9.7	32.9	11.5	5.6	7.5	7.6	8.3	7.6	9.3	Arena muy fina	Muy pobre
D-7	21.6	48.6	7.1	2	4.5	3.8	3.9	3.1	5.4	Arena muy fina	Muy pobre
D-8	7.9	34.1	13.9	4.6	8.1	8.1	8.1	5.7	9.4	Arena muy fina	Muy pobre
D-9	47.7	29.9	5.2	5.4	4.2	2.6	2	1.2	1.9	Arena fina	Pobre
D-10	1.6	3.2	2	6.5	11.9	16	16.9	15.1	26.8	Limo fino	Pobre
D-11	0	0.8	2.4	4.6	12.1	17.2	17.7	15.4	29.8	Limo fino	Muy pobre
D-12	0.7	3.1	3.3	5.1	9.7	14.9	17.5	16.2	29.6	Limo fino	Muy pobre
D-13	0	0.1	2	6.9	13.9	17.6	17	14	28.5	Limo fino	Muy pobre
D-14	0	0.3	1.5	2.9	9.7	18.6	20.6	16.6	29.9	Limo fino	Pobre
D-15	0	1.1	4.9	10.7	15.4	16.9	16	12.8	22.2	Limo fino	Muy pobre
D-16	0	0.8	2.5	5.4	12	18.5	19.9	16	24.8	Limo fino	Pobre
D-17	0.3	1.7	2.8	3.8	7.7	15.9	20.6	18.3	29	Limo fino	Pobre
D-18	19.4	57.4	8.5	1.2	3.2	1.9	2.4	1.9	4.1	Arena fina	Pobre

más estrecho cerca del cauce de este río (95.6-118.4 mV).

Tamaño de grano

Este parámetro está condicionado por la situación geográfica de los medios acuáticos seleccionados en relación con la flecha de Doñana, con la clara diferenciación de dos grupos. El sustrato de las lagunas localizadas en los sistemas dunares y el spit que la componen y aquellas situadas en el sector septentrional de La Vera está dominado por arenas medias (7.9-47.7 %), arenas finas (24.7 %-66.8 %) y, en menor medida, arenas muy finas (3.3-15.9 %) (Tabla 3: D-1 a D-9, excepto D-5, y D-18). En este grupo, las muestras mejor seleccionadas se encuentran entre las dunas estables y móviles (D-2 y D-3), con un predominio de arenas medias y finas.

Las muestras obtenidas en lagunas temporales de la marisma y en las proximidades de caños y del canal principal del río Guadalquivir presentan un sustrato limoso, con porcentajes de limos me-

dios, finos y muy finos que suelen oscilar entre el 15 % y el 20 %. Su contenido en arcillas es relativamente constante (22.2-29 %) y están pobremente clasificadas (Tabla 3).

Mineralogía

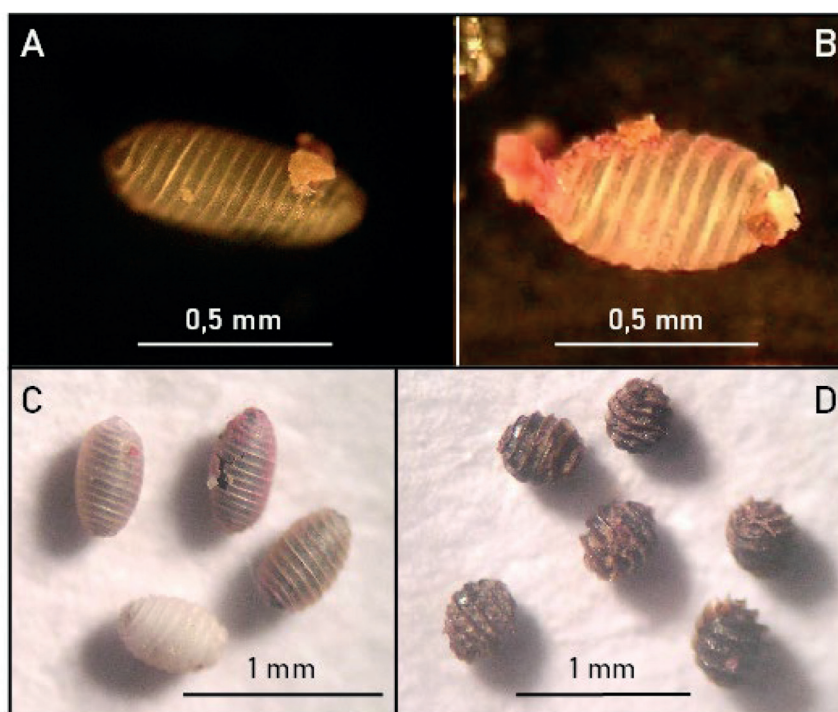
La diferenciación de estos dos grupos también se manifiesta en su contenido mineralógico (Tabla 4). El sustrato arenoso del primer grupo está compuesto casi exclusivamente por cuarzo, con más del 97 % en la mayoría de las muestras. Esta composición tan homogénea contrasta con la mayor variabilidad mineralógica del segundo grupo, dominada claramente por los filosilicatos (39.27 %-51.4 %), aunque con importantes contenidos en cuarzo (hasta 37.81 %) y en calcita (19 %-36 % en la mayoría de las muestras), que puede llegar a ser dominante en las proximidades del chenier de Vetalengua (D-11: 50.09 %). Es destacable el elevado porcentaje de halita (23.08 %) de la muestra D-17, muy próxima al cauce principal del río Guadalquivir.

Tabla 4. Mineralogía de los sedimentos estudiados. *Mineralogical analysis of sediments.*

MUESTRA	Halita	Dolomita	Calcita	Plagioclasa	Feldespatos	Cuarzo	Anhidrita	Filosilicatos	Yeso
D-1					1.47	98.53			
D-2					1.42	98.58			
D-3					1	99			
D-4				0.95		63.1		35.95	
D-5		2.21	25.78	2.97		21.2		47.85	
D-6					0.75	99.25			
D-7					0.96	97.12		1.92	
D-8					0.58	99.42			
D-9				0.69	0.75	98.56			
D-10			19.8	1.95		37.81		40.44	
D-11	5.62	3.32	50.09	3.29		15.55	5.16	16.97	
D-12	6.42	2.2	25.15	1.29		10.2	3.33	51.4	
D-13			36.08	2.13		14.02		47.77	
D-14			32.81	0.96		10.94		55.29	
D-15			34.91	2.75		20.35		41.99	
D-16			36	4.29		16.36		43.34	
D-17	23.08	1.78	25.35			7.76	1.38	39.25	1.4
D-18				0.58	0.86	98.56			

Tabla 5. Distribución de los girogonitos de caráceas en los sedimentos estudiados. *Distribution of characean gyrogonites in the sediments studied.*

MUESTRAS/ESPECIES	<i>Chara canescens</i>	<i>Chara connivens</i>	<i>Chara vulgaris</i>	<i>Nitella flexilis</i>
D-5	1		9	4
D-6				17
D-7			11	
D-8			88	
D-10	10		57	11
D-11	210			
D-12		16		

**Figura 2.** Girogonitos recientes del Parque Nacional de Doñana. A: tipo *Chara connivens*; B: tipo *Chara canescens*; C: tipo *Chara vulgaris*; D: tipo *Nitella flexilis*. *Recent gyrogonites from Doñana National Park. A: type Chara connivens; B: type Chara canescens; C: type Chara vulgaris; D: type Nitella flexilis.*

Otra diferencia apreciable entre ambos grupos es la distribución de los feldespatos. En la mayoría de las muestras arenosas, se ha determinado exclusivamente feldespato potásico (0.58 %-1.47 %), en tanto que la plagioclasa es característica de los sustratos limo-arcillosos (0.95-4.29 %) y solo la muestra arenosa D-9 ha regis-

trado pequeñas concentraciones de ambos tipos de feldespatos.

Caráceas

Se han extraído un total de 434 girogonitos de estas carofitas en siete de los 18 puntos muestreados

(Tabla 5), tanto en sustratos arenosos de La Vera (D-6 a D-8) como en limos y arcillas de las marismas próximas a ella (D-5 y D-10 a D-12). Se han determinado cuatro especies, pertenecientes a los géneros *Chara* (tipo *C. canescens*, tipo *C. connivens*, tipo *C. vulgaris*) y *Nitella* (tipo *N. flexilis*).

Los girogonitos del tipo *Chara canescens* (Fig. 2, A) se caracterizan por 10-14 estrías espirales, una altura de 450-600 μm y una anchura de 200-300 μm . Se han hallado en tres muestras y son frecuentes a muy abundantes (D-11: 210 girogonitos/10 g de sedimento) en las lagunas temporales de sustrato limo-arcilloso próximas al chenier de Vetallengua.

Los girogonitos del tipo *Chara connivens* (Fig. 2, B) presentan 15-16 estrías espirales, una altura de 580-700 μm y una anchura de 310-370 μm . Los 16 ejemplares extraídos solo se han encontrado en una surgencia dentro de la marisma (D-12), sobre un sustrato limo-arcilloso.

El número de estrías espirales es menor (9-10 en la mayoría de los casos) en el tipo *Chara vulgaris* (Fig. 2, C), con una longitud de 400-600 μm y una anchura de 240-400 μm . Los 165 girogonitos extraídos se distribuyen en cuatro lagunas con sustrato tanto arenoso (D-7 y D-8) como limo-arcilloso (D-5 y D-10). Esta heterogeneidad de sustratos también se observa en la distribución de los 32 girogonitos del tipo *Nitella flexilis*, que suelen presentar 6 estrías (a veces 7), una altura de 300-500 μm y una anchura de 250-400 μm .

DISCUSIÓN

Caráceas vs variables ambientales

Si bien el número de muestras analizado es limitado, una comparativa entre los valores obtenidos de los parámetros físico-químicos y del sedimento con la distribución de los girogonitos de caráceas permiten efectuar algunas correlaciones interesantes. Los 221 girogonitos del tipo *Chara canescens* se han determinado principalmente en lagunas temporales de sustrato limo-arcilloso con una cobertera vegetal limitada, situadas en la marisma (Fig. 1). En el Informe RAMSAR (1999) sobre el Parque Nacional de Doñana, se incluye a *C. canescens* como común en aguas oligo-mesotróficas calcáreas con vegetación béntica del

Parque Nacional de Doñana, donde sustituye a *Ruppia marítima* L. y *Althenia orientalis* (Tzvelev) García-Mur. & Talavera en las zonas que se desecan con más facilidad. A nivel más genérico, *Chara canescens* suele crecer en humedales permanentes o temporales, a una profundidad de 0.5-1.5 m, en todos los continentes (Bonnis & Grillas, 2002; Steinhardt & Selig 2007; revisión en Casanova y Nichol, 2009). También puede encontrarse en aguas tranquilas de bahías o ensenadas y en aguas saladas de lagunas (Cirujano et al., 2007), como los correspondientes a la muestra D-10 (10 girogonitos; 33 mS/cm).

Los girogonitos del tipo *Chara connivens* están restringidos a una surgencia de aguas dulces dentro de las marismas, localmente conocida como “ojo de la marisma” (Clemente et al., 2004). La presencia continua de estas aguas fuertemente alcalinas (pH = 9.06) propicia el desarrollo de una importante cobertura vegetal anexa, lo que explicaría el máximo porcentaje en materia orgánica de todas las muestras analizadas (26,34 %) en este punto. Esta asociación con alto pH ha sido también observada en otros ríos y lagunas perimediterráneas (Romanov y Barinova, 2012). En el Parque de Doñana, *C. connivens* ha sido encontrada en la laguna de Las Gangas (Cirujano et al., 2007) y en otras lagunas semipermanentes o de largo hidropериодо (Díaz-Paniagua et al., 2010), donde suele situarse en las zonas más profundas (Díaz-Paniagua et al., 2015). A nivel mundial, se ha citado principalmente en diversas regiones de Europa y las costas mediterráneas de África, aunque también se ha mencionado en Asia y Australia (Elkhiati et al., 2013; síntesis en Rybak & Woyda-Ploszczyca, 2019).

Chara vulgaris es una de las especies más frecuentes de caráceas en el Parque Nacional de Doñana y diversas subespecies se incluyen en la práctica totalidad de sus catálogos de especies vegetales (p.e. García-Murillo et al., 1993; Díaz-Paniagua et al., 2015). Los girogonitos de este tipo se han extraído de lagunas temporales con sustratos tanto arenosos cuarcíferos (D-7 y D-8) como limo-arcillosos (D-5 y D-10) y en un intervalo muy variable de parámetros físico-químicos (Tabla 2). Este amplio rango ecológico ha sido puesto de manifiesto en medios acuáticos muy dispares de diversas regiones de España (p.e. Aboal,

1985; Cirujano et al., 2007; Rodrigo et al., 2009; López et al., 2022). En Doñana, se ha citado en las lagunas temporales de los sistemas dunares tanto estables como móviles, asociada a aguas carbonatadas y salinas (Florencio et al., 2014). Su localización puntual en aguas con pH ácidos (D-7) se debería a la creación de pequeñas lagunas durante los periodos lluviosos sobre suelos ricos en materia orgánica (Serrano et al., 2006).

En las muestras analizadas, los girogonitos del tipo *N. flexilis* están presentes en pequeñas lagunas de corto hidropериодо, sustrato diverso, aguas alcalinas (pH = 7.26-8.29) y conductividad muy variable (Tab. 2: 2.26-33.7 mS/cm). *N. flexilis* vive en aguas poco profundas, soportando las aguas que contienen bastante cantidad de sales calizas, sódicas y magnésicas (Cirujano et al., 2007). Según Del Pozo et al. (2012), es muy adecuada para la valoración de zonas húmedas, obteniendo el máximo índice I_T (8) de los hidrófitos en la Depresión del Duero, de acuerdo con los criterios de Cirujano et al. (1992). Es una carácea muy común en Doñana y sus zonas limítrofes, donde se ha citado en lagunas permanentes, zacañones (e.g. depresiones artificiales para aflorar las aguas subterráneas) y lagunas con amplio hidropериодо (García-Murillo et al., 2006; Díaz-Paniagua et al., 2010), así como en pequeñas lagunas temporales, como la laguna de la Anguila (Cirujano et al., 2007).

El registro pleistoceno y holoceno de caráceas en el Parque Nacional de Doñana

En la Península Ibérica, el estudio detallado de las caráceas en testigos que incluyan a sedimentos depositados durante los últimos cientos de miles de años es aún muy limitado. En la mayoría de los trabajos centrados en la evolución de zonas húmedas litorales, solo se detalla su aparición a nivel de grupo dentro de investigaciones centradas en otros organismos, como foraminíferos, ostrácodos o moluscos (Mateu, 1989; Mediato et al., 2007; Rodríguez-Pérez et al., 2017; Torres et al., 2020). Solo en casos puntuales su identificación específica se ha utilizado para la reconstrucción de la evolución paleoambiental de estos medios (p.e., Rodrigo et al., 2009).

En el registro sedimentario del Parque Na-

cional de Doñana, esta situación es similar, con diversos trabajos que indican la aparición de girogonitos de caráceas u otros que solo efectúan una determinación genérica. La primera cita de cará-

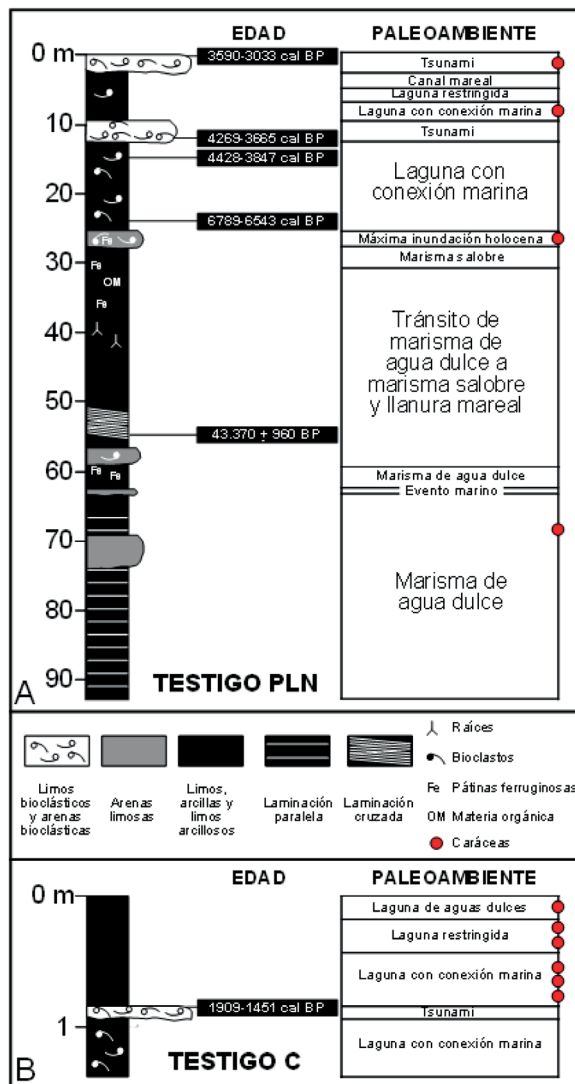


Figura 3. Registro pleistoceno y holoceno de caráceas en el Parque Nacional de Doñana. A: Reconstrucción paleoambiental del testigo PLN (ver localización en Fig. 1, A) (modificado de Pozo et al., 2010); B: Reconstrucción paleoambiental del testigo C (ver localización en Fig. 1, A) (modificado de Ruiz et al., 2005). *Pleistocene and Holocene record of characeae in the Doñana National Park. A: Palaeoenvironmental reconstruction of core PLN (see location in Fig. 1, A) (modified from Pozo et al., 2010); B: Palaeoenvironmental reconstruction of core C (see location in Fig. 1, A) (modified from Ruiz et al., 2005).*

ceas fósiles se sitúa en sedimentos con una edad superior a los 40000 años, en la primera mitad del estadio isotópico marino 3 (59-28 ka). Durante este periodo, el nivel del mar osciló entre los -80 m y -100 m (Siddall et al., 2003) y consecuentemente una gran parte de la actual plataforma continental adyacente al Parque Nacional de Doñana se encontraba expuesta. En su sector septentrional, ocupado actualmente por el lucio de Mari López (Fig. 1, A), se desarrolló una marisma con una alternancia de aguas dulces y saladas, con la presencia puntual de caráceas en sus sedimentos junto a ostrácodos eurihalinos (*Cyprideis*, *Loxococoncha*, *Leptocythere*) (Zazo et al., 1999).

En su dominio central actual (Fig. 3, A: testigo PLN; ver localización en Fig. 1, A), un análisis multidisciplinar de un testigo largo (92 m) extraído cerca del Palacio de Las Nuevas por el Instituto Geológico y Minero de España refleja un escenario paleoambiental similar durante este periodo y probablemente durante el estadio isotópico marino 4, con la presencia esporádica de girogonitos de este grupo, junto a ejemplares muy fragmentados de bivalvos (Pozo et al., 2010). En este mismo testigo, también se han extraído girogonitos muy bien conservados en sedimentos procedentes de inundaciones marinas, asociadas al máximo transgresivo flandriense (7-6.5 ka BP) o un tsunami (3.6-3 ka BP), de acuerdo con las edades obtenidas mediante el método de ^{14}C aplicado a conchas de bivalvos y su calibrado posterior mediante el programa CALIB 5.0.1. En ambos casos, el registro paleontológico está compuesto por una mezcla de especies estuarinas y marinas de bivalvos [*Acanthocardia tuberculata* (Linnaeus, 1758), *Glycymeris glycymeris* (Linnaeus, 1758), *Ostrea edulis* Linnaeus, 1758, *Venerupis decussatus* (Linnaeus, 1758)], gasterópodos [*Hinia incrustata* (Strom, 1768), *Truncatella subcylindrica* (Linnaeus, 1768)], foraminíferos (*Ammonia beccarii* (Linnaeus, 1758), miliólidos) y ostrácodos [*Aurila convexa* (Baird, 1850), *Cyprideis torosa* (Jones, 1850), *Loxococoncha elliptica* Brady, 1868, *Pontocythere elongata* (Brady, 1868)] (Pozo et al., 2010). Esta presencia de girogonitos en depósitos tsunamigénicos también se ha observado en las proximidades de la flecha de La Algaida (Fig. 1, A), con una similar conjunción de especies de distintos paleoambientes (marismas, estuarios,

plataforma continental somera, etc) debido a la acción de un tsunami acaecido hacia el 218-210 BC. Entre estas especies, pueden destacarse el bivalvo *Cerastoderma edule* (Linnaeus, 1758), los foraminíferos bentónicos *Ammonia tepida* (Cushman, 1826) y *Haynesina germanica* (Ehrenberg, 1840) y los ostrácodos *Cyprideis torosa*, *Loxococoncha elliptica* y *Urocythereis britannica* Athersuch, 1977 (Rodríguez Vidal et al., 2011).

Finalmente, el registro geológico de caráceas del Parque Nacional de Doñana también ha permitido determinar la progresiva colmatación de la amplia laguna que ocupaba esta zona durante el periodo romano (*Lacus Ligustinus*; 2.2-1.5 ka BP) y su transformación en marismas y lagunas temporales de aguas dulces hace unos 1500-1000 años (Ruiz et al., 2005), de acuerdo con las tasas medias de sedimentación obtenidas por Lario et al. (2002) en sondeos próximos (1.5-2 mm/año). Cerca del actual chenier de Las Nuevas (Fig. 3, B: testigo C; localización en Fig. 1, A), esta transición conllevó la aparición de numerosos girogonitos bien conservados del género *Chara* y de especies de ostrácodos típicas de estos medios dulceacuícolas, tales como *Cyprinotus salinus* (Brady, 1868), *Ilyocypris gibba* (Ramdohr, 1808), *Cypridopsis vidua* (O. F. Muller, 1776) y *Herpetocypris chevreuxi* (Sars, 1896).

CONCLUSIONES

Este trabajo completa la abundante literatura sobre las caráceas del Parque Nacional de Doñana con el estudio de la distribución de sus girogonitos en medios acuáticos muy diversos de su sector central y meridional. Estas estructuras calcificadas se han hallado en lagunas temporales y surgencias del entorno de La Vera, tanto en sedimentos arenosos cuarcíferos como limo-arcillosos ricos en filosilicatos. En relación con las variables ambientales, las especies que integran los cuatro tipos determinados pertenecientes a los géneros *Chara* y *Nitella* son generalistas (*C. vulgaris*, *N. flexilis*) o bien su distribución suele asociarse con cortos hidroperiodos (*C. canescens*) o pH muy alcalinos (*C. connivens*). Estos géneros se encuentran en esta zona desde el Pleistoceno Superior (estadio isotópico 3; 59-28 ka), coincidiendo con la presencia de marismas

dulceacuícolas en el sector central del Parque y una exposición subaérea de gran parte de la actual plataforma continental debido a un nivel del mar muy bajo (-80 a -100 m) en relación al actual. Durante el Holoceno, el registro de caráceas refleja claramente el tránsito desde el *Lacus Ligustinus* romano a marismas dulceacuícolas semejantes a las actuales, así como se ha detectado su mezcla con moluscos, foraminíferos y ostrácodos de distintos medios (plataforma marina, estuarios, canales mareales, etc) en depósitos tsunamigénicos. Los resultados de este estudio contribuirán a una reconstrucción paleoambiental más completa en nuevas investigaciones que estudien la evolución paleoambiental del Parque Nacional de Doñana en base al análisis de testigos continuos de sedimento, dado que aportan datos sobre las condiciones ambientales en las que se desarrollan actualmente diversos géneros de caráceas, frecuentes en el registro fósil de esta Reserva de la Biosfera.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido financiado mediante los siguientes proyectos: a) proyecto DGYCIT CTM2006-06722/MAR; b) proyecto DGYCIT CGL2006-01412; y c) proyecto CIMA UID/MAR/00350/2013 de la FCT de Portugal. Otros fondos han procedido de los grupos de investigación RNM-238, RNM-293 and RNM-349 del P.A.I.D.I. de la Junta de Andalucía. Es una contribución al Centro de Investigación en Patrimonio Histórico, Cultural y Natural (CIPHCN) de la Universidad de Huelva. Los autores quieren agradecer las aportaciones de dos revisores anónimos y del secretario de redacción Dr. Jaime Ordóñez, que han contribuido a la mejora sustancial del manuscrito original.

REFERENCIAS

- Aboal, M. (1985). Aportaciones al conocimiento de las algas del SE de España. I. Caráceas (Characeae). *Anales de Biología*, 6, 7-17.
- Ahmadi, A., Riahi, H., Sheidai, M., & Van Raam, J.C. (2012). A study of the oospore characteristics in some Charophytes (Char250aceae) of Iran. *Nova Hedwigia*, 3-4, 487-504. DOI: 10.1127/0029-5035/2012/0023
- Arteaga, O., Schulz, H. D. & Roos, A.-M. (1995). El problema del “*Lacus Ligustinus*”. Investigaciones geoarqueológicas en torno a las marismas del Bajo Guadalquivir. In: A. A. Mederos (Ed.), *Actas Congreso Conmemorativo del V Symposium Internacional de Prehistoria Peninsular* (pp. 99-135). Ayto. de Jerez de la Frontera, Cádiz.
- Bonis, A. & Grillas, P. (2002). Deposition, germination and spatio-temporal patterns of charophyte propagule banks: a review. *Aquatic Botany*, 72, 235-248. DOI: 10.1016/S0304-3770(01)00203-0
- Casanova, M. T. (2005). An overview of *Chara* L. in Australia (Characeae, Charophyta). *Australian Systematic Botany*, 18, 25-39. DOI: 10.1071/SB04027.
- Casanova, M. T. & Nichol, J. M. (2009). *Chara canescens* (Characeae, Charophyceae) in the Southern Hemisphere. *Charophytes*, 1, 55-60. DOI: 10.13140/2.1.3285.8245
- Cirujano, S., Velayos, M., Castilla, F. & Gil Píñilla, M. (1992). *Criterios botánicos para la valoración de las lagunas y humedales Españoles (Península Ibérica y las Islas Baleares)*. ICONA-CSIC. Madrid.
- Cirujano, S., García Murillo, P., Meco, A. & Fernández, R. (2007). Los carófitos ibéricos. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 64, 87-102.
- Clemente, L., Ventura, L., Espinar, J. L., Cara, J. S. & Moreno, A. (2004). Las marismas del Parque Nacional de Doñana. *Investigación y Ciencia*, mayo 2004, 72-83.
- Coops, H. (2002). Ecology of charophytes: An introduction. *Aquatic Botany*, 72, 205-208. DOI: 10.1016/S0304-3770(01)00200-5
- Corillion, R. (1961). Les végétations précoces de Charophycées d’Espagne Méridionale et du Maroc occidental. *Revue Générale de Botanique*, 68, 317-331.
- Custodio, E., Dolz, J. & Manzano, M. (2005). *Recursos de agua de la Comarca de Doñana*. Fundación Doñana 21, Almonte.
- Del Pozo, R., Fernández, M. & Fernández, C. (2012). Composición de las comunidades de macrófitos y establecimiento del estado de conservación de charcas y lagunas de la Depresión del Duero (Noroeste de España) en base a criterios botánicos. *Limnetica*, 31, 47-

58. DOI: 10.23818/limn.31.05
- Díaz Paniagua, C., Fernández Zamudio, M.d.R., Florencio Díaz, M.P., García Murillo, P., Serrano Martín, L. & Siljeström Ribed, P. (2010). Temporary ponds from Doñana National Park: a system of natural habitats for the preservation of aquatic flora and fauna. *Limnetica*, 29, 41-58. DOI: 10.23818/limn.29.04
- Díaz-Paniagua, C., Fernández, R., Serrano, L., Florencio, M., Gómez, C., Sousa, A., ..., Siljeström, P. (2015). *El sistema de lagunas temporales de Doñana, una red de hábitats acuáticos singulares*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales, Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente.
- Domozych, D. S., Popper, Z. A. & Sørensen, I. (2016). Charophytes: Evolutionary Giants and Emerging Model Organisms. *Frontiers in Plant Science*, 7, 1470. DOI: 10.3389/fpls.2016.01470
- Duarte, C., Montes, C., Austí, S., Martino, P., Bernues, M. & Kalff, J. (1990). Biomasa de macrófitos acuáticos en la marisma del Parque Nacional de Doñana (SW España): importancia y factores ambientales que controlan su distribución. *Limnetica*, 6, 1-11.
- Elkhiati, N., Ramdani, M., Espinar, J. L., Fahd, K. & Serrano, L. (2013). Ecological similarities between two Mediterranean wetlands: Sidi Boughaba (North-West Morocco) and the Doñana National Park (South-West Spain). *Journal of Limnology*, 72, e24. DOI: 10.4081/jlimnol.2013.e24
- Espinar, J. L., Cirujano, S. & García Murillo, P. (1997). Contribución al conocimiento de los carófitos del Parque Nacional de Doñana. *Acta Botanica Malacitana*, 22, 209-234.
- Florencio, M., Serrano, L., Siljeström, P., Fernández, R., García-Murillo, P. & Díaz-Paniagua, C. (2014). The influence of geomorphology on the composition of aquatic flora and fauna within a temporary pond network. *Limnetica*, 33, 327-340. DOI: 10.23818/limn.33.25 29
- Flor-Arnau, N., & Sánchez, J. C. (2015). Biodiversity Changes of Charophytes in Lakes and Ponds of the Duero Basin (NW-Spain) over a Twenty-year Period. *Wetlands*, 35, 159-169. DOI: 10.1007/s13157-014-0605-3
- García, A. (1994). Charophyta: their use in paleolimnology. *Journal of Paleolimnology*, 10, 43-52. DOI: 10.1007/BF00683145
- García Murillo, P., Bernués, M. & Montes, C. (1993). Los macrófitos acuáticos del Parque Nacional de Doñana (SW España). Aspectos florísticos. En: *Actas VI Congreso Español de Limnología* (pp. 261-267). Universidad de Granada, Granada.
- García Murillo, P., Fernández, R., Cirujano, S. & Sousa, A. (2006). Aquatic macrophytes in Doñana protected area (SW Spain): An overview. *Limnetica*, 25, 71-80. DOI: 10.23818/limn.25.05
- Green, A. J., Bustamante, J., Janss, G. F. E., Fernández-Zamudio, R. & Díaz-Paniagua, C. (2018). Doñana wetlands (Spain). In: Finlayson, G.R., Milton, R.C., Prentice, N.C.D. (eds.), *The Wetland Book: II: Distribution, Description and Conservation* (pp. 1123-1136). Springer Netherlands, Dordrecht. DOI: 10.1007/978-94-007-4001-3_139
- Grambast, L. J. (1975). *Las carofitas: su evolución y utilidad estratigráfica*. COL-PA, 27, 10-14.
- Informe RAMSAR (1999). *Ficha informativa de los humedales de RAMSAR: Parque Nacional de Doñana*. 10 pp.
- Lario, J., Zazo, C., Goy, J. L., Dabrio, C. J., Borja, F., Silva, P. G., ..., Yll, E. (2002). Changes in sedimentation trends in SW Iberia Holocene estuaries (Spain). *Quaternary International*, 93-94, 171-176. DOI: 10.1016/S1040-6182(02)00015-0
- Lettéron, A., Hamon, Y., Fournier, F., Séranne, M., Pellenard, P., Joseph, P. (2018). Reconstruction of a saline, lacustrine carbonate system (Priabonian, St-Chaptes Basin, SE France): depositional models, paleogeographic and paleoclimatic implications. *Sedimentary Geology*, 367, 20-47. DOI: 10.1016/j.sedgeo.2017.12.023
- López, M., López-Tirado, J. & Pulido, R. (2022). Guadalcázar y su entorno. Una joya botánica de la campiña cordobesa Paisaje, historia y vegetación. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 116, 1-12. DOI: 10.29077/bol.116.e03.lopez
- López-López, P., Maiorano, L., Falcucci, A., Boitani, L., Barba, E. (2011). Hotspots of species richness, threat and endemism for te-

- restrial vertebrates in SW Europe. *Acta Oecologica*, 37, 399-412. DOI: 10.1016/j.actao.2011.05.004
- Manzano, M. & Custodio, E. (2007). Las aguas subterráneas en Doñana y su valor ecológico. *Enseñanza de la Tierra*, 15, 305-316.
- Martín-Closas, C. (2003). The fossil record and evolution of freshwater plants: A review. *Geologica Acta*, 1, 315-338. DOI: 10.1344/105.000001619
- Martín-Closas, C., Wójcicki, J. J. & Fonolla, L. (2006). Fossil charophytes and hydrophytic angiosperms as indicators of lacustrine trophic change. A case study in the Miocene of Catalonia (Spain). *Cryptogamie Algologie*, 27, 357-379.
- Martín-Closas, C., Vicente, A., Villalba-Breva, S. & Sanjuan, J. (2016). The charophyte fossil record on the Iberian Peninsula: a synthesis. *Botanica Serbica*, 40, 183-194. DOI: 10.5281/zenodo.162219
- Martín, J.M., Braga, J.C., Aguirre, J. & Puga-Bernabéu, A. (2009). History and evolution of the North-Betic Strait (Prebetic Zone, Betic Cordillera): A narrow, early Tortonian, tidal-dominated, Atlantic-Mediterranean marine passage. *Sedimentary Geology*, 216, 80-90. DOI: 10.1016/j.sedgeo.2009.01.005
- Pendón, J. G. & Rodríguez Vidal, J. (1986-1987). Caracteres sedimentológicos y geomorfológicos del Alto Nivel Aluvial cuaternario en el litoral de Huelva. *Acta Geologica Hispanica*, 21-22, 107-111.
- Pozo, M., Ruiz, F., Carretero, M. I., Rodríguez Vidal, J., Cáceres, L. M., Abad, M. & González-Regalado, M. L. (2010). Mineralogical assemblages, geochemistry and fossil associations of Pleistocene-Holocene complex siliclastic deposits from the Southwestern Doñana National Park (SW Spain): A palaeoenvironmental approach. *Sedimentary Geology*, 225, 1-18. DOI: 10.1016/j.sedgeo.2010.01.002
- Prósper, E. R. (1910). *Las Carofitas de España. Singularmente las que crecen en sus estepas*. Imprenta Artística Española, Madrid.
- Rodrigo, M. A., Alonso-Guillén, J. L., Cirujano, S. & Soulié-Märsche, I. (2009). Aproximación a las comunidades de carófitos que existieron en la Albufera de Valencia a partir del estudio de las oósporas del sedimento. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 66, 195-208. <http://rjb.revistas.csic.es/index.php/rjb/article/view/316/311>
- Romanov, R. E. & Barinova, S. S. (2012). The charophytes of Israel: historical and contemporary species richness, distribution and ecology. *Biodiversity Research and Conservation*, 25, 67-74. DOI: 10.2478/v10119-012-0015-4
- Rivas-Martínez, S., Valdés, E., Costa, M. & Castroviejo, S. (1980). Vegetación de Doñana (Huelva, España). *Lazaroa*, 1, 5-189.
- Rodríguez Vidal, J., Ruiz, F., Cáceres, L. M., Abad, M., González-Regalado, M. L., Pozo, M., ..., Gómez, F. (2011). Geomarkers of the 218–209 BC Atlantic tsunami in the Roman Lacus Ligustinus (SW Spain): A palaeogeographical approach. *Quaternary International*, 242, 201-212. DOI: 10.1016/j.quaint.2011.01.032
- Ruiz, F., Rodríguez-Ramírez, A., Cáceres, L. M., Rodríguez Vidal, J., Carretero, M. I., Clemente, L., Muñoz, J. M., ..., Abad, M. (2004). Late Holocene evolution of the southwestern Doñana National Park (Guadalquivir Estuary, SW Spain): a multivariate approach. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 204, 47-64. DOI: 10.1016/S0031-0182(03)00721-1
- Ruiz, F., Rodríguez-Ramírez, A., Cáceres, L. M., Rodríguez Vidal, J., Carretero, M. I., Abad, M., Olías, M. & Pozo, M. (2005). Evidence of high-energy events in the geological record: Mid-Holocene evolution of the southwestern Doñana National Park (SW Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 229, 212-229. DOI: 10.1016/j.palaeo.2005.06.023
- Ruiz, F., Pozo, M., Carretero, M. I., Abad, M., González-Regalado, M. L., Muñoz Pichardo, ..., Dias, M. I. (2010). Birth, Evolution and Death of a Lagoon: Late Pleistocene to Holocene Palaeoenvironmental Reconstruction of the Doñana National Park (SW Spain). In: A. G. Friedman (Ed.), *Lagoons: Biology, Management and Environmental Impact* (pp. 371-396). Nova Science Publishers, New York.
- Rybak, A. S. & Woyda-Ploszczyca, A. M. (2019). Ecology and distribution patterns of *Chara*

- connivens* (Charophyta, Characeae) on the Canary Islands – The first record from Fuerteventura. *Oceanological and Hydrobiological Studies*, 48, 368-380. DOI: 10.2478/ohs-2019-0033
- Salvany, J. M., Mediavilla, C. & Rebollo, A. (2010). Las formaciones Plio-Cuaternarias de El Abalario, en el litoral de la provincia de Huelva (España). *Estudios Geológicos*, 66, 209-225. DOI: 10.3989/egol.39953.072
- Salvany, J. M., Larrasoana, J. C., Mediavilla, C. & Rebollo, A. (2011). Chronology and tectono-sedimentary evolution of the Upper Pliocene to Quaternary deposits of the lower Guadalquivir foreland basin, SW Spain. *Sedimentary Geology*, 241, 22-39. DOI: 10.1016/j.sedgeo.2011.09.009
- Sánchez Castillo, P. M. (1984). Contribución al conocimiento del género *Chara* en Andalucía. *Acta Botánica Malacitana*, 9, 79-84.
- Schneider, S. C., García, A., Martín-Closas, C. & Chivas, A. R. (2015). The role of charophytes (Charales) in past and present environments: An overview. *Aquatic Botany*, 120, 2-6. DOI: 10.1016/j.aquabot.2014.10.001
- Semmani, N., Fournier, F., Leónide, P., Feist, M., Boularand, S. & Borgomano, J. (2022). Transgressive-regressive cycles in saline lake margin oolites: paleogeographic implications (Priabonian, Vistrenque basin, SE France). *BSGF - Earth Sciences Bulletin*, 193, 8. DOI: 10.1051/bsgf/2022012
- Serrano, L., Reina, M., Martín, G., Reyes, I., Arechederra, A., León, D. & Toja, J. (2006). The aquatic systems of Doñana (SW Spain): watersheds and frontiers. *Limnetica*, 25, 11-32. DOI: 10.23818/limn.25.02
- Siddall, M., Rohling, E., Almogi-Labin, A., Hemleben, C., Meischner, D., Schmelzer, I. & Smeed, D. A. (2003). Sea-level fluctuations during the last glacial cycle. *Nature*, 423, 853-858. DOI: 10.1038/nature01690
- Soulié-Märsche, I., & García, A. (2015). Gyrogonites and oospores, complementary viewpoints to improve the study of the charophytes (Charales). *Aquatic Botany*, 120, 7-17. DOI: 10.1016/j.aquabot.2014.06.003
- Steinhardt, T. & Selig, U. (2007). Spatial distribution patterns and relationship between recent vegetation and diaspore bank of a brackish coastal lagoon on the southern Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 74, 205-214. DOI: 10.1016/j.ecss.2007.04.004
- Urbaniak, J., & Blaženčić, J. (2012). SEM study of oospore characteristics in endemic and endangered Balkan Charophytes. *Cryptogamie, Algologie*, 33, 277-288. DOI: 10.7872/crya.v33.iss3.2012.277
- Zazo, C., Goy, J. L., Somoza, L., Dabrio, C. J., Belloumini, G., Improta, S., Lario, J.,..., Silva, P. G. (1994). Holocene Sequence of Sea-Level Fluctuations in Relation to Climatic Trends in the Atlantic-Mediterranean Linkage Coast. *Journal of Coastal Research*, 10, 933-945.
- Zazo, C., Dabrio, C. J., González, A., Sierro, F., Yll, E., Goy, J. L., Luque, L.,..., Borja, F. (1999). The record of the latter glacial and interglacial periods in the Guadalquivir marshlands (Mari López drilling, S.W. Spain). *Geoceta*, 26, 119-122.