

## INFORMACIÓN BÁSICA

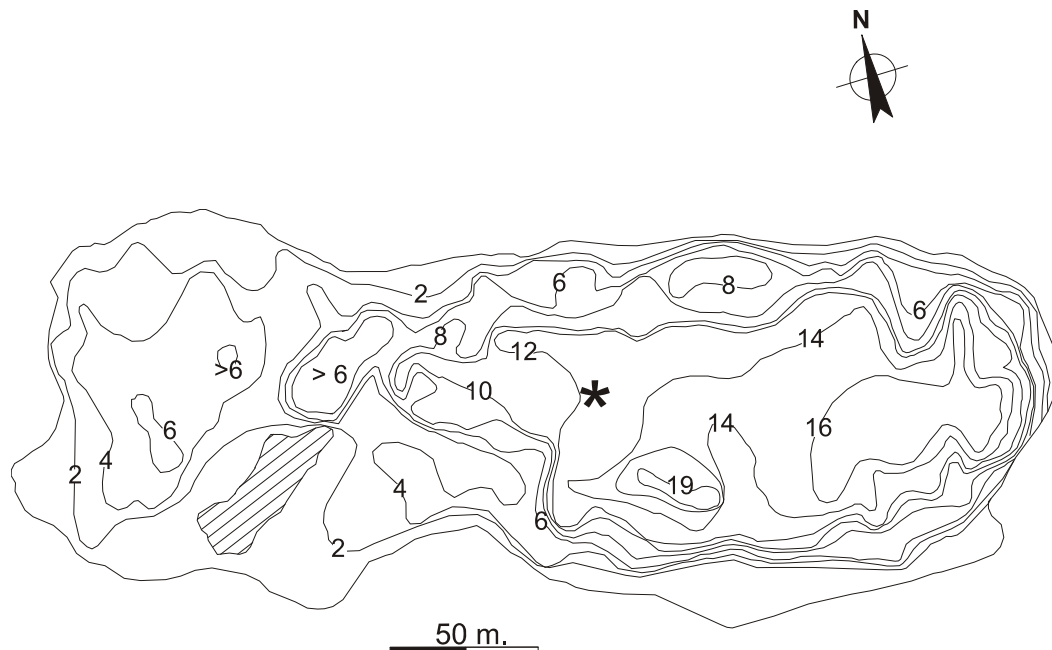
*El agua habla sin cesar  
y nunca se repite*  
Octavio Paz

- **Descripción general del ecosistema**

La laguna de Las Madres es una pequeña laguna artificial, que se estratifica térmicamente a partir de abril-mayo y presenta unos interesantes procesos meromícticos. Su origen es reciente, debiéndose a la extracción de grava y arena de la llanura aluvial, cuyo hueco queda ocupado con agua del acuífero subyacente. La edad del lago puede cifrarse en algo más de 30 años. Se trata, pues, de una laguna de gravera, cuya explotación minera fue abandonada hacia mediados de la década de 1980. Con posterioridad, el Ayuntamiento de Arganda del Rey (Madrid) acondicionó márgenes y taludes, estableció un paseo perimetral y construyó instalaciones para distintos usos recreativos (pesca, remo, equitación, etc.), dotándola de un embarcadero de madera y de barcas de remo. A mediados de la década siguiente, se hizo cargo de su mantenimiento y explotación recreativa la Cooperativa de Mujeres COMUPA. En la actualidad lo hace la empresa RESTAURANTE LAS LAGUNAS ([www.restaurantelasilagunas.com](http://www.restaurantelasilagunas.com)).

En realidad, se trata de un complejo lagunar constituido por cuatro cubetas dispuestas a lo largo de un eje E-W, pero la conexión hídrica entre ellas es mayoritariamente subterránea. El trabajo cuyos datos se referirán aquí se realiza en la cubeta más oriental, que es también la más grande.

Las Madres se encuentra enclavada en una zona encajada, protegida del viento en gran medida, sobre todo por sus zonas sur, suroeste y oeste. Carece de alimentación hídrica por emisarios superficiales, siendo su principal aporte de origen subterráneo. Se trataría, pues, de un “seepage” lake, cuya deposición atmosférica es también muy limitada. Los cambios de nivel en el lago dependen de las oscilaciones del acuífero subyacente, que en el entorno de Las Madres discurre de NNE a SSW (Alvarez, 2006), pero dicho nivel se ve afectado por la explotación de otras graveras cercanas: a medida que se abre más superficie de graveras a cielo abierto, los niveles hídricos disminuyen porque el agua freática (y la lacustre cercana) pasa a ocupar la cubeta recién creada. En el caso de Las Madres, este hecho es especialmente patente debido a la apertura de una nueva gravera, extensa, en sus inmediaciones septentrionales (véanse las fotografías), lo cual ha dado como resultado un descenso medio de alrededor de un metro en sus niveles lacustres promedio durante los últimos quince años. De todos modos, la configuración precisa del acuífero local subyacente y sus oscilaciones de nivel, tan importantes para el funcionamiento de la laguna, aguardan estudios hidrogeológicos específicos, cuyo coste excede el que yo le puedo dedicar.



**Leyenda de la figura.** Mapa batimétrico de la cubeta más oriental de la laguna de gravera de Las Madres, que es donde se realiza este estudio a largo plazo. Dicho mapa se realizó en 1991; acabamos de tomar los datos para otro nuevo en 2014 que está en proceso de elaboración. La zona más profunda se encuentra hacia el este debido a que allí tuvo lugar la extracción última de materia mineral. Las profundidades, en metros. El asterisco simboliza la estación de muestreo permanente. La zona con trazo inclinado, una pequeña isleta cubierta de carrizo.

La transparencia del agua en Las Madres es muy variable (véase la tabla en el Apartado “Datos Identificativos”). Durante la estratificación y el comienzo de la mezcla oscila entre 3 y 5 metros. La resuspensión de materiales de fondo, debida a la entrada otoñal de agua subterránea (véase más abajo), puede hacer disminuir la transparencia a menos de un metro. El color del agua superficial en pequeños volúmenes es transparente, pero el del agua profunda resulta verde-amarillento, debido al efecto de la disolución de las margas próximas. De lejos, el agua superficial tiene un tono oscuro que se vuelve pardo-amarillento a mediados del otoño y en invierno (véase más abajo).

Dado el tipo de alimentación hídrica y su lejanía del cauce contaminado del río que forma el valle aluvial (el Jarama), la concentración de sus nutrientes es relativamente baja para el fósforo y relativamente alta para el nitrógeno, al estar situada en una zona antaño agrícola. La laguna puede conceptuarse de oligo-mesotrófica, siguiendo la clasificación de la OCDE, y su producción parece limitada por el fósforo. Sus aguas son mayoritariamente sulfatadas sódico-cálcicas, lo cual se debe a estar enclavada en un valle aluvial, rodeado de acantilados margosos. Su alcalinidad suele ser superior a 3,3 meq/L, presentando también una gran variabilidad en el carbono orgánico disuelto (3,11-24,93 mg C/L) y en el sulfato (2,2-45,8 meq/L), relacionada en este último caso con las transformaciones del azufre en la columna de agua afectadas por los procesos redox. La laguna no padece contaminaciones notables de origen urbano o industrial, aunque entre los restos de la actividad minera probablemente se

cuenten dragas y cables metálicos. No cabe sospechar otro origen para las elevadas concentraciones de hierro particulado presentes en sus sedimentos y en una capa nefelométrica de 2-3 metros situada cercana al fondo. Dicha capa, rica también en clorofila, materia orgánica particulada y disuelta, nitrógeno y fósforo, se ve alimentada por los materiales resultantes de la descomposición de la biomasa de la vegetación litoral a finales de otoño y durante el invierno. Esta constituye una orla de 2-3 metros de ancho, compuesta por carrizo (*Phragmites australis*) y enea (*Typha domingensis*), aunque dispersos por toda la zona litoral pueden verse a veces ejemplares de *Scirpus lacustris*.

La capa nefelométrica es la responsable principal de la gran dificultad para la mezcla térmica otoñal, cuyo proceso puede dilatarse durante más de tres meses (Alvarez *et al.*, 2005). La anoxia en la columna de agua es patente desde los 6-7 metros de profundidad en cada verano. Además y durante los últimos años, se asiste a un proceso importante de entrada de agua por las zonas profundas que pone en suspensión los materiales del monimolimnion y dota al lago de un color pardo-amarillento desde noviembre hasta marzo-abril.

Dada la gran acumulación de materiales sin salida, no es de extrañar que los sedimentos sean de un color intensamente negro y anóxicos, con una capa superior, de aspecto coloidal, donde predomina el hierro (véase la fotografía adjunta de un “core”, tomado en septiembre de 2003).



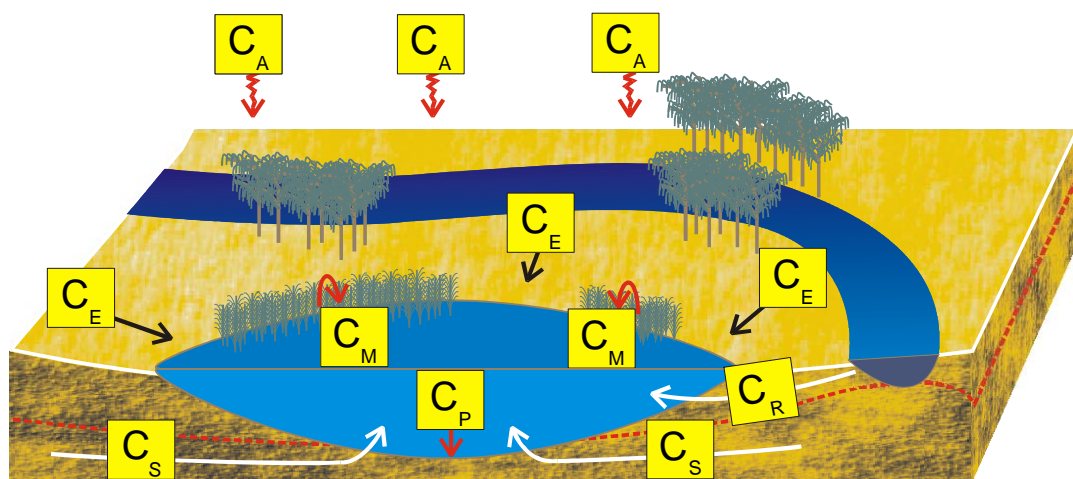
Además de la orla litoral de helófitos, en las zonas más someras del lago aparece el interesante hidrófito *Najas marina* (Gil, 1991). Entre los animales bentónicos, se cuentan numerosos heterópteros y odonatos (García-Avilés, 2002a, b), chironómidos (Oscar Soriano, comunicación personal) e incluso la curiosa gamba de agua dulce *Atyaephyra desmaresti* (Javier García-Avilés, comunicación personal).

En el plancton, amén de bacterias de múltiples grupos (es común el olor a sulfuros en verano, mediado por microorganismos), picoplancton autótrofo, ciliados (*Didinium* spp. y otras especies) y nanoflagelados heterótrofos (*Gymnodinium* spp., entre otros), son comunes las diatomeas (*Cyclotella ocellata*), los dinoflagelados (*Peridinium* spp.) y las clorofitas (*Planctonema* y varias chlorococcales; Rojo & Alvarez, 2001). En cuanto al zooplancton, hay numerosas especies de rotíferos, entre los que se cuentan *Polyarthra* spp., *Anuraeopsis fissa*, *Hexarthra fennica* y *Filinia hofmanni* (Velasco *et al.*, 1996), los Cladóceros *Daphnia longispina* y *Ceriodaphnia reticulata* y los Copépodos *Arctodiaptomus salinus* y *Tropocyclops prasinus* (Alvarez *et al.*, 2006b).

La comunidad de peces está compuesta por *Cyprinus carpio*, *Gambusia holbrooki*, *Lepomis gibbosus* y *Micropterus salmoides* (García-Avilés *et al.*, 1999), pero a veces se ven peces tropicales que echan los que se han cansado de tenerlos en su casita.

La avifauna de Anátidas presente en Las Madres no cría, pero se pueden observar algunas de paso. Hay también una colonia de unas 70 ocas domésticas que fertilizan el agua. Otras especies de aves que aparecen en esta laguna pueden consultarse en García-Avilés *et al.* (1999).

Un esquema simplificado de las cargas de materiales que recibe una gravera puede verse a continuación.



**Leyenda del esquema.** Entradas de materiales en una gravera que contribuyen a su eutrofización. Son de dos tipos: “carga externa”, que procede de fuera de la laguna, y “carga interna”, que se genera dentro del ecosistema. Entre las cargas

externas están la de escorrentía superficial por erosión de los ecosistemas terrestres cercanos ( $C_E$ ), la del agua subterránea ( $C_S$ ), la procedente del río por infiltración ( $C_R$ , que en el caso de Las Madres es inexistente) y la procedente de la atmósfera ( $C_A$ ). A la carga interna pertenecen los nutrientes generados por descomposición de los seres vivos en el lago, fundamentalmente el plancton ( $C_P$ ) y los macrófitos litorales ( $C_M$ ), comunidades que son las que mayor biomasa suelen alcanzar.

- **Historia de la estación de estudios a largo plazo**

Desde que comencé en este oficio de la investigación, considero imprescindible la existencia de series largas de datos sobre el funcionamiento de los ecosistemas. En ecología, la existencia de estaciones experimentales que registran sistemáticamente datos de su entorno, con la Rothamstead Experimental Station (Harpenden, cerca de Londres) y la Freshwater Biological Association (Ambleside en el Lake District y East Stoke en Dorset) en Inglaterra, el Hubbard Brook Experimental Forest (North Woodstock, New Hampshire) y el Coweeta Hydrologic Laboratory (Otto, North Carolina) en USA y el Max Planck Institut für Limnologie (Plön en Schleswig-Holstein, Alemania; ya cerrado desgraciadamente), me ha parecido uno de los mejores medios para obtener una clase de información que permitiera aseverar tendencias en dicho funcionamiento, lo cual los proyectos convencionales de investigación, por su miopía, no permiten. Así que, cuando accedí a un puesto estable de investigador, uno de los objetivos que me tracé fue intentar obtener datos a largo plazo sobre un ecosistema concreto en la medida de mis posibilidades y conociendo pasablemente la idiosincrasia y actitud del indígena hacia el trabajo científico. Dada mi experiencia anterior en lagunas de gravera cercanas al laboratorio, lo cual permitía –entre otras cosas- un estudio más rápido y cómodo, me decanté por la pequeña laguna de Las Madres y comencé los estudios limnológicos en ella en 1991, realizando un seguimiento mensual desde septiembre de dicho año hasta la fecha. El estudio se vio inicialmente reforzado por la concesión, por parte de la Comunidad Autónoma de Madrid, de una estación meteorológica bastante completa que, inicialmente, iba a ser instalada al borde de la laguna, pero que –con buen criterio, como luego se vio, dado el vandalismo que padeció una cadena de termistores Ånderaa- se implantó en los terrenos del CSIC, ubicados a unos 2 km al NE de la misma. Después no ha habido otras fuentes directas de financiación para realizar este seguimiento.

- **Datos identificativos**

NOMBRE DEL SITIO: Laguna de Las Madres

LOCALIZACIÓN GEOGRÁFICA: Cuenca del río Jarama, término municipal de Arganda del Rey; está situada aproximadamente en la zona derecha de la carretera M-3020, km 1,800. Por ahora, al entorno lo denominan “Las Lagunas: Enclave Natural”.

ALTITUD: 530 m.s.n.m.

COORDENADAS (LAT. Y LONG. EN UNIDADES SEXAGESIMALES): 40° 18' 10'' N, 3° 31' 10'' W

EXTENSIÓN DEL ÁREA DE SEGUIMIENTO: perfiles verticales tomados en una boya central en el lago (véase la figura de la batimetría)

Longitud máxima (m)	355	Oxígeno disuelto (mg/L)	0,0-19,5
Longitud efectiva máxima (m)	345	Conductividad (µS/cm)	1480-3890
Anchura máxima (m)	128	pH	4,06-8,41
Anchura media (m)	100	Alcalinidad (meq/L)	3,36-7,95
Anchura efectiva (m)	128	Carbono orgánico disuelto (mg C/L)	3,11-24,93
Profundidad máxima (m)	19	Materia total (mg/L)	1750-4214
Profundidad media (m)	7,9	Materia en suspensión (mg/L)	0,5-84
$Z_{med}:Z_{max}$	0,42	Sílice (mg Si/L)	0,09-13,11
Profundidad relativa (%)	88	Sulfato (meq/L)	2,2-45,8
Orientación (eje mayor)	SWW-NEE	Cloruro (meq/L)	6,7-7,9
Perímetro (m)	1030	Calcio (meq/L)	8,0-13,1
Volumen (m <sup>3</sup> )	283480	Magnesio (meq/L)	8,0-8,3
Area (Ha)	3,58	Sodio (meq/L)	9,2-11,3
Desarrollo del volumen	1,25	Potasio (meq/L)	0,4-0,6
Desarrollo del perímetro	1,53	Nitrato (mg/L)	0,00-27,40
Islas (m <sup>2</sup> )	760	Nitrito (mg/L)	0,000-1,267
Exposición al viento (m)	146	Amonio (mg/L)	0,000-2,868
Centro de gravedad (m)	4,94	Nitrógeno total (mg N/L)	0,12-8,46
Temperatura del agua (°C)	6,4-28,2	Ortofosfato (mg/L)	0,000-0,218
Transparencia (m)	0,4-7,2	Fósforo total (mg P/L)	0,000-1,300
Extinción de la luz (m <sup>-1</sup> )	0,3-4,6	Clorofila "a" (µg/L)	0,1-37,2

**Leyenda de la tabla.** Características morfométricas y rangos de las principales variables limnológicas en la laguna de Las Madres para el periodo 1991-2005. Los parámetros morfométricos siguen las definiciones del tratado de G.E. Hutchinson (1957); la exposición al viento se he estimado para la zona de la boya donde se realiza siempre la toma de muestras.

- **Entidad responsable y persona de contacto**

NOMBRE DE LA ENTIDAD: Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC)

PERSONA DE CONTACTO: Miguel Alvarez Cobelas

DIRECCIÓN POSTAL: Serrano 115 duplicado, Madrid

TELÉFONO: 91-7822087

E-MAIL: [malvarez@mncn.csic.es](mailto:malvarez@mncn.csic.es)

HOJA WEB: [www.humedalesibericos.com](http://www.humedalesibericos.com)

- **Variables registradas**

<b>Tipo de variables</b>	<b>Fecha de inicio (mm/aaaa)</b>	<b>Fecha de finalización (si no continúan en el presente)</b>
<b>Variables abióticas</b>		
<i>Climáticas</i>		
Temperatura del aire	Septiembre-1991	
Velocidad del viento	Septiembre-1991	
Orientación del viento	Septiembre-1991	
Radiación incidente total	Septiembre-1991	
Humedad relativa	Septiembre-1991	
<i>Físicas</i>		
Temperatura del agua	Septiembre-1991	
Transparencia	Septiembre-1991	
Radiación fotosintéticamente activa	Septiembre-1991	
Conductividad	Septiembre-1991	
<i>Químicas</i>		
Oxígeno disuelto	Septiembre-1991	
pH	Septiembre-1991	
Sólidos totales	Septiembre-1991	Diciembre-1999
Sólidos en suspensión	Septiembre-1991	Diciembre-1999
Alcalinidad	Septiembre-1991	Julio-1997
Carbono orgánico disuelto	Diciembre-1999	
Sílice	Septiembre-1991	Diciembre-1997
Sulfato	Septiembre-1991	Diciembre-1997
Nitrato	Septiembre-1991	
Nitrito	Septiembre-1991	
Amonio	Septiembre-1991	
Nitrógeno total	Septiembre-1991	
Ortofosfato	Septiembre-1991	
Fósforo total	Septiembre-1991	
Clorofila "a" fitoplanctónica	Septiembre-1991	
<b>Variables bióticas</b>		
<i>Estructurales</i>		
Biomasa bacteriana	Septiembre-1991	
Composición, densidad y biomasa fitoplanctónica	Septiembre-1991	
Composición, densidad y biomasa zooplanctónica	Agosto-2002	

Las muestras se han tomado siempre en el mismo lugar, una boya situada en el centro aproximado de la cubeta lacustre, cuya profundidad máxima es de 12 metros ó inferior, dependiendo de las oscilaciones en el nivel del agua. La periodicidad de los muestreos limnológicos ha sido aproximadamente mensual. Los registros meteorológicos, sin embargo, son promedios cada diez minutos de las medidas que recogen los sensores de modo prácticamente continuo.

- **Estructura informática y bases de datos**

<b>Variables registradas</b>	<b>Formato de los datos</b>	<b>Política de acceso a datos</b>
Meteorológicas	*.xls	Véase más abajo
Limnológicas	*.xls	Véase más abajo

Las variables meteorológicas se registraron cada diez minutos en una estación situada en una instalación del CSIC (véase más abajo). Los datos del periodo 1991-2011 se han promediado diaria y mensualmente. Los posteriores a 2011 llevan la salida del registro de la estación, es decir, son los promediados cada diez minutos.

En cuanto a las variables limnológicas, “Transparencia” supone un único dato mensual y su formato de salida no necesita explicación. Las variables “Temperatura” y “Oxígeno disuelto” se han medido de metro en metro en todos los años. Circunstancialmente, puede faltar la profundidad inicial (Superficie ó 0 metros) y, a menudo, la más profunda (-12 metros); en el primer caso se trata de un olvido en la incorporación del dato a las tablas antiguas (y las anotaciones en papel dónde estarán...), mientras que en el segundo se trata de oscilaciones en el nivel lacustre.

Casi todas las demás variables comenzaron a medirse de metro en metro, pero desde 1994 en muchos casos sólo lo han sido a una profundidad representativa del epilimnion (indicada por “E”), de la termoclina (si la había, indicada por “T”) y del monimolimnion (o capa meromítica basal, indicado por “H”). En el caso del nitrógeno y el fósforo totales, desde el comienzo de la serie temporal se han medido únicamente en esos lugares representativos.

SOFTWARE UTILIZADO: Windows-Excel. El formato es \*.xls.

¿EXISTE ALGUNA BASE DE DATOS CONECTADA A SERVIDOR?: No

GESTIÓN DE LAS BASES DE DATOS: Se actualizarán una vez al año, normalmente hacia febrero-marzo del año siguiente a la toma de datos. Los datos están distribuidos en varias bases diferentes (véase la descripción más arriba). Para las variables de uso libre, no existen datos en papel que todavía no hayan sido informatizados. El personal que a lo largo de los años ha ido ayudando a la toma de datos tiene acceso a los mismos, pero rara vez se ha sentido interesado. Existe una persona dedicada íntegramente a su gestión: Miguel Alvarez Cobelas.

- **Acceso a los datos**

Los datos cuyos archivos se disponen aquí pueden usarse libremente, citando y agradeciendo la procedencia. Como muestra de cortesía, especialmente de agradecer en estos tiempos de mala educación generalizada, este investigador estaría encantado de recibir una copia de las publicaciones, los informes o los trabajos en los que se usen estos datos, si es que se genera alguno. Para otras variables no referidas en esta dirección, pero disponibles (véase la tabla de Variables registradas), las personas interesadas deben ponerse en contacto con Miguel Alvarez Cobelas, con quien se acordarán las condiciones de uso.



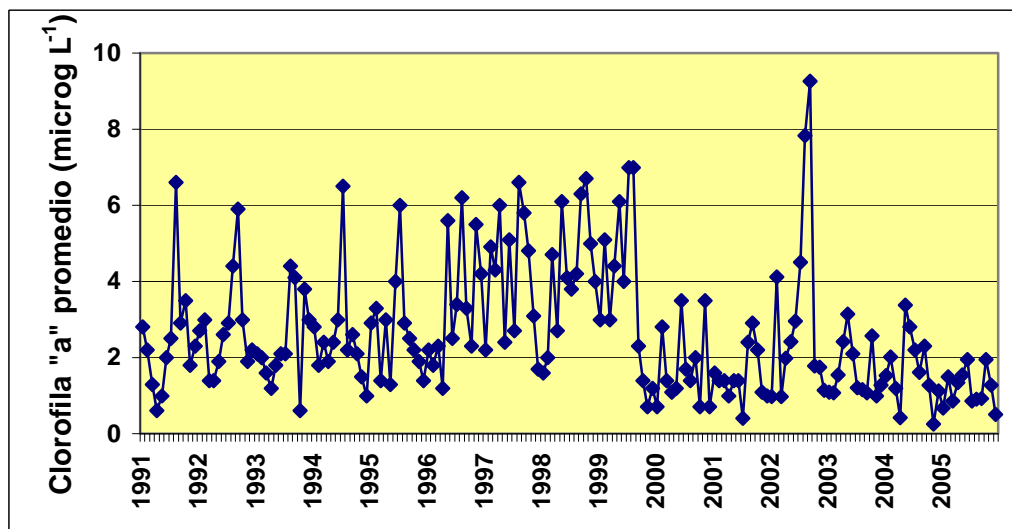
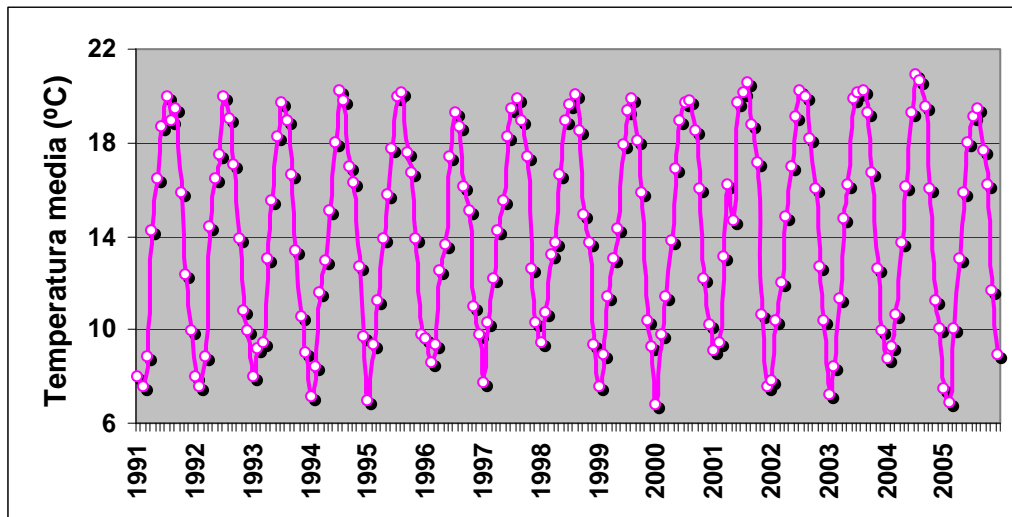
- **Infraestructura disponible**

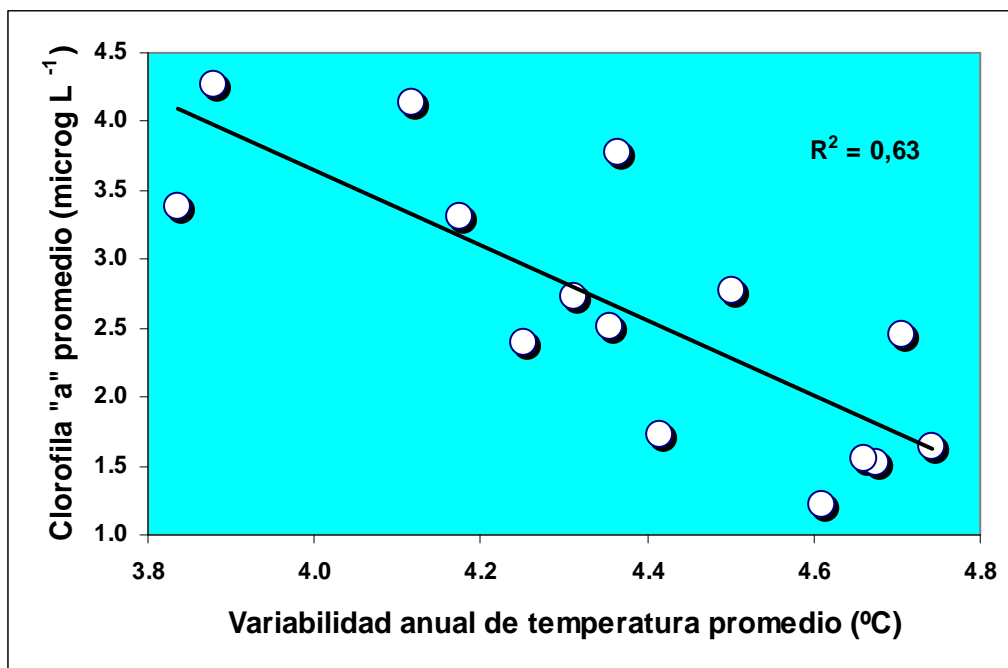
Hay unas boyas en el lago donde uno se puede anclar para realizar la toma de muestras. Además, existen embarcaciones a remo con las que se puede muestrear o pasear. A unos 2 km al NE está situada la Estación Experimental de Energía Solar, perteneciente al Instituto de Ciencias de la Construcción (CSIC), donde se halla ubicada la estación meteorológica.

- **Proyectos de investigación y entidad/es financiadora/s**

Para los próximos tres años (2015-2017) disponemos de un Proyecto de Investigación gestionado por el CSIC (201430E112) a base de fondos procedentes de remanentes de otros Proyectos.

- **Algunos resultados preliminares**





Las dos figuras superiores representan la temperatura promedio del agua y la clorofila “a” fitoplanctónica en la capa mezclada de la laguna de Las Madres desde 1991 hasta 2005. En principio, cabría esperar que el cambio climático favoreciera un aumento de la biomasa fitoplanctónica al incrementarse la temperatura promedio del aire y, por tanto, la del agua (con lo cual el metabolismo del fitoplancton se vería más acelerado), pero no he encontrado relación estadísticamente significativa entre la temperatura del agua y la clorofila ( $p > 0,05$ ). Además, una mayor variabilidad de la temperatura -característica que algunos consideran asociada al cambio climático- tampoco favorece el incremento de la clorofila, como demuestra la figura inferior para el periodo de estudio 1991-2005 ( $p < 0,05$ ), sino todo lo contrario. “Todo es muy complicado”, como suelen asegurar los futbolistas. Seguiremos informando.

- **Agradecimientos**

Marcelo Izquierdo y Emilio Martín (Instituto de Ciencias de la Construcción, CSIC, Madrid) se han ocupado del mantenimiento de la estación meteorológica. A lo largo de los años han participado numerosas personas en los muestreos y análisis: Angel Rubio, José Luis Velasco, María Valladolid, Oscar Soriano, Angel Baltanás, Mercedes Arauzo, Julián Vicioso, María Verdugo, Julio Camargo, Salvador Sánchez Carrillo, David Angeler, Palmira Riolobos, Javier García Avilés, Juana Hidalgo, Youssef Himi, José María Alonso, Eva López Delgado, María José Ortiz y José Luis Ayala.

- **Alguna bibliografía**

Alvarez, M. 2006. Groundwater-mediated limnology in Spain. *Limnetica* 25: 107-122.

Alvarez, M., P. Riobos, Y. Himi, S. Sánchez Carrillo, J. García-Avilés & J. Hidalgo. 2000. *Estudio físico-químico de los ambientes estancados del Parque Regional del Sureste de la Comunidad de Madrid*. Serie Documentos nº 29. Consejería de Medio Ambiente, Comunidad Autónoma de Madrid. Madrid. 65 pp + 1 disquete.

Alvarez, M., A. Baltanás, J.L. Velasco & C. Rojo. 2002. Daily variations in the optical properties of a small lake. *Freshwater Biology* 47: 450-461.

Alvarez, M., J.L. Velasco, M. Valladolid, A. Baltanás & C. Rojo. 2005. Daily patterns of mixing and nutrient concentrations during early autumn circulation in a small sheltered lake. *Freshwater Biology* 50: 813-829.

Alvarez, M., C. Rojo, J.L. Velasco & A. Baltanás. 2006a. Factors controlling planktonic size spectral responses to autumnal circulation in a Mediterranean lake. *Freshwater Biology* 51: 131-143.

Alvarez, M., A. Baltanás, J.L. Velasco & C. Rojo. 2006b. Zooplankton dynamics during autumn circulation in a small, wind-sheltered, Mediterranean lake. *Marine and Freshwater Research* 57: 441-452.

García-Avilés, J. 2002a. *Biodiversidad de los humedales del Parque Regional del Sureste. II. Libélulas*. Serie Documentos nº 36. Centro de Investigaciones Ambientales de la Comunidad de Madrid "Fernando González Bernáldez". Madrid. 60 pp.

García-Avilés, J. 2002b. *Biodiversidad de los humedales del Parque Regional del Sureste. III. Heterópteros acuáticos*. Serie Documentos nº 37. Centro de Investigaciones Ambientales de la Comunidad de Madrid "Fernando González Bernáldez". Madrid. 62 pp.

García-Avilés, J., N. Roblas & J. Hidalgo. 1999. *Biodiversidad de los humedales del Parque Regional del Sureste. I. Vertebrados acuáticos*. Serie Documentos nº 29. Consejería de Medio Ambiente. Comunidad Autónoma de Madrid. Madrid. 65 pp.

Gil, M. 1991. Notas sobre plantas acuáticas madrileñas, I. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 49: 292-293.

Rojo, C. & M. Álvarez. 2001. Phytoplankton structure and dynamics at daily temporal scale: response to the thermal overturn. *Archiv für Hydrobiologie* 151: 549-569.

Rojo, C., K.T. Kiss, M. Alvarez & M.A. Rodrigo. 1999. Population dynamics of *Cyclotella ocellata* (Bacillariophyceae): endogenous and exogenous factors. *Archiv für Hydrobiologie* 145: 479-495.

Velasco, J.L., M. Alvarez & A. Rubio. 1996. Influencia de la ruptura de la termoclina sobre la comunidad de rotíferos planctónicos de una laguna meromítica (Las Madres, Madrid). *Ecología* 10: 523-532.