

LIFE+LIMNOPIRINEUS: CONSERVACIÓN DE HÁBITATS Y ESPECIES ACUÁTICAS DE LA ALTA MONTAÑA DE LOS PIRINEOS

MEMÓRIA TÉCNICA



LIFE13 NAT/ES/001210 LIMNOPIRINEUS

**LIFE+LIMNOPIRINEUS:
CONSERVACIÓN DE
HÁBITATS Y ESPECIES
ACUÁTICAS DE LA ALTA
MONTAÑA DE LOS
PIRINEOS**

LIFE+LIMNOPIRINEUS: CONSERVACIÓN DE HÁBITATS Y ESPECIES ACUÁTICAS DE LA ALTA MONTAÑA DE LOS PIRINEOS

COORDINADORES

Empar Carrillo
Josep Maria Ninot
Teresa Buchaca
Marc Ventura

DISEÑO GRÁFICO
creativadissenycat

IMPRENTA
GoPrinters

DEPÓSITO LEGAL
B 27921-2019

ISBN
978-84-18199-14-1

Coordinador:



Beneficiarios:

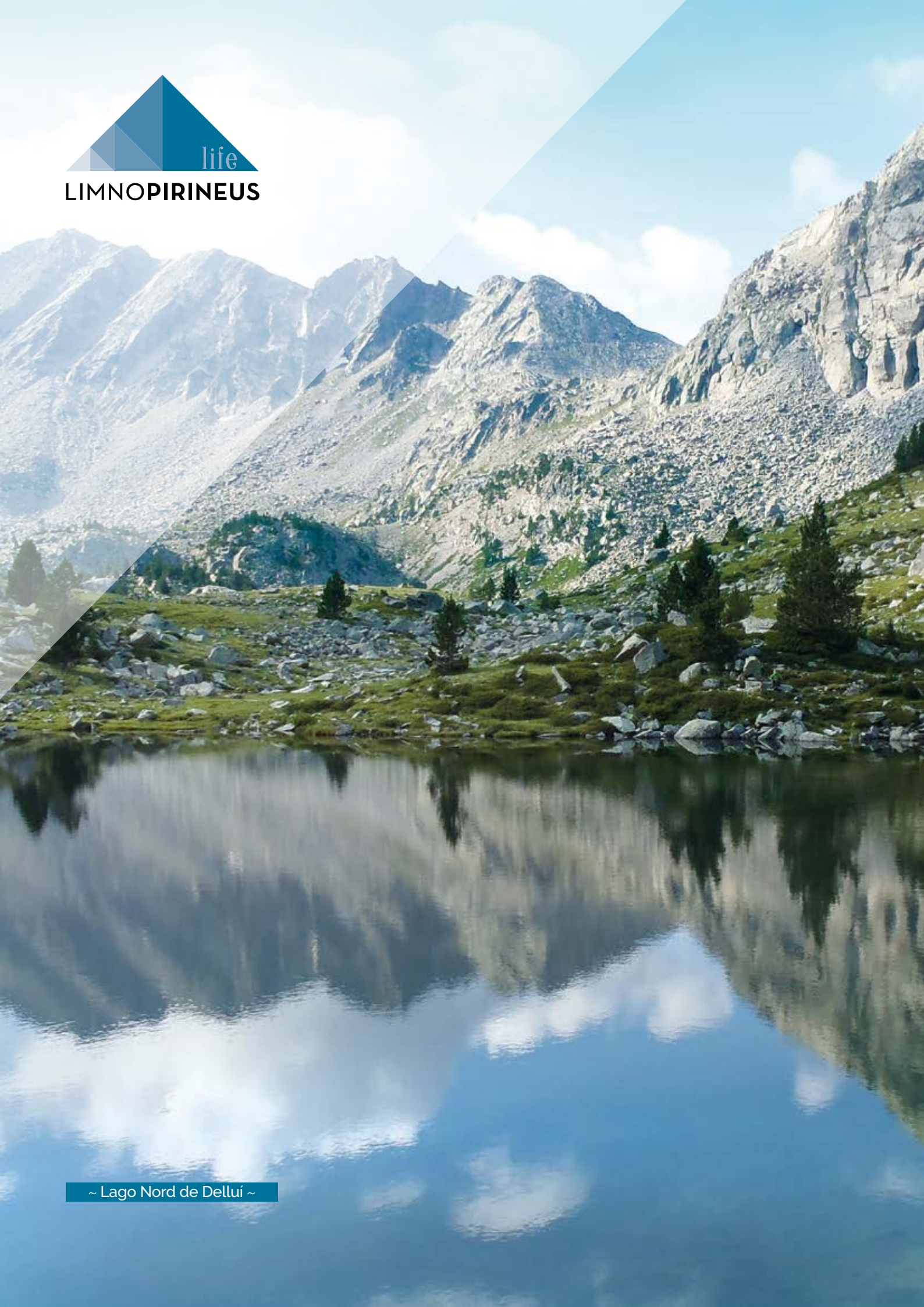


Co-financiador:





LIMNOPIRINEUS



~ Lago Nord de Dellui ~



06

Eliminación de peces introducidos como medida de restauración de lagos de alta montaña

POU-ROVIRA *et. al*

28

Cambios en los lagos a partir de la reducción de las densidades de peces

BUCHACA *et. al*

42

Rápida recuperación de las poblaciones de anfibios en ocho lagos de alta montaña vinculada a la erradicación de peces exóticos

MIRÓ *et. al*

54

Alteraciones y cambios que afectan a la conservación de la biodiversidad del Estanho de Vilac (Valle de Arán)

CARRILLO *et. al*

72

El sistema hidroturboso de Trescurro: gradientes ambientales y eventos climáticos limitan la distribución local de las comunidades vegetales

COLOMER *et. al*

84

Hábitats de interés comunitario en los humedales de alta montaña de Aigüestortes y del Alt Pallars: distribución, impactos y amenazas

PÉREZ-HAASE *et. al*

100

Evaluación de la percepción de visitantes y residentes sobre los ecosistemas acuáticos de alta montaña

ROMAGOSA *et. al*

108

Estado de conservación del cavilat (*Cottus hispaniolensis*) en el valle de Arán

ROCASPANA *et. al*

114

Recuperación de turberas en el embalse de la Font Grossa, Espot

NINOT *et. al*

ALTERACIONES Y CAMBIOS QUE AFECTAN A LA CONSERVACIÓN DE LA BIODIVERSIDAD DEL ESTANHO DE VILAC (VALLE DE ARÁN)

Empar CARRILLO (1), Eva DOCAMPO (2), Teresa BUCHACA (2), Alexandre MIRÓ (2), Josep M. NINOT (1), Víctor OSORIO (2), Aaron PÉREZ-HAASE (1), M. Àngels PUIG (2), Ibor SABAS (2) y Marc VENTURA (2)

1. Departamento de Biología Evolutiva, Ecología y Ciencias Ambientales. Universidad de Barcelona. Av. Diagonal, 643, 08028 Barcelona, Cataluña, España.
2. Grupo de Ecología Integrativa de Aguas Continentales. Centro de Estudios Avanzados de Blanes (CEAB-CSIC). Calle de acceso a la Cala Sant Francesc, 14, 17300 Blanes, Cataluña, España.

RESUMEN

El Estancho de Vilac está situado en una pequeña cuenca endorreica en el Valle de Arán (Cataluña) a 1.640 m de altitud. En origen era una pequeña laguna de nivel fluctuante, pero por intereses ganaderos fue recrecida con un aporte externo de agua. En los últimos años, con la modificación del fondo y el continuo aumento del volumen de agua acumulada, se ha utilizado también para la pesca de la trucha. Como resultado de estas modificaciones, se ha producido una alteración notable del sistema que ha puesto en peligro la conservación de diversas especies de anfibios, especialmente *Alytes obstetricans* y *Rana temporaria*, así como *Luronium natans*, planta acuática que tiene en el Estancho la única localidad pirenaica. Las tres son especies protegidas a nivel europeo por la Directiva Hábitats. El objetivo del presente trabajo es la mejora del estado de conservación de estas especies y del ecosistema en su conjunto. Para ello se ha efectuado un estudio del ciclo hidrológico calculando el balance hídrico de la cuenca y se han seguido los cambios de nivel ocasionados al alterar el flujo de entrada de agua artificial; asimismo, se ha realizado el estudio de la variabilidad del ciclo de nutrientes y de la biodiversidad acuática y, en especial, de los organismos indicadores. Los resultados muestran que el Estancho es una laguna de carácter temporal que podría quedar seca algún tiempo durante el período estival, pero que con un aporte de agua que sobrepase los valores de pérdida naturales puede hacer crecer de forma continua el volumen de agua que tendría sin alteraciones externas. También se constata que la presencia de truchas ha alterado notablemente la diversidad faunística de la masa de agua; asimismo, ello repercute en las poblaciones de anfibios. Por otra parte, la presencia de un gran número de cabezas de ganado equino provoca la eutrofización del agua, así como la perturbación de la población de *Luronium natans* y de la integridad del sustrato donde crece. Esta población también se ve afectada por la entrada en la laguna de *Potamogeton berchtoldii*, macrófito propio

de aguas permanentes y común en los lagos alpinos. Entre las acciones efectuadas para revertir el ecosistema a un estado más natural se incluye la extracción de todas las truchas y la instalación de un nuevo abrevadero con regulación de la entrada de agua. La eliminación de las truchas ha llevado a una rápida recuperación de los macroinvertebrados litorales y de los anfibios. Por su parte, el descenso del nivel del agua, provocado por la disminución del caudal del aporte externo, ha modificado la extensión de la población de *Luronium natans*. Se ha llevado a cabo un monitoreo de esta planta en las dos zonas que ocupa: en la zona donde crece enraizada en el fondo sumergido con las hojas flotantes en la superficie del agua y en la zona marginal de la laguna donde crece con formas anfibias que quedan expuestas al aire. El descenso de nivel del agua ha ocasionado un aumento de la densidad de la subpoblación anfibia, que a su vez se ha visto alterada por la presencia de ganado que deteriora los márgenes de la laguna. La subpoblación acuática se ha mantenido, aunque tiene una baja vitalidad. Siempre se han observado plantas en estado vegetativo y únicamente se ha visto floración simultánea de múltiples individuos en 2019. Sobre la base de estos resultados, proponemos que se reconozca en el Estancho la existencia de los hábitats de interés comunitario (HIC) 3150 y 3130 relacionados con la masa de agua y las dos subpoblaciones de *Luronium natans*.

INTRODUCCIÓN

El estancho de Vilac es un pequeño lago o laguna del Valle de Arán situada en el emplazamiento de una antigua laguna endorreica de origen glaciar, cuyo funcionamiento ecológico debía estar condicionado por el régimen de lluvias y que probablemente mantenía una fluctuación hídrica importante a lo largo del año (figura 1).



▲ **Figura 1.** Estanho de Vilac.

Esta laguna está incluida en el listado de zonas de especial conservación (ZEC código ES5130006) como lugar de interés comunitario por su biodiversidad. El mayor interés en cuanto a biodiversidad recae sobre una población estable de *Luronium natans* (L.) Raf., macrófito en peligro de extinción según el *Catálogo español de especies amenazadas* (RDL 139/2011, de 4 de febrero). Además, se han observado en la zona varios anfibios protegidos nominalmente en Cataluña (DL 2/2008, de 15 de abril) como son *Bufo spinosus* (Daudin, 1803), *Lissotriton helveticus* (Razoumowsky, 1789), *Alytes obstetricans* (Laurenti, 1768) y *Rana temporaria* L., 1758. Las tres últimas especies (figura 2) también aparecen en la lista de especies silvestres en régimen de protección especial del *Catálogo nacional* (Directiva 92/43/CEE), y *Luronium natans* y los dos últimos anfibios aparecen en los anexos II, IV y V de la Directiva Hábitats, respectivamente.



▲ **Figura 2.** Especies de la Directiva Hábitats presentes en el Estanho: *Luronium natans*, forma sumergida (izquierda) y forma anfibia (derecha); *Alytes obstetricans* (inferior izquierda) y *Rana temporaria* (inferior derecha).

Sin embargo, esta biodiversidad podría estar comprometida actualmente por la concurrencia de una serie de factores de estrés que influyen en la variabilidad del funcionamiento del ecosistema.

El Estanho de Vilac ha sido utilizado históricamente como punto de abastecimiento de agua para el ganado (vacuno y equino). Su carácter fluctuante era un incon-

veniente para este uso en la época más seca, por lo que se incorporó un abrevadero con una entrada artificial de agua captada en un barranco exterior a la cuenca. El agua sobrante era conducida hacia la laguna para mantener su nivel. Estas modificaciones son antiguas (probablemente de finales del siglo XIX) y con el tiempo se han ido renovando e incorporando otras, como la excavación del fondo que se llevó a cabo alrededor de los años 90 del siglo XX para ampliar la capacidad de almacenamiento. Más recientemente, facilitado por los cambios hidrológicos derivados del abrevadero, se introdujo además trucha común, *Salmo trutta* L., 1758, para pesca deportiva. Actualmente todavía se utiliza el entorno de la laguna para pasto de ganado equino y vacuno (figura 3).



▲ **Figura 3.** Estanho de Vilac. Entrada artificial de agua y ganado equino.

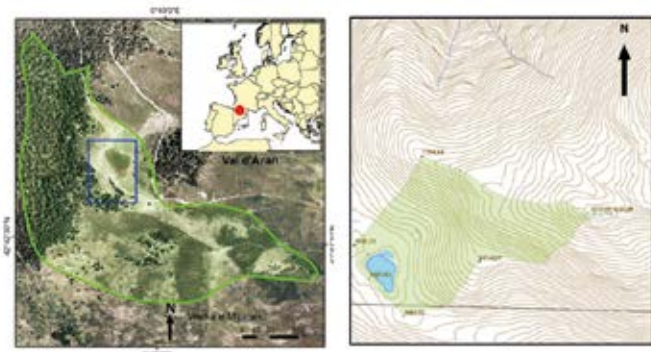
Consideramos que la entrada artificial de agua y la aportación extra de nutrientes pueden comprometer la supervivencia de *Luronium natans* y que la introducción de peces puede afectar a algunos grupos de organismos, especialmente a los anfibios.

La importancia de la biodiversidad que hay en el Estanho de Vilac, junto con la presencia de *L. natans* (única localidad de esta planta acuática en los Pirineos), hizo que se declarara lugar de interés comunitario (LIC) y zona de especial conservación (ZEC) específicamente para este ecosistema concreto, e hizo que se incluyera en los objetivos de conservación del proyecto LIFE+ LimnoPirineus (<http://www.lifelimnopirineus.eu>).

Una de las actuaciones de este proyecto (y el objetivo del presente trabajo) es la mejora del estado de conservación de *L. natans*, de dos de las cuatro especies de anfibios presentes en el Estanho de Vilac y del ecosistema en su conjunto. Esto incluye el estudio del efecto de los cambios hidrológicos y la eliminación de la fauna íctica introducida.

DESCRIPCIÓN GENERAL DE LA ZONA DE ESTUDIO

La zona objeto de estudio es el Estanho de Vilac, que se halla en el Valle de Arán, cerca de Viella, a 1.640 m de altitud, en la vertiente oeste del Mont dera Solana, de coordenadas 0° 48' 50,18" N y 42° 42' 37,43" E. La cuenca, endorreica, tiene una superficie de 11,37 ha y un uso principal ganadero (pasto para caballos y vacas) durante el verano, así como un uso recreativo ocasional, dado el fácil acceso y la relativa proximidad a núcleos de población (figura. 4).



▲ **Figura 4.** Localización del Estancho de Vilac y del SCI ES5130006 Estancho de Vielha (izquierda) y cuenca del Estancho (derecha).

En el Valle de Arán el clima es atlántico de montaña, con precipitaciones relativamente elevadas repartidas regularmente a lo largo del año y temperaturas suaves en verano y frías en invierno (en Viella, 939,7 mm/año y 9,6 °C de media). Dado el claro gradiente altitudinal, tanto de precipitación como de temperatura, en el Estancho las precipitaciones son más elevadas y las temperaturas más bajas que los valores medios de la cercana estación de Viella. Es notable el número relativamente alto de días sin insolación, en gran parte por la presencia de nieblas que ocasionan una disminución de la evapotranspiración.

El Estancho de Vilac se encuentra en el sector del sinclinal del Valle de Arán, dominado por afloramientos devónicos que en esta área están formados principalmente por materiales esquistosos. El fondo natural del Estancho, de origen holocénico, debería ser plano y formado por depósitos lacustres de arcillas y limos ricos en materia orgánica, que se alternan con niveles arenosos (Colomer *et al.*, 2014). Estos depósitos pueden ser de varios metros de potencia y llenan e impermeabilizan el fondo de lagunas, tanto de origen glacial como de distensión lateral, como seguramente se da en este caso (Bordonau *et al.*, 1989). El Estancho de Vilac ha sido transformado en una estructura de fondo cónico, con una profundidad máxima en el centro de 2,7 m y un perímetro que se ha ido agrandando hasta ser en 2015 de unos 290 m. En 2015 se podía considerar ya como una laguna de tamaño pequeño, de forma elíptica (aproximadamente 100 m por 60 m) con el fondo modificado, probablemente formado por una mezcla de los materiales primitivos presentes en la zona, y con permeabilidad desconocida.

Hidrológicamente el Estancho se encuentra en una pequeña cuenca endorreica y situado sobre el acuífero de las calizas metamórficas devonianas del Valle de Arán, que pueden llegar a tener una potencia de hasta 400 m (ACA, 2015). Recibe de forma natural el agua de precipitación y de escorrentía de la cuenca, que da un régimen periódico irregular de oscilación del nivel, tanto anual como interanual, determinado por las condiciones meteorológicas del año (régimen de precipitación y temperatura). Probablemente, en algún período con precipitaciones bajas y temperaturas altas habría quedado casi seco. El interés de un punto de agua a media altitud (1.640 m) para el ganado tuvo que ser importante en su momento, como demuestra la presencia de antiguas construcciones (corral y cabaña) en los prados

que lo rodean. Para subsanar la falta de agua en los años secos, se dispuso una fuente-abrevadero con agua canalizada a partir de un manantial externo a la cuenca. Con los años esta conducción se ha ido renovando, cada vez con materiales mejores y de forma más eficiente. Desde la última renovación (aproximadamente en 2003), el agua sobrante del abrevadero se ha convertido en un aporte suplementario notable para el Estancho y ha provocado su crecimiento continuo. Paralelamente a esta obra de captación, se excavó el fondo de la laguna para aumentar su capacidad, sin prever la posible alteración de la impermeabilidad del fondo. En el transcurso del proyecto LIFE+ LimnoPirineus se ha construido un nuevo abrevadero y se ha modificado la entrada de agua para poder controlar el flujo con el objetivo de revertir la expansión del Estancho.

El suelo que domina en la cuenca es del tipo dortent lítico, que se caracteriza por tener un contenido de materia orgánica bajo y una profundidad limitada a un máximo de 30 cm. Presenta algunos afloramientos de roca y puede estar mezclado con otros tipos de suelo similares a este, ya sean más profundos o con más materia orgánica (Colomer *et al.*, 2014). Actualmente el 80 % de la vegetación corresponde a un piornal (matorral de *Genista balansae* (Boiss.) Rouy subsp. *europaea* (G. López et C. E. Jarvis) O. Bolòs et Vigo, HIC 5120), el 10 % corresponde a bosque natural de *Pinus sylvestris* L. (HCat 42.5B11), el 9 % a prados mesófilos y acidófilos (HCat 35.122) y el 1 % a afloramientos de rocas esquistosas (HIC 8220). La especie arbustiva más abundante es *Genista balansae* subsp. *europaea* (escobes, piorno), que ha ido colonizando el espacio antes ocupado por pastos.

En el interior del Estancho encontramos un ambiente homogéneo con ausencia de piedras y gran cantidad de depósitos de limos. En el centro, en la parte más profunda, solo hay sedimentos. Alrededor de esta zona hay una comunidad de macrófitos formada por tres especies: *Luronium natans* (L.) Raf., *Potamogeton berchtoldii* Fieber. y *Eleocharis palustris* (L.) Roem. y Schult. Además de los macrófitos se han observado algas filamentosas de los géneros *Spirogyra* Link. y *Mougeotia* C. Agardh.

Luronium natans es una especie acuática, con cierta plasticidad fenotípica según crezca en fondos siempre inundados o temporalmente emergidos. Presenta una roseta de hojas sumergidas lineares y hojas flotantes elípticas. Produce rizomas y largos estolones que a menudo se rompen, por lo que las rosetas separadas y empujadas por el viento actúan como propágulos y recolonizan la orilla. Florece de junio a agosto, si bien durante los años de estudio prácticamente no lo ha hecho. La población del Estancho es la única conocida en los Pirineos y probablemente se trata de una población clonal.

En los años 80, cuando se descubrió la presencia de *L. natans* en el Estancho de Vilac, esta especie cubría prácticamente la totalidad de la superficie de la laguna y se hallaba en flor desde junio hasta septiembre (Perdigó, 1983). Al principio del proyecto, en verano de 2014, *L. natans* se encontraba presente en casi la mitad de la superficie del Estancho, unos 2.462 m², con densidades variables dependiendo de las zonas, pero en general bajas. La presencia más notable era en una franja interior que correspondía

a la antigua orilla de la laguna. Según Lansdown y Wade (2003), en ambientes lacustres *L. natans* tiende a ocupar las zonas de ribera. Aparentemente la especie ha ido colonizando las partes inundadas más recientemente gracias a su capacidad de emitir nuevos estolones y fragmentos.

En cuanto a las otras especies, *Potamogeton berchtoldii* ocupaba en 2014 un 12 % de la superficie, unos 588 m², y *Eleocharis palustris* ocupaba tan sólo un 0,3 %, 15 m². De hecho, *Eleocharis palustris* formaba un pequeño rodal que se encontraba originalmente en la orilla de la laguna y a medida que este ha ido aumentando de tamaño ha quedado en el interior, rodeado de agua. *Potamogeton berchtoldii*, más propio de lagos que de lagunas temporales, apareció recientemente y ocupa las mismas zonas que *Luronium natans*, exceptuando la orilla y la zona más somera. Las algas filamentosas crecen como epífitas sobre los pecíolos y las hojas de los macrófitos, de manera que interfieren con ellos en la ocupación del espacio y en el uso de la luz. Forman extensas alfombras flotantes que durante el estudio se han encontrado en cantidades variables, principalmente acumuladas hacia la orilla de sotavento.

ESTUDIO DE LA VARIABILIDAD EN EL CICLO HIDROLÓGICO

Cambios históricos que afectan a la estructura física de la laguna de Vilac

A partir de la batimetría del Estancho de Vilac, realizada en otoño de 2014 con sonda Echomap 50DV (figura 5) y siguiendo un protocolo estandarizado (Cooke *et al.*, 1993), se ha calculado el área y el volumen cada 5 cm con la herramienta Surface-Volume del programa ARC MAP 10 y se ha establecido la relación área-volumen del Estancho.



▲ Figura 5. Batimetría del Estancho de Vilac realizada en octubre de 2014.

Se han recopilado imágenes aéreas históricas del ICGC (<http://www.icc.cat/vissir3>) desde 1956 hasta 2014 y se han digitalizado los perímetros del Estancho en diferentes años. Se han obtenido así datos reales del área del lago y se han determinado los volúmenes correspondientes a partir de la relación área-volumen establecida. Con ello se han obtenido los incrementos de volumen reales históricos.

Balance hídrico

Se han realizado balances hídricos entre los años 2003-2005, 2005-2007, 2007-2008, 2008-2009, 2009-2011, 2011-2012, 2012-2013 y 2013-2014, según los datos disponibles del incremento de volumen real de agua en el Estancho, con el fin de crear un modelo de funcionamiento del sistema. Se ha escogido este período porque se supone que en él la batimetría no ha sufrido cambios.

Cada balance hídrico se ha realizado igualando la ecuación de entradas y salidas del sistema:

$$P + EA = ED + ETR + ESC_s + GW \pm \Delta V$$

donde P es la precipitación sobre la cuenca, EA es la entrada artificial de agua, ED es la evaporación directa desde la superficie de la laguna, ETR es la evapotranspiración real de la vegetación de la cuenca, ESC_s es la escorrentía superficial hacia otras cuencas, GW es el agua subterránea y ΔV es el volumen de incremento o disminución del almacenamiento en la laguna.

Los datos de base para el cálculo de los balances hídricos han sido los siguientes: medidas *in situ* de la entrada de agua artificial (con caudalímetro) y datos climatológicos de precipitación acumulada diaria (p) y temperatura media diaria (t) de la estación Vielha-Mijaran. Se han utilizado datos de las estaciones de Sasseuva y Bonaigua en casos de datos faltantes. Los datos de p y t han sido corregidos por la diferencia de altitud de cada una de las estaciones con el Estancho de Vilac. El factor de corrección para precipitación anual es de +30,1 mm cada 100 m, aplicado por Del Valle (1997) para la cuenca del río Ésera en Benasque, y de -0,49 °C cada 100 m para la temperatura diaria, según las recomendaciones de Lampre (2001).

Se ha calculado la evaporación directa anual de agua desde la superficie de la laguna a partir de la ecuación de Visentini (1963). Para calcular la evapotranspiración real primero se ha calculado la evapotranspiración potencial (ETP) mensual y anual según la ecuación de Thornthwaite (1984), que tiene en cuenta la temperatura media mensual (T) y la latitud a partir del índice calórico anual (I), un factor mensual (a) que depende de este y un factor f que depende de la localización.

A partir de la ETP se ha calculado la ETR que finalmente se utiliza en el balance de la cuenca, y el balance hidrometeorológico mensual se ha realizado según Thornthwaite para los requerimientos hídricos de la vegetación. Este método (Doorenbros y Kassam, 1979) tiene en cuenta una capacidad de retención de agua en el suelo (CAD) de 42 mm, calculada según la tipología del suelo en la cuenca, partiendo de una CAD media = 1,4 mm cm⁻¹ para suelos de textura media y considerando una profundidad máxima del sistema radicular (Z_r) de 30 cm.

Para el balance hidrogeológico de la cuenca, la *ETR* y la *P* se aplican a toda la superficie de la microcuenca del Estanho de Vilac, que tiene 11,37 ha, y la *ED* se aplica a la superficie de la laguna en cada período. El balance en la microcuenca se ha cerrado calculando el volumen de agua subterránea como única incógnita, ya que la cuenca es endorreica y no existen salidas de agua superficial. El agua que supuestamente se irá a recarga subterránea se trata como excedente.

Determinación del nivel de inundación

Para controlar las variaciones del nivel de agua de la laguna, se colocó una varilla metálica clavada en el fondo a una distancia de 2 metros de la entrada del canal del abrevadero. En las diferentes campañas se ha medido la distancia desde el extremo de la varilla hasta la superficie del agua, tomando la primera de ellas como el punto cero para evaluar los cambios de nivel. Se realizó el mismo tipo de observación tomando otro elemento de referencia (margen superior del canal de desagüe del abrevadero) para corroborar los datos. Se han recogido datos hasta 2018.

Estudio de la variabilidad en el ciclo de nutrientes

Durante el verano y otoño de 2014 se realizaron cuatro muestreos del agua del Estanho de Vilac y tres muestreos del agua de entrada artificial en la laguna. Los muestreos contemplan, entre otros, la recogida de datos fisicoquímicos (temperatura, turbidez, conductividad, pH y alcalinidad). La temperatura del agua se midió en un perfil de profundidad cada 0,5 m. Además, se colocó en la laguna un *data-logger* que mide la temperatura en continuo para conocer la fecha exacta de congelación y descongelación. La turbidez se midió con el disco de Secchi. La conductividad y el pH se determinaron en campo con una sonda manual multiparamétrica y en laboratorio. La alcalinidad se determinó mediante titulación potenciométrica automática de Gran.

La recogida de agua, tanto del caño de entrada como de la laguna, se realizó siguiendo protocolos estandarizados (ACA, 2005, 2006). En la laguna, los muestreos se llevaron a cabo siempre en el lugar más profundo y tomando muestras representativas de toda la columna de agua.

En todas las muestras se analizaron los principales nutrientes: nitrato (NO_3^-), amonio (NH_4^+), fosfato (PO_4^{3-}), fósforo total (TP) y nitrógeno total (TN) siguiendo los métodos recomendados por Ventura *et al.* (2000). El NO_3^- se determinó por electroforesis con CIA-4000; el NH_4^+ por espectrofotometría con el método del fenol-hipoclorito; el PO_4^{3-} , con el método de tinción verde de malaquita; el TN se determinó por digestión de persulfato seguida de espectrofotometría ultravioleta, y el TP se oxidó a fosfato mediante digestión con ácido persulfato.

Del agua de la laguna se tomaron muestras para analizar la clorofila *a*, *b* y *c* (*Chl a*, *Chl b*, *Chl c*) y evaluar la biomasa fitoplanctónica. Se procedió al filtrado con filtro GF/F de 47 mm hasta la saturación, y se anotó el volumen (volumen mínimo de 2,5 l). La clorofila se extrajo por sonicación con 5 ml al 90 % de acetona y se midió con es-

pectrofotómetro. Las concentraciones de clorofila se calcularon con las ecuaciones de Jeffrey y Humphrey (1975).

Se ha estimado la relación molar DIN/TP (DIN es el nitrógeno inorgánico disuelto) recomendada por Bergstrom (2010) como uno de los factores que se pueden relacionar con la biomasa de fitoplancton.

Se han estudiado las entradas principales de nitrógeno y de fósforo considerando el aporte de la lluvia directa sobre la laguna y sobre la cuenca, los aportes que llegan a través de la entrada de agua artificial y los aportes derivados de la presencia de ganado equino en la cuenca.

La concentración de DIN (en forma de NO_3^- y NH_4^+) que llega a través de la lluvia se ha tomado de estudios que incluyen la zona de Viella (Catalan y Camarero, 1994). La de TP en la lluvia se ha tomado de Camarero y Catalan (2012). La cantidad de N y P que pueden aportar los excrementos de ganado equino se ha tomado de estudios agrícolas (Iglesias, 1995; Boixadera *et al.*, 2000). Por último, se han utilizado las medias de DIN, TN, TON, TOP y TP de los muestreos realizados en la entrada artificial de agua a la laguna.

Para calcular la entrada anual de nitrógeno y fósforo en el Estanho de Vilac desde aportes en la cuenca (no directos al agua), se ha tenido en cuenta que no todos los nutrientes que entran en la cuenca van a parar a la laguna, sino que una parte queda retenida por la vegetación. Esto ocurre en unos porcentajes que dependen del período vegetativo; para el nitrógeno, además, se ha visto que depende del estado en el que se encuentra (orgánico o inorgánico). Los porcentajes para estos cálculos se han tomado de Iglesias (1995) y se han aplicado a los aportes estimados para el ganado equino (Iglesias, 1995; Boixadera *et al.*, 2000) y a la cantidad de nitrógeno y fósforo inorgánico de la precipitación media sobre la cuenca (Catalan y Camarero, 1994; Camarero y Catalan, 2012).

ESTUDIO DE LA VARIABILIDAD EN LA BIODIVERSIDAD DEL ESTANHO DE VILAC

Para valorar la variabilidad en la biodiversidad del Estanho de Vilac y la importancia de los factores antropogénicos que le afectan, se han realizado análisis desde dos puntos de vista. Por una parte, se ha estudiado la comunidad de truchas introducidas en la laguna y su contenido estomacal con el fin de valorar la composición de su dieta, ya que a partir de los resultados obtenidos en otros estudios (Knapp, 2001; Jones y Sayer, 2003) se consideró que la depredación por parte de *Salmo trutta* de ciertos grupos puede ser uno de los factores determinantes en la pérdida de biodiversidad del Estanho de Vilac. Por otra parte, se ha realizado un análisis temporal de los muestreos llevados a cabo con el proyecto LIFE+ LimnoPirineus sobre varios grupos indicadores: macroinvertebrados litorales, anfibios y crustáceos. Se han analizado estos datos en referencia a la presencia de las truchas introducidas y, en el caso de los crustáceos, además se ha analizado la comunidad con respecto a la biomasa de fitoplancton, utilizando la clorofila *a* como subrogado de la biomasa.

Actuaciones con los peces introducidos

Las truchas detectadas durante el período de estudio habían sido introducidas en el lago muy probablemente en 2011. Como uno de los objetivos del proyecto LIFE+ LimnoPirineus es erradicar los peces introducidos de lagos de alta montaña, la empresa Sorelló, socia del proyecto, actuó en este sentido mediante la instalación de redes de muestreo (red multimalla; estándar nórdico de pesca). En julio de 2014 se había realizado una primera pesca en el Estanho en la que ya se extrajeron seis ejemplares. En una segunda pesca en octubre del mismo año se estimó que se habían eliminado casi todos los ejemplares, y en julio de 2015 se recuperó el último ejemplar con una nueva colocación de la malla.

Los 18 ejemplares capturados fueron pesados, medidos y destripados. El estómago y los intestinos de cada una de las truchas se conservaron primero congelados y posteriormente en etanol para su análisis. Para poder valorar el efecto de *Salmo trutta* sobre la biodiversidad de la laguna, se estudió el contenido estomacal de 12 individuos. En el laboratorio se procedió a la limpieza y separación de estos contenidos estomacales y a la identificación y el conteo de organismos, lo cual se realizó con un estereomicroscopio de 6 a 40 aumentos. Para la identificación de macroinvertebrados, tanto de los estómagos de las truchas como del bentos, se utilizó la guía ilustrada de identificación de Puig (1999).

Muestreo y análisis de la variabilidad en grupos indicadores

El análisis temporal de las abundancias para cada uno de los grupos indicadores se realizó a partir de los datos recogidos a partir de junio de 2014 y, en el caso de los anfibios, también con información anterior a la introducción de peces en el Estanho (2008-2013). Los datos disponibles y los tipos de muestreo y análisis realizados en cada grupo fueron los siguientes:

Anfibios: Se han analizado datos de 16 censos efectuados durante los distintos años de duración del proyecto. En todos los casos, el muestreo consiste en contajes de número de individuos en cinco transectos de 2 m cada uno, representativos de los hábitats del litoral de la laguna. Si se dispone de distintos censos durante un mismo año, se ha utilizado el dato de mayor magnitud.

Macroinvertebrados bentónicos: Se han analizado cuatro campañas de muestreo (julio, agosto, septiembre y octubre de 2014). El muestreo de este grupo se ha realizado siguiendo una metodología de barrido manual desde la orilla (*littoral stripe-sampling*) con el fin de evitar daños al macrófito *Luronium natans* (20 barridos de 1 m x 0,4 m). Las muestras de bentos recogidas se han pasado por un tamiz de 1 mm y se han realizado los recuentos con un estereomicroscopio de 6 a 40 aumentos.

Crustáceos: Se han analizado seis campañas de muestreo (julio, agosto, septiembre y octubre de 2014 y junio de 2015). Para ello se han filtrado muestras representativas de toda la columna de agua utilizando una red cónica de 200 µm. Posteriormente se han separado las muestras bajo microscopio.

Muestreo y análisis de la población de *Luronium natans*

La población de *Luronium natans* se ha diferenciado en tres subpoblaciones según la profundidad de enraizamiento. La que ocupa la parte interna de la laguna (subpoblación C), la que se desarrolla en la zona inundada con profundidades entre 10 y 100 cm (subpoblación B), y la establecida en el margen perimetral, que puede estar temporalmente emergida (subpoblación A).

Para las subpoblaciones A y B se ha realizado un muestreo con el fin de determinar su tamaño al inicio del proyecto (2014) y en los años posteriores a la modificación del caudal de entrada de agua (2016-2019). Para ello se han considerado de 10 a 14 muestras en cada zona, cada una correspondiente a una superficie de 50 x 50 cm materializada por un cuadrado de metal, y se ha contado el número de rametos de *Luronium natans* incluidos en el cuadrado. Las muestras se han repartido regularmente espaciadas y aleatorias, siguiendo el margen de la laguna. Para la subpoblación C se ha realizado una estimación del área cubierta por la planta a partir de su abundancia en cuadrados de 50 x 50 cm dispuestos sobre la superficie del agua (valores de 1 a 4 según ocupación de los 4 cuadrantes). Estas muestras cuadradas se distribuyeron aleatoriamente 10 veces por la zona C. También se hizo una estimación inicial (2014) por biomasa.

La fenología se ha seguido a partir del mismo número de muestras y con la misma disposición que las utilizadas para valorar el tamaño de la población. A lo largo del período vegetativo, desde mayo a septiembre (octubre), se han efectuado visitas mensuales en los años 2014, 2015 y 2016 y se han realizado visitas más espaciadas desde 2017 hasta 2019. Se han diferenciado las diversas formas de crecimiento vegetativo (hojas basales lineares, hojas basales espatuladas y hojas elípticas flotantes) y reproductivo (flor, fruto). No se han establecido muestras de carácter permanente por el rápido cambio del medio al quedar descubierto de agua. Se ha considerado también el buen o mal estado de crecimiento y las perturbaciones directas sobre la población (ganado, frecuentación turística y eventos ocasionales). Paralelamente se ha evaluado la extensión de *Potamogeton berchtoldii*, que compite directamente con *L. natans*.

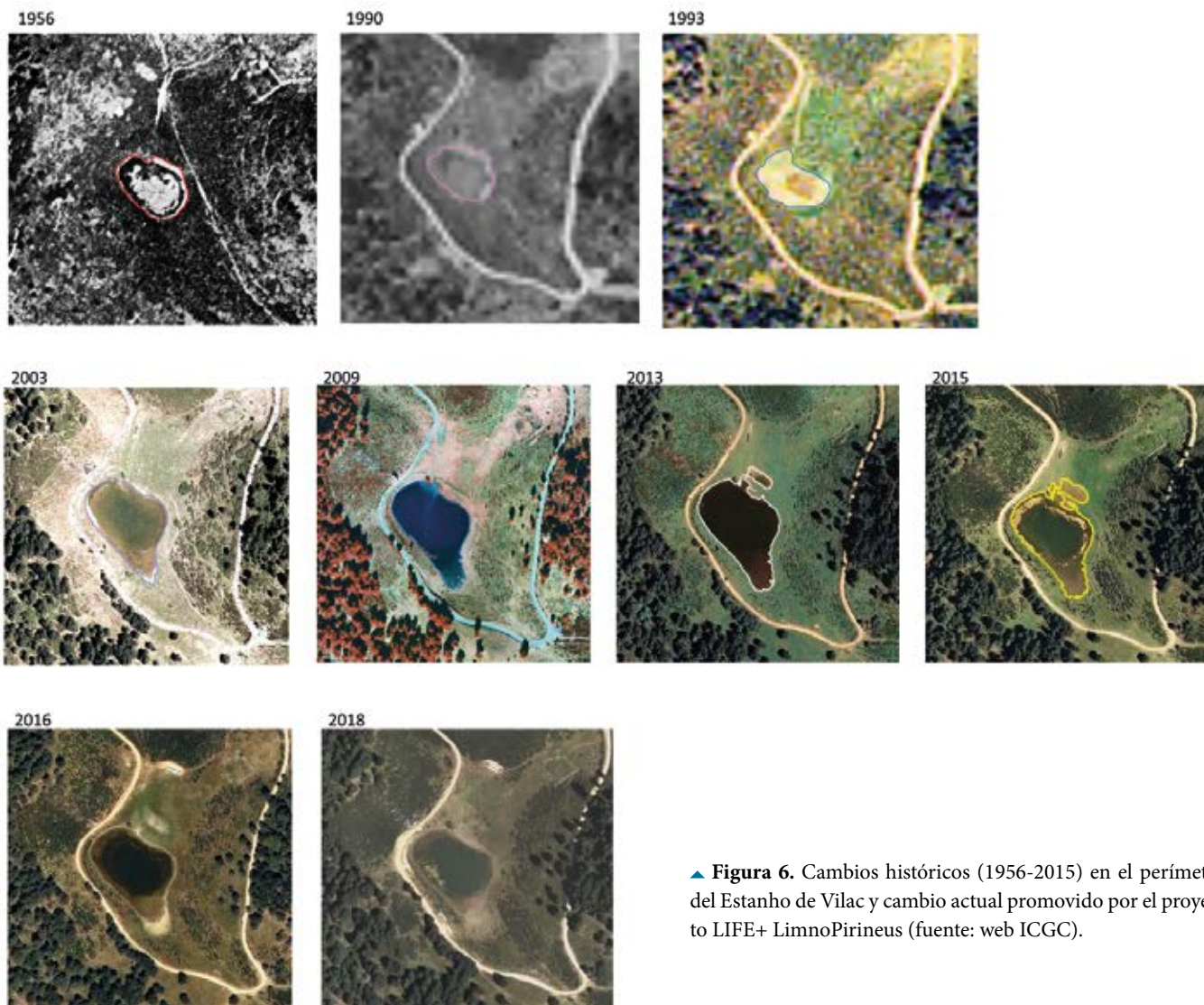
Con el objetivo de comprobar la persistencia de frutos y semillas en el sedimento del lago, en otoño de 2014 (10/10/2014) se realizó un muestreo del sedimento de la zona inundada. Se recogieron un total de 16 muestras (10 cm de la parte superior de un cilindro de sedimento extraído con una sonda cilíndrica de 7,5 cm de diámetro) repartidas en diferentes puntos de profundidad. No se muestreó la zona litoral por ser un espacio de nueva colonización en el cual no ha habido floración ni fructificación alguna de la especie. De la muestra recogida se seleccionaron los 10 cm superficiales y se almacenaron en congelador hasta el momento de su estudio. Cada muestra fue lavada y tamizada para retener los componentes del sedimento que tenían un tamaño similar al de los frutos o semillas (*Luronium natans* produce aquenios monospermos). Una vez seca esta fracción, se separaron las semillas bajo estereomicroscopio y se efectuó su recuento.

RESULTADOS

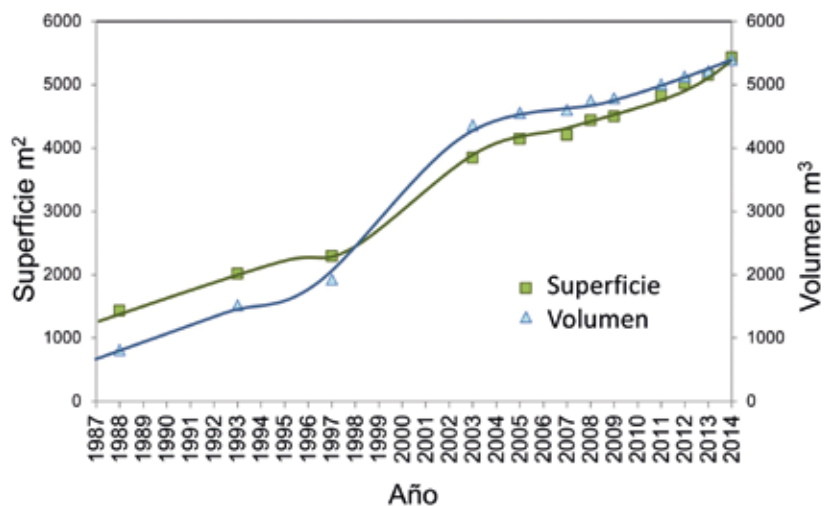
Variabilidad hidrológica: balance hídrico

El Estancho de Vilac ha sufrido cambios hidrológicos muy patentes (figura 6) que se han podido determinar con el

análisis de las fotografías aéreas históricas que el ICGC (<http://www.icc.cat/vissir3>) ha recopilado. La cartografía de la variación del perímetro de la laguna permite, junto al balance hídrico, representar la evolución histórica de la superficie y el volumen estimados (figura 7).

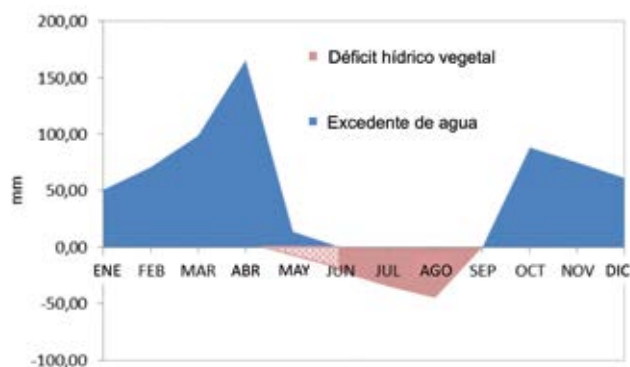


▲ **Figura 6.** Cambios históricos (1956-2015) en el perímetro del Estancho de Vilac y cambio actual promovido por el proyecto LIFE+ LimnoPirineus (fuente: web ICGC).



◀ **Figura 7.** Evolución histórica de la superficie y del volumen en el Estancho de Vilac.

Los balances hidrometeorológicos revelaron una evapotranspiración real (ETR) promedio de $395,3 \pm 65,1$ mm/año. Esto supone un 78 % de la ETP ($504,38$ mm/año), lo que es coherente con estudios climatológicos realizados en el Pirineo aragonés (Lampre, 2001). La precipitación promedio (P) entre 2003 y 2014 ha sido de $1.112,68 \pm 184$ mm/año y la evaporación directa desde la superficie de la laguna (ED) muestra un promedio de $842,26 \pm 64,3$ mm/año. La vegetación en la cuenca normalmente sufre estrés hídrico de 2 a 3 meses al año entre junio y agosto, y a partir de septiembre-octubre se produce excedente hídrico (figura 8).



▲ **Figura 8.** Balance hidrometeorológico en un año medio (balance 2011-2012) con indicación de los períodos de excedente y de estrés hídrico vegetal.

Aplicando los resultados de los balances hidrometeorológicos a la cuenca del Estancho de Vilac y teniendo en cuenta ahora también la entrada de agua artificial en la laguna, obtenemos que P es la principal entrada del balance en la cuenca ($129,75 \pm 21,01$ hm³ anuales) y GW es la principal salida ($98,55 \pm 17,09$ hm³ anuales). La EA es un valor constante que representa un 12 % de las entradas ($17,86$ hm³ anuales). Tiene un caudal de $0,89 \pm 0,127$ l/s durante los 232 días en los que el agua no está congelada. Tomando la P como valor de referencia, la EA supone un 14,06 % de P. La ETR representa un 35 % de la P y un 30,7 % de las salidas del balance ($45,08 \pm 7,32$ hm³ al año). En la figura 9 se representa el reparto de los componentes del balance en porcentajes de entradas y salidas totales.



El almacenamiento medio de agua superficial en la laguna (ΔV) es un valor muy pequeño del balance (0,1 %), pero siempre es positivo, lo que da lugar a un aumento constante del volumen de esta. La ED representa solo un 2,6 % de las salidas del balance, pero es un $78,6 \pm 4,24$ % del volumen de la laguna ($3,88 \pm 0,44$ hm³ al año). El excedente (EXC) representa el 66,6 % de las salidas del balance y el 75,9 % de P y se argumenta que su destino es principalmente a la recarga de acuíferos (GW).

Variabilidad química. Entrada de nutrientes

Según los datos recogidos, el agua del Estancho de Vilac tiene una conductividad media de $113,2$ μ S/cm y un pH medio de 8,59. La temperatura del agua varía mucho a lo largo del año. Se mantiene bajo cero desde mediados de noviembre hasta finales de marzo y se ha medido un valor máximo durante los muestreos de $22,3$ °C. La media es de $15,98$ °C. El agua de entrada artificial al Estancho se congela en la misma época que este, pero el resto del año se mantiene a una temperatura constante de $12,5$ °C y tiene unos valores de conductividad y de pH similares a los del Estancho ($168,2$ μ S/cm 8,6 u. de pH). Térmicamente, la laguna está libre de hielo 7,74 meses al año (232,25 días), y se congela aproximadamente a mediados de noviembre y se descongela a finales de marzo. La temperatura máxima no suele sobrepasar los 25 °C. En los cuatro muestreos realizados, el disco de Secchi indicó que la luz penetra hasta el fondo de la laguna (2,7 m).

El contenido promedio de los principales compuestos de nitrógeno y fósforo tanto en el agua del Estancho como en la entrada artificial se pueden ver en la tabla 1, donde se aprecian diferencias notables entre la composición de ambos, sobre todo en cuanto al contenido en nitratos.

		TON μg N/l	NO ₃ ⁻ μg N/l	NH ₄ ⁺ μg N/l	TN μg N/l	DIN μg N/l	TOP μg P/l	PO ₄ ³⁻ μg P/l	TP μg P/l
Entrada artificial	Promedio	0,00	378,62	1,51	313,35	380,13	0,65	0,78	1,42
	Desv. est.	0,00	105,48	2,10	138,43	105,77	0,77	0,03	0,79
Estancho	Promedio	397,08	5,98	5,13	406,54	11,11	15,86	2,79	18,65
	Desv. est.	130,83	3,24	5,32	132,16	8,56	8,34	1,89	9,96

▲ **Tabla 1.**

Concentración media de compuestos de N y P en el agua de entrada artificial a la laguna y en la propia laguna.

El agua de entrada por el caño tiene una concentración de NO₃⁻ media de 379 μg/l, mientras que la del Estancho es de tan solo $5,98$ μg/l. En cuanto al fósforo, las diferencias son menos acusadas, pero la concentración es mayor en el agua de la laguna, tanto de PO₄³⁻ como, sobre todo, de fósforo orgánico total (TOP). También hay diferencias en el nitrógeno orgánico total (TON). Mientras la entrada de agua no presenta nitrógeno orgánico, el agua de la laguna tiene una concentración media de $379,08$ μg/l.

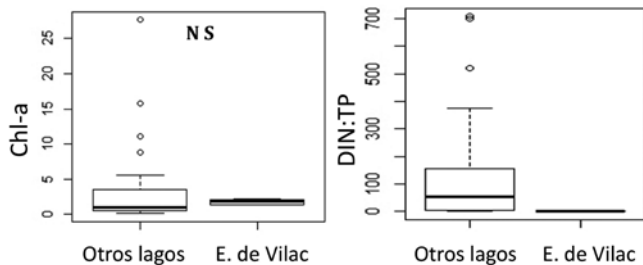
◀ **Figura 9.** Reparto en porcentajes del balance de las entradas y salidas de agua en el sistema.

La relación DIN/TP podría indicar limitación en la producción primaria del Estancho en relación con alguno de los nutrientes (nitrógeno o fósforo) (Bergstrom, 2010). Los valores encontrados en el Estancho se presentan en la tabla 2.

Fecha	DIN/TP	Limitante
16/07/2014	2,2	P
07/08/2014	1,1	N
15/09/2014	1,5	Límite
10/10/2014	2,1	P
17/06/2015	0,6	N

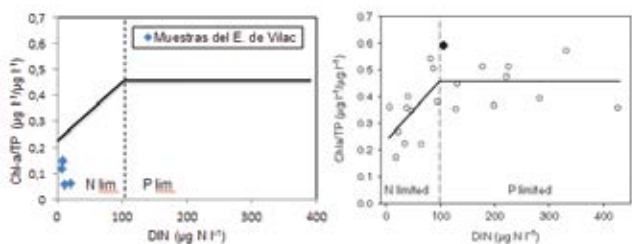
▲ **Tabla 2.** Factor limitante de la producción de fitoplancton según la relación DIN/TP (Bergstrom, 2010) en las muestras de agua del Estancho.

Se ha encontrado una concentración de clorofila *a* de unos valores entre 1,19 µg/l y 2,18 µg/l que no son significativamente diferentes ($P = 0,262$; test de Mann-Whitney-Wilcoxon) del resto de lagos del proyecto LIFE+ LimnoPirineus (40 lagos de diferentes características), aunque son relativamente bajos en comparación con estos (figura 10 izq.). Si comparamos la relación DIN/TP del Estancho de Vilac con la del resto de los lagos del proyecto, vemos que los valores en este caso sí que son significativamente diferentes a los del conjunto ($P = 0,0218$; test de Mann-Whitney-Wilcoxon) y que son más bajos que la mayoría de ellos (figura 10 der.).



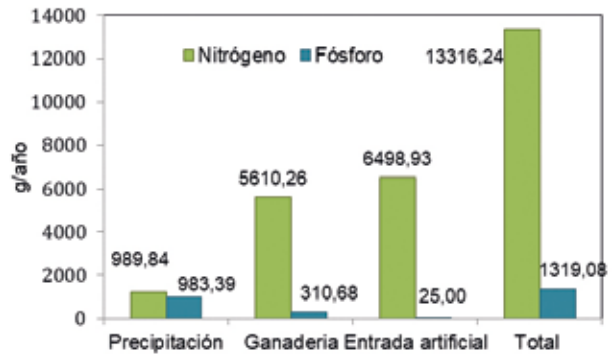
▲ **Figura 10.** Resultado del Test de Mann-Whitney-Wilcoxon para muestras no pareadas: NS = no significativo; * $P < 0,05$; ** $P < 0,005$; *** $P < 0,001$.

Si comparamos la relación entre biomasa de fitoplancton, TP y DIN con otros estudios realizados en el Pirineo (Camarero y Catalan, 2012), las muestras del Estancho de Vilac se situarían en unas condiciones de limitación por N, con muy poca *Chl a* y DIN en relación con el TP (figura 11).



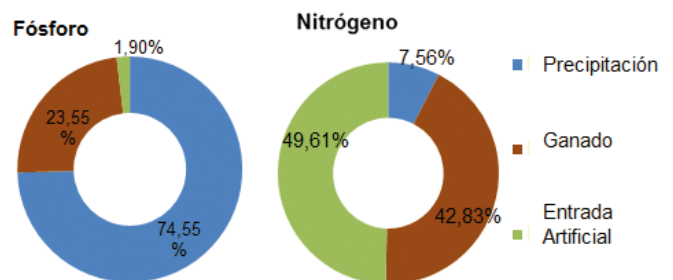
▲ **Figura 11.** Relación entre biomasa fitoplanctónica, TP y DIN para las muestras del Estancho de Vilac (izquierda) comparada con los estudios de Camarero y Catalan (2012).

Además de la entrada de agua artificial, otras fuentes de entrada de nitrógeno y fósforo en el Estancho pueden ser la precipitación y la presencia de ganado equino. Se han calculado las entradas para toda la microcuenca del Estancho tomando como período de referencia un año y se han obtenido los resultados que se pueden ver en la figura 12.



▲ **Figura 12.** Cantidad estimada de nitrógeno y fósforo inorgánico que entra en el Estancho de Vilac en un año por diferentes vías.

El origen de las entradas de nutrientes en cuanto a porcentaje de la entrada total se puede ver en la figura 13. En cuanto a la entrada principal de fósforo, un 75 % se produce a través de la lluvia, mientras que la de nitrógeno es en un 92 % de origen antrópico local. Un 49,6 % procede de la entrada artificial de agua y un 42,8 % de las deposiciones del ganado presente en la cuenca que la vegetación no llega a retener. Hay que considerar que para el ganado se ha propuesto una postura conservadora: se han contabilizado 30 caballos pastando un solo mes en verano en la zona, que solo la mitad de las defecaciones son en la microcuenca del Estancho y que gran parte es retenida por la vegetación (Iglesias, 1995).



▲ **Figura 13.** Origen de los nutrientes que entran en el Estancho de Vilac según porcentaje de entradas.

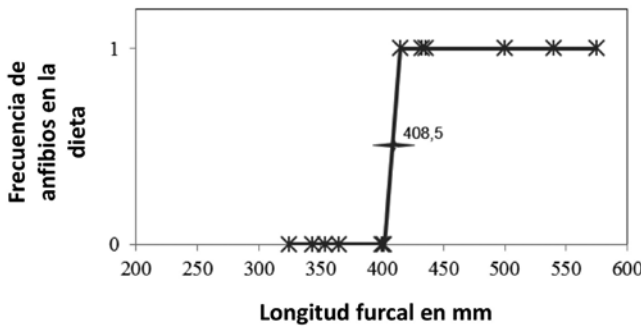
Variabilidad en la biodiversidad

A. Contenido estomacal de peces introducidos

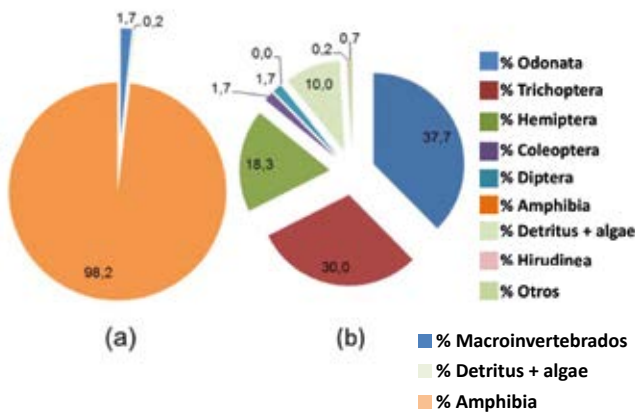
Se sabe que las truchas del Estancho de Vilac fueron introducidas probablemente en 2011. La edad de las truchas fue determinada por los otolitos de su oído interno (te-

nían 3 años en 2014) y la relación peso-longitud de muchos individuos convergía en un mismo valor, lo cual es coherente con el hecho de tener ejemplares de la misma edad. A pesar de su corta edad, algunas de las truchas pescadas alcanzaban un tamaño y un peso considerables (> 50 cm y > 3 kg).

El análisis de la composición estomacal de las 12 truchas pescadas en la campaña de octubre de 2014 reveló que su dieta principal constaba de macroinvertebrados y anfibios. Se ha observado una gran diferencia entre la dieta de unas truchas y otras. Algunos individuos parecen alimentarse solamente de macroinvertebrados y otros prácticamente solo de anfibios, y esto parece estar relacionado con su tamaño. En la figura 14 se puede ver cómo la función logística indica que los ejemplares de *S. trutta* de pequeño tamaño se alimentan casi exclusivamente de macroinvertebrados hasta alcanzar una medida crítica media de 408,5 mm. En cuanto superan esa longitud, los anfibios pasan a ser su presa preferente y llegan a representar prácticamente el 100 % de la dieta (figura 15a). Se han contabilizado hasta cuatro anfibios a la vez en el estómago de una sola trucha. En los análisis se ha encontrado mayor cantidad de individuos (o partes de ellos) que pertenecen al orden *Anura* que los que pertenecen al orden *Caudata*.



▲ **Figura 14.** Función logística para la longitud furcal en mm de *Salmo trutta* a partir de la cual aparecen anfibios en el contenido estomacal.



▲ **Figura 15.** (a) Composición promedio de la dieta de ejemplares grandes de *Salmo trutta* (LF > 408 mm) introducidos en el Estancho de Vilac. Los macroinvertebrados incluían odonatos, tricópteros y coleópteros. (b) Composición promedio de la dieta de ejemplares pequeños de *Salmo trutta* (LF < 408 mm) introducidos en el Estancho de Vilac.

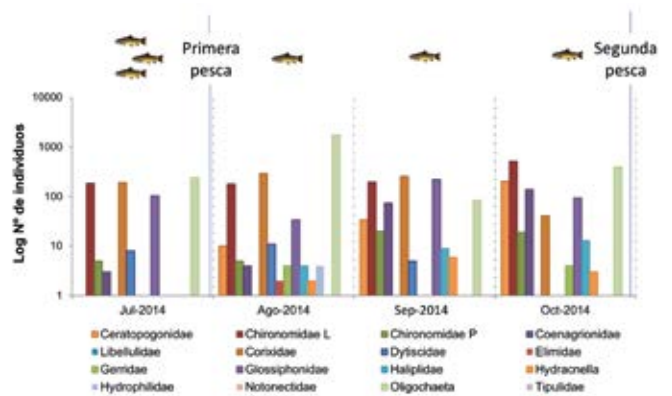
En cuanto a los macroinvertebrados encontrados en los estómagos de las truchas pequeñas (figura 15b), podemos decir que el contenido estomacal mayoritario lo componen los órdenes *Odonata* (37,7%), *Trichoptera* (30%) y *Hemiptera* (18,3%). Otros órdenes que aparecieron en menor proporción son *Diptera*, *Coleoptera* e *Hirudinea*. Se encontraron también crustáceos y algún invertebrado terrestre. Este tipo de contenido se ha contabilizado como «Otros». Tanto en peces grandes como en peces pequeños aparecieron algas y sedimentos, en ocasiones en cantidad considerable, aunque se cree que fueron recogidos de forma involuntaria al atrapar otras presas.

En el caso de los anfibios, la identificación de las muestras solo se ha podido realizar a nivel de orden, ya que la mayoría se encontraban en avanzado estado de digestión. En la identificación de macroinvertebrados, sin embargo, sí se ha podido llegar al nivel de familias y subfamilias en algunos de los casos. Sabemos que la mayoría de los hemípteros presentes en la dieta de las truchas son heterópteros de la familia *Corixidae* y que todos los dípteros encontrados eran de la familia *Chironomidae*. De esta familia se encontraron tanto pupas como larvas, que se contabilizaron por separado con el fin de comparar los resultados con los muestreos del bentos. Las larvas eran mayoritariamente de la subfamilia *Orthocladinae*, mientras que en las pupas dominaba la subfamilia *Tanytopodinae*.

B. Análisis temporal de macroinvertebrados

En la mayoría de los casos de los contajes de macroinvertebrados litorales muestreados en el bentos del Estancho de Vilac se ha podido llegar a identificar el nivel de familia, con la excepción de los ácaros y oligoquetos, que se han contabilizado al nivel de subclase.

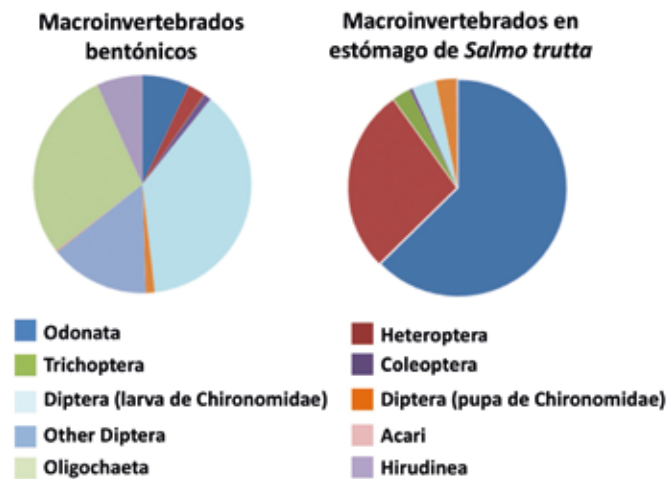
En la figura 16 se representa la evolución de la abundancia de individuos de las familias/subclases en el tiempo mediante diagramas de barras y se hace referencia a las pescas de *Salmo trutta* realizadas. Las abundancias se han representado en escala logarítmica a fin de que sean visibles todos los valores. En agosto hubo una explosión de oligoquetos que después desaparecieron.



▲ **Figura 16.** Evolución de la composición de la comunidad de macroinvertebrados de julio a octubre de 2014 expresada en abundancias (en 8 m² de muestreo).

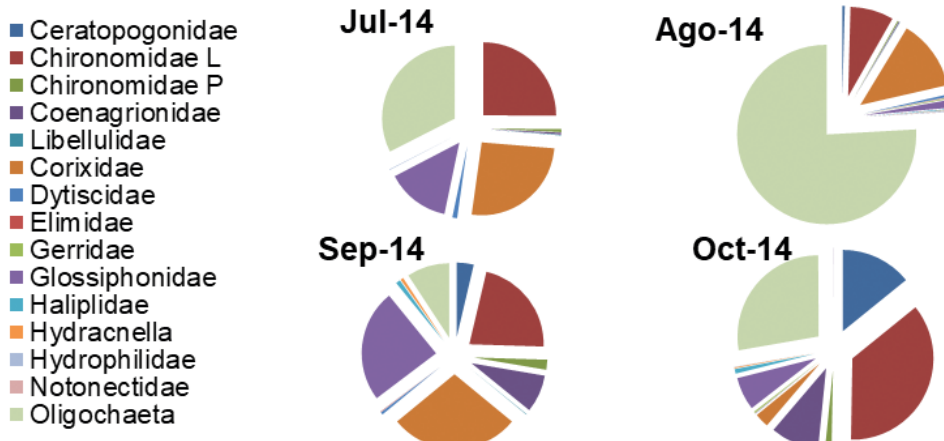
Todas las muestras de macroinvertebrados han sido recogidas en un ambiente con truchas, aunque en julio de 2014 la presión de estas debía ser mayor al no haberse realizado ninguna pesca. En este caso no se cuenta con muestreos posteriores a la segunda pesca, lo que hace difícil la evaluación de los cambios en la composición con respecto a la presencia de truchas. Sin embargo, podemos comparar el muestreo de octubre de macroinvertebrados con los contenidos estomacales de las truchas pequeñas que se alimentan de ellos, ya que el muestreo se realizó apenas unos días antes de la segunda pesca de truchas.

La figura 17, donde se compara la frecuencia de los grupos de macroinvertebrados en las muestras de bentos y en las de estómagos de trucha, revela una gran diferencia entre ellas que nos muestra la selección de las presas ejercida por las truchas.



▲ **Figura 17.** Frecuencias relativas comparadas entre los macroinvertebrados bentónicos muestreados en la laguna y en los estómagos de seis truchas.

Volviendo a la composición del bentos, en la figura 18 se representa la evolución de la abundancia relativa de cada familia/subclase en las muestras mediante porcentajes. Se pueden ver claras diferencias en el tiempo, pero estas pueden deberse a cambios estacionales en los grupos taxonómicos.



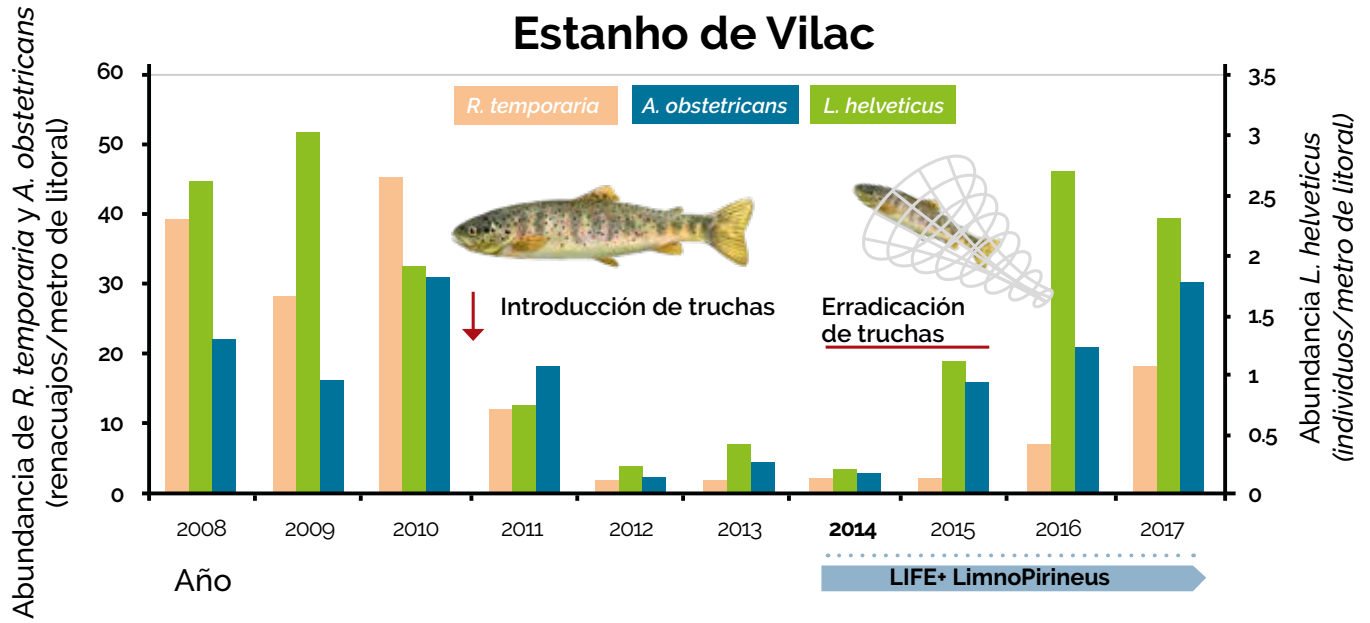
◀ **Figura 18.** Evolución de la composición de la comunidad de macroinvertebrados de julio a octubre de 2014 en cuanto a abundancia relativa de las familias/subclases en la muestra.

Algunas familias de macroinvertebrados presentan aumentos puntuales de abundancias, lo cual puede deberse a eclosiones estacionales, como sería el caso de los oligoquetos que tienen un aumento muy notable en agosto y una posterior disminución acusada. Otros casos similares serían la familia de heterópteros *Corixidae* en agosto-septiembre y la familia de hirudíneos *Glossiphoniidae* en septiembre.

Hay cuatro familias en las que se observa un aumento progresivo de la abundancia relativa no atribuible a la estacionalidad. Estas son los dípteros *Ceratopogonidae* (pasan de un 0 % en la muestra de julio a un 14 % en octubre) y *Chironomidae*, especialmente los individuos en estado larvario, que pasan de un 25 % en la muestra de julio a un 36 % en octubre. La familia de odonatos *Coenagrionidae* pasa de ser un 0,4 % en julio a ser un 9,6 % en octubre y la familia de coleópteros *Haliplidae* aumenta de forma ligera pero progresiva y pasa del 0 % al 0,9 %. En los estómagos de las truchas solo se encontraron en proporción abundante odonatos y quironómidos, por lo que no todos estos cambios se pueden explicar a partir de una menor presión por parte de las truchas. Un dato que llama la atención al respecto es la ausencia casi total de *Trichoptera* en las muestras de bentos, cuando en las truchas es una presa habitual.

C. Análisis temporal de la abundancia de anfibios

La incorporación de datos recogidos en proyectos previos nos permite comprobar que las truchas introducidas causaron un descenso importante de las densidades, del 90-95 % dependiendo de la especie, de anfibios presentes en el lago, que incluyen los anuros de interés europeo *R. temporaria* y *A. obstetricans*, así como el urodelo *L. helveticus* (figura 19). Una vez capturadas estas truchas por el equipo de trabajo del proyecto LIFE+ LimnoPirineus, las poblaciones de anfibios se han recuperado rápidamente y se están manteniendo en niveles excelentes durante todo el desarrollo del proyecto (figura 19).



▲ **Figura 19.** Evolución de la composición de la comunidad de anfibios del Estancho de Vilac. Se representa la abundancia estimada de larvas o adultos por unidad de longitud de litoral.

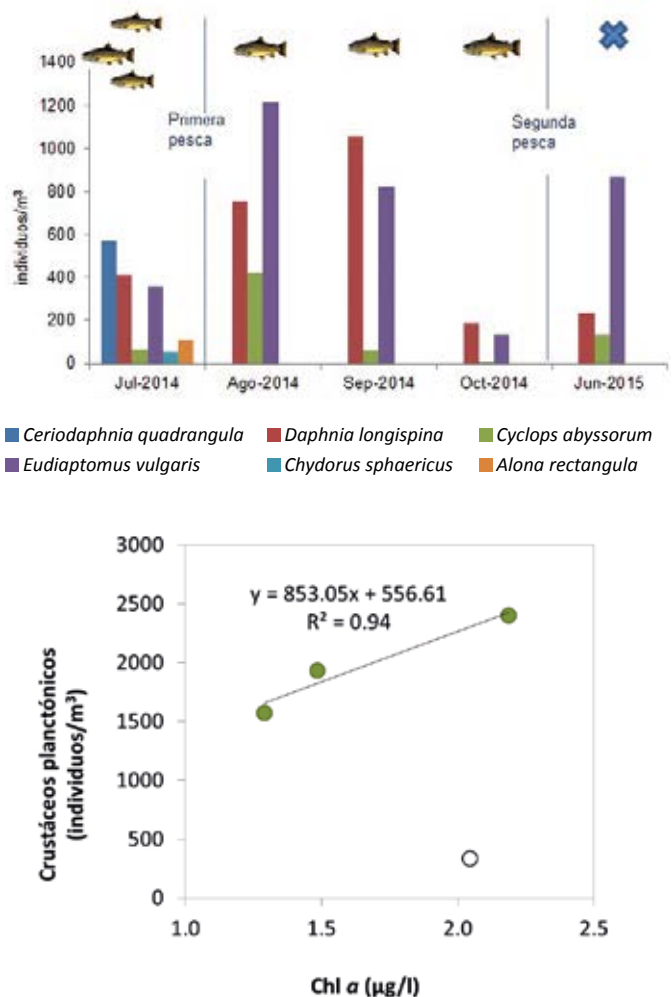
En el estómago de las truchas capturadas en la segunda pesca se habían identificado los dos órdenes (anuros y urodelos), aunque no se ha podido llegar al nivel de las especies dado el grado de descomposición de los anfibios.

D. Análisis temporal de la abundancia de zooplancton

En el caso de los crustáceos se tiene una muestra de la comunidad de crustáceos anterior a las pescas (julio 2014), una de después de haber eliminado todos los peces (junio de 2015) y dos muestras intermedias de la situación con peces, pero posteriores a la primera pesca.

Tal y como se puede observar en la figura 20a, que presenta la evolución en la comunidad de crustáceos, la primera muestra presentaba individuos de tres especies que no se han vuelto a detectar en muestreos posteriores (*Ceriodaphnia quadrangula* O. F. Müller, 1785; *Chydorus sphaericus*, O. F. Müller, 1776, y *Alona rectangula* Sars, 1861). Las tres especies no detectadas después de la pesca de truchas tienen en común la preferencia por aguas eutróficas.

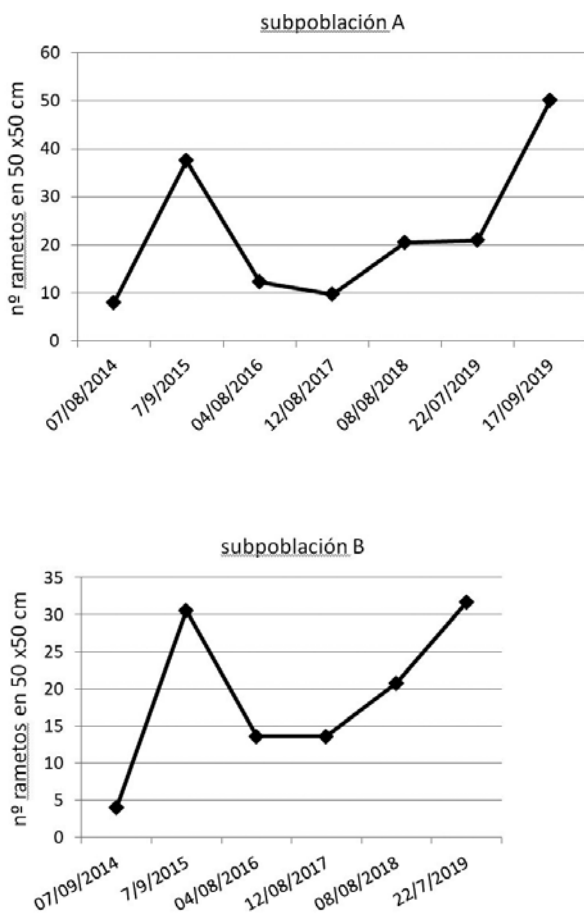
Uno de los factores que puede estar más relacionado con la abundancia de crustáceos es la biomasa de algas. En la figura 20b se representa la concentración de clorofila *a* (subrogando la biomasa de algas) frente a la abundancia de crustáceos. Los resultados indican que entre los meses de julio y septiembre hay una relación positiva entre la biomasa de algas y la abundancia de crustáceos, lo que indica que la abundancia de los crustáceos está relacionada con la disponibilidad de alimento. En octubre la abundancia de crustáceos baja drásticamente probablemente debido a la fenología propia de estas especies, ya que pasan el invierno en formas de resistencia.



▲ **Figura 20.** Evolución de la composición de la comunidad de crustáceos del Estancho de Vilac. (a) Se representa el número de individuos de cada especie estimados por metro cúbico. (b) Relación de la biomasa del fitoplancton estimada a partir de la clorofila *a* con la abundancia total de crustáceos del plancton entre julio y septiembre (puntos verdes). En octubre, la relación con el fitoplancton se pierde debido a la estacionalidad de los crustáceos.

E. Análisis temporal de la población de *Luronium natans*

La población de *Luronium* ha sido seguida desde julio de 2014 hasta setiembre de 2019. De las tres subpoblaciones diferenciadas, únicamente hemos podido establecer un seguimiento continuado de las subpoblaciones A (margen perimetral de la laguna y áreas emergidas temporalmente) y B (zona inundada de baja profundidad). Las muestras tomadas reflejan la situación de localización en cada momento de muestreo (zona A o B), a pesar de no tener el mismo emplazamiento. El retroceso de la laguna a partir del momento en que se cierra el aporte artificial de agua modifica la situación de los cuadrados de muestreo. En la figura 21 se observa que se produce un aumento del número de individuos del conjunto de la población a inicios de setiembre de 2015, 11 días después del cierre del aporte artificial de agua para realizar las obras de instalación de un nuevo abrevadero. El nivel del agua ha descendido ya algunos centímetros (figura 22) y deja al descubierto una zona con una población extensa de formas anfibias de *Luronium*, y también mejora la densidad de la subpoblación inundada. El muestreo de 2016 muestra una fuerte disminución de la densidad, que se recupera lentamente en los años sucesivos.



▲ **Figura 21.** Evolución de la población de *Luronium natans* de acuerdo con los muestreos realizados entre julio de 2014 y julio de 2019 en las subpoblaciones A y B, evaluadas según el número de rametos por 0,25 m².



▲ **Figura 22.** Evolución del nivel de agua entre julio de 2014 y julio de 2019.

En lo que se refiere al desarrollo del ciclo fenológico de la población, al no ser posible marcar individuos, los datos se refieren a observaciones basadas tanto en las muestras de evaluación de las densidades como en el conjunto de las diferentes subpoblaciones.

La subpoblación A, escasamente desarrollada en 2014 y ampliamente extendida en los años sucesivos, se ha mantenido siempre vegetativa. No se ha observado nunca ni flor ni fruto. Su estado de crecimiento es variable según la humedad del suelo, y muestra tamaños más grandes sobre limos con agua a nivel superficial o freáticos altos (suelos saturados) y formas de menor desarrollo en suelos más secos. La situación de *Luronium natans* sobre estos sustratos emergidos recientemente del agua es muy vulnerable al pisoteo y a las perturbaciones ocasionadas por el ganado, especialmente el equino, tanto por su peso como por la tendencia a revolcarse y a chapotear. Desde el control de la inundación iniciado en 2016 la subpoblación B ha ido desplazándose hacia el centro de la laguna a medida que el nivel de esta descendía. En setiembre de 2019 formaba una densa corona de rosetas de hojas que cubrían una amplia extensión del fondo de los márgenes del Estancho.

La subpoblación B mostraba hojas flotantes y algunas rosetas con hojas basales lineares durante los primeros años de muestreo (2014-2016). En las zonas con menor inundación se observó una actividad expansiva notable de la planta, que emitía estolones y nuevas rosetas. En zonas más profundas se mantienen los brotes con hojas largamente pecioladas con tendencia a disminuir en tamaño y vitalidad. Esta zona está afectada por perturbaciones ocasionales del ganado (entran a beber agua y a refrescarse) y por la competencia directa con *Potamogeton bertholdii* (macrófito propio de lagos de montaña aparecido en el Estancho en fecha no determinada). *Potamogeton* se ha expandido desde las aguas más profundas del centro de la laguna (2014) hasta llegar a los márgenes (2018). También afectan al crecimiento de *Luronium natans* las masas de algas filamentosas que crecen epifitas sobre las plantas desprendiéndose y flotando aglomeradas en la superficie. A pesar de que el desarrollo vegetativo no es bueno, la subpoblación de la zona B ha presentado una actividad reproductora notable en cuanto a la formación de propágulos vegetativos (fragmentos de estolones con rosetas de hojas) que el viento desplaza dentro de la la-

guna. La formación de flores ha sido baja. Durante los años 2014 y 2015 no se observó floración; en 2016, 2017 y 2018 se vio alguna flor aislada, y en 2019 ha habido una floración abundante (número de flores ya incontable de forma global).

N.º muestra	Profundidad (m)	Situación	N.º semillas
1	2,3	zona C	84
2	2,3	zona C	60
3	1,8	zona C	5
4	1,9	zona C	0
5	1,6	zona C	0
6	1,4	zona C	29
7	1,4	zona C	0
8	0,8	zona B	1
9	0,8	zona B	1
10	0,6	zona B	0
11	0,6	zona B	7
12	0,8	zona B	3
13	<0,4	zona B marginal	2
14	<0,4	zona B marginal	0
15	<0,4	zona B marginal	5
16	<0,4	zona B marginal	0

▲ **Tabla 3.** Evaluación del banco de semillas de *Luronium natans* en el Estanho de Vilac (10/10/2014), sobre la base del número de semillas detectadas en un total de 16 muestras de sedimento, extraídas de distintas profundidades.

La subpoblación C ha permanecido más o menos estable en situación, si bien hay aparentemente una disminución de la vitalidad (menos densidad de hojas y más pequeñas). En 2014 se identificaba bien una zona central en la laguna en forma de corona que en estos años de seguimiento ha ido desapareciendo paulatinamente.

El banco de semillas muestreado en 2014 presenta densidades muy variables según la muestra (tabla 3). Los resultados muestran que había semillas en un 62 % de las muestras, pero estas solo eran abundantes en las muestras obtenidas de la parte más honda de la laguna.

DISCUSIÓN

Variabilidad hidrológica

El balance hidrometeorológico de la zona indica estrés hídrico durante 2 meses en verano. El balance en la cuenca del Estanho da una evapotranspiración del 35 % de P

y una recarga de agua subterránea del 75,9 % de P. Esto quiere decir que, en las condiciones climáticas actuales y en un año sin precipitación estival importante, la laguna se secaría dentro del período de estrés hídrico vegetal si no existiese entrada de agua artificial, recuperándose rápidamente hacia el mes de septiembre. La entrada de agua artificial en el Estanho, a pesar de ser solo un 12 % del agua de entrada en el balance hídrico, supone un desequilibrio que se traduce en un aumento continuo del volumen de la laguna.

Los cambios en el régimen hidrológico del Estanho podrían afectar a *L. natans* y comprometer su supervivencia. Se ha observado que los individuos que se encuentran en las zonas más profundas de la laguna presentan un aspecto más débil que los que están hacia la orilla. Lansdown y Wade (2003) apuntan que esta especie tiene plasticidad ecológica y adapta su forma de vida y reproducción al medio en el que vive, de modo que existen tres tipologías adaptativas diferentes. Las poblaciones que crecen en zonas de agua temporal y en la zona de fluctuación de aguas permanentes son anuales y florecen abundantemente. Las plantas que viven en aguas permanentes son perennes y pueden presentar otras dos tipologías. Las que viven en cuerpos de agua más de 2 m de profundidad y poca variación hídrica estacional son típicamente vegetativas y sólo se reproducen clonalmente a partir de sus rizomas y de la emisión de estolones. El último tipo presenta los dos tipos de reproducción, tanto sexual mediante floración como clonal mediante estolones, y se presenta en cuerpos de agua permanentes con pequeña fluctuación del nivel de agua.

La población del Estanho de Vilac habría evolucionado en condiciones de fluctuación hídrica importante (Perdigó, 1984) y, desde las modificaciones en la entrada artificial de agua en la laguna, el macrófito intenta adaptarse a las nuevas condiciones, disminuyendo su reproducción sexual y aumentando la de tipo clonal. Esto explicaría la menor floración observada en los últimos años y, en la práctica, la ausencia actual de esta, además de la apreciación de debilidad en los individuos de las zonas más profundas. Hay una expansión clonal muy activa hacia las orillas a partir del desprendimiento de estolones y rosetas de los individuos de la zona levemente inundada. Se cree que cierta fluctuación natural del nivel de agua sería adecuada en este caso, ya que la reproducción sexual ayudaría a mantener la diversidad genética, lo que sería fundamental en la población de Vilac, que se encuentra aislada. Lansdown y Wade (2003) también apuntan a que *L. natans* tiene más posibilidades de supervivencia en los ambientes con agua permanente que en ambientes de régimen hídrico estacional, por lo que lo mejor para la especie parece ser mantener el Estanho con agua permanente a un nivel similar al original (Perdigó, 1984) que permita una ligera fluctuación estival del nivel y deje al descubierto el fondo plano colonizable por las formas anfibias de *Luronium natans*.

Variabilidad en el ciclo de nutrientes

El cálculo de entradas de nutrientes en el ecosistema del

Estanho de Vilac indica una entrada de origen antrópico local muy elevada, especialmente de nitrógeno inorgánico (un 91 %). Se ha estimado que la cantidad anual de nitrógeno que entra en el Estanho es 10 veces superior a la de fósforo que entra. Con estos datos se esperaría encontrar una clara limitación por fósforo en el agua de la laguna y, sin embargo, la relación DIN/TP, *Chl a* y TP (figura 11) apuntan a que el Estanho de Vilac se encuentra en limitación por nitrógeno y con valores bajos de biomasa fitoplanctónica en comparación con otros lagos estudiados en la zona (Camarero y Catalan, 2001). Según la relación DIN/TP (Bergstrom, 2010), la situación cambiaría de un factor limitante a otro en el tiempo (entre nitrógeno y fósforo). Estos cambios podrían deberse a entradas de fósforo en el sistema por deposiciones atmosféricas que, como apuntan Camarero y Catalan (2001), pueden llegar a ser eventos puntuales fuertemente cargados de fósforo. En su artículo, los hallazgos de Camarero y Catalan (2001) sobre cambios antropogénicos recientes en las deposiciones de nitrógeno y fósforo atmosférico y sus consecuencias en la relación N/P les llevan a argumentar a favor de la idea presentada por Goldman (1988) de que, en contra de lo que clásicamente se piensa, la limitación por fósforo de los lagos de montaña no es natural sino inducida por el aumento antropogénico en las deposiciones de nitrógeno.

Uno de los factores que pueden estar limitando el crecimiento del fitoplancton podría ser la competencia por luz y nutrientes con la comunidad de macrófitos y algas epífitas (Ventura *et al.*, 2008). Cabe decir que el Estanho presenta diferencias estacionales importantes en cuanto al estado de desarrollo de las algas flotantes, lo que podría condicionar la entrada de luz y la competencia. Por otra parte, tanto *L. natans* como *P. berchtoldii* son tolerantes de nutrientes a niveles elevados y, en circunstancias de competencia, este tipo de macrófitos suelen tener ventaja sobre el resto (Ventura *et al.*, 2008). En referencia a esto último, cabe destacar que *L. natans* se ha descrito como intolerante a la competencia (Lansdown y Wade, 2003). Los mismos autores apuntan que, en caso de eutrofización, las formas de *L. natans* de tipología perenne con floración tienden a disminuir su cobertura en favor de monocotiledóneas y algas. Durante el proyecto se ha observado de un año a otro una expansión considerable de *P. berchtoldii*, por lo que es posible que esté ganando terreno frente a *L. natans* por competencia.

Con respecto al zooplancton, en el Estanho existe una comunidad de crustáceos heleoplanctónicos que puede estar ayudando a controlar la biomasa fitoplanctónica. Se ha comprobado que en otros lagos del proyecto donde no existen crustáceos la clorofila *a* es muy superior a la encontrada en el Estanho. La biomasa de fitoplancton se mantiene en valores relativamente bajos a pesar de los elevados inputs de nutrientes, como se ha visto en el apartado correspondiente de resultados, y los crustáceos incrementan su abundancia con la biomasa de fitoplancton (figura 20b). Sin embargo, la cantidad de crustáceos presentes no parece suficiente para explicar la clorofila *a* en valores bajos, pero pueden servir de indicador de una serie de procesos más complejos en los que participarían,

además, otros organismos zooplanctónicos y muy probablemente heterotróficos, que estarían ayudando a mantener la biomasa de fitoplancton en valores bajos a pesar de los grandes inputs continuos de nutrientes. La biomasa de fitoplancton se podría ver limitada por la combinación de estos factores (competencia con los macrófitos y alimentación de organismos zooplanctónicos) y, muy probablemente, también por la actividad bacteriana heterotrófica.

La alta concentración de nitrógeno orgánico total en el agua de la laguna, que no es de fitoplancton, puede ser materia orgánica en suspensión. Esta TON estaría poco disponible para el *loop* microbiano al estar la laguna en condiciones limitantes de nitrógeno.

Variabilidad en la biodiversidad. Efectos de la introducción de *Salmo trutta* en grupos indicadores

Las truchas son peces depredadores muy selectivos y preferirán, siempre que puedan, presas de tamaños grandes y fáciles de detectar. Este dato se ha confirmado con el estudio, ya que se ha encontrado un tamaño crítico entorno a los 40 cm a partir del cual las truchas pasan de basar su dieta en macroinvertebrados a basarla en anfibios porque adquieren la capacidad de atraparlos al hacerse más grandes. La alta selectividad en las capturas que realizaban las truchas del Estanho de Vilac no solamente se aprecia entre truchas grandes y pequeñas, sino que en las truchas pequeñas que se alimentan básicamente de macroinvertebrados se observa claramente la selección de determinados órdenes y familias frente a otros, ya que las diferencias entre la composición de la comunidad de macroinvertebrados en el bentos y la encontrada en el estómago de las truchas es muy diferente. En el contenido estomacal de las truchas de pequeño tamaño también han aparecido crustáceos, pero en una proporción mucho menor que la de macroinvertebrados, se supone que con la misma motivación de eficiencia. Es probable que en caso de explosiones demográficas de los crustáceos estos sean más atractivos para la trucha.

En cuanto al efecto de la depredación de los salmónidos sobre las comunidades indicadoras, se ha comprobado un efecto muy importante en la abundancia de anfibios, llegando a disminuir un 90-95 % la abundancia total medida en el Estanho en los períodos con truchas frente a los períodos sin truchas. Las especies más afectadas por la presencia de la trucha fueron la rana bermeja (*R. temporaria*), el sapo partero (*A. obstetricans*) y el tritón palmeado (*L. helveticus*). La cuarta especie anfibia presente en el Estanho, el sapo común (*B. spinosus*), no resulta depredada por los peces, posiblemente por la toxicidad de su piel (Miró *et al.*, 2018). Sin embargo, la comunidad de anfibios parece haberse recuperado muy rápidamente al eliminar las truchas y las cuatro especies que se encontraban antes de la introducción de salmónidos han reaparecido en las abundancias acostumbradas tan solo unos meses después de la eliminación de estos. Con el análisis de los estómagos de las truchas se ha comprobado que estas pueden ser muy voraces en cuanto a los anfibios al concentrarse

en ellos como presa. La rápida recuperación de anfibios se ha visto favorecida, sin duda, por el hecho de que la introducción de *Salmo trutta* había sido reciente y no todas las truchas habían adquirido todavía la capacidad de depredar anfibios, por lo que la laguna contaba todavía con una reserva de individuos suficientes para recuperar la comunidad. La rápida y oportuna actuación del personal del proyecto LIFE+ LimnoPirineus en la erradicación de las truchas recientemente introducidas en el Estanho ha evitado la desaparición de algunas especies de anfibios del espacio a medio plazo, tal como se ha mostrado que pasa en lagos de alta montaña donde se han introducido salmónidos, tanto en los Pirineos como en otras cordilleras (Knapp 2005; Miró *et al.*, 2018).

En cuanto al efecto sobre los macroinvertebrados, es difícil concretarlo con los datos disponibles. Se puede argumentar que la presión que ejercen los salmónidos ha sido mayor para los odonatos, heterópteros, tricópteros y dípteros de la familia *Chironomidae* porque son los que se encuentran en los estómagos de las truchas, pero no podemos confirmar estos resultados en el ambiente. Es posible que el hecho de tener una introducción reciente de *Salmo trutta* haga que estos efectos todavía no sean perceptibles, ya que en primer lugar depredan sobre los anfibios. En un período de tiempo mayor se esperaría que, al erradicar completamente los anfibios, tal como pasa en todos los lagos de alta montaña con peces (Ventura *et al.* 2008), la presión pasara a los grupos de macroinvertebrados más conspicuos.

En cuanto a los crustáceos, hay tres especies que desaparecen después de la primera pesca de truchas. A partir de esto, se podría argumentar que las truchas ejercen presión sobre los crustáceos de mayor tamaño, ya que al disminuir esta presión estas especies son las que prevalecen. Sin embargo, tratar de establecer una relación entre los cambios en la comunidad de crustáceos y la presencia de los salmónidos es muy complicado porque pueden existir muchos otros factores influyentes, como la disponibilidad de alimento o factores ambientales. Hay que tener en cuenta que algunas especies como *A. rectangula* y *C. sphaericus* se han reportado como poco abundantes y difíciles de detectar de forma continuada en el ambiente (Armengol, 1978).

Variabilidad en la población de *Luronium natans*

La población de *Luronium natans* está muy condicionada por la morfología de la laguna del Estanho y las modificaciones de su balance hidrológico. La modificación del fondo y el continuo crecimiento del volumen de agua desde finales de los años 90 hasta 2015 provocaron un cambio en las condiciones de vida de *Luronium natans* e hicieron prevalecer las formas de aguas profundas frente a las anfibias. La situación geográfica del Estanho, por altitud y situación, no es favorable al crecimiento de este tipo de formas (Bardin *et al.*, 2012). La limitación de la entrada de agua artificial ha provocado el descenso de nivel y ha devuelto el Estanho a su estado de balsa. Las formas anfibias de *Luronium natans* vuelven a ser las dominantes,

como en el momento en que Perdígó (1983) descubrió su presencia. Desde el punto de vista de la conservación, se debe controlar el flujo de agua artificial para asegurar el mantenimiento de la balsa y también el paso y la permanencia de ganado mayor. *Luronium natans* tiene una gran amplitud ecológica dentro del medio acuático, pero está limitado por concentraciones altas (superiores a 20 mg/l) de fósforo (Bardin *et al.*, 2012) y, debido a su carácter pionero, únicamente es competitivo en hábitats pobres en nutrientes (Willby y Eaton, 1993). Actualmente el Estanho de Vilac corresponde por tipología a un lago alpino alcalino según los parámetros evaluados ($> 200 \mu\text{eq l}^{-1}$). Aunque la concentración de clorofila de finales de verano es baja (ca. $2,3 \mu\text{g l}^{-1}$) y los valores de nitrógeno total también lo son (TN ca. $526 \mu\text{g l}^{-1}$), presenta valores de fósforo total elevados (TP ca. $22,7 \mu\text{g l}^{-1}$) que lo sitúan en el dominio de la mesotrofia ($9,3 \mu\text{g l}^{-1} < \text{TP} < 31 \mu\text{g l}^{-1}$).

El cambio de las condiciones ambientales promovido por el proyecto LIFE+ LimnoPirineus en el Estanho de Vilac y el mejor conocimiento del hábitat en el que se desarrolla *Luronium natans* nos llevan a proponer la modificación de su inclusión dentro del Hábitat CORINE 22.433 porque se trata de masas de agua oligotróficas. Según las características del agua, la población permanentemente inundada corresponde al Hábitat 22.431 (con código propio 22.431n) y debería incluirse en el HIC 3150. Sin embargo, la población inundada temporalmente se debería tratar con las comunidades anfibias perennes de la región eurosiberiana y alpina (22.31) con un código propio que las identifique (22.31n poblaciones anfibias de *Luronium natans*) para su inclusión en el HIC 3130. Se han descrito formaciones parecidas de *Luronium natans* en Chequia como una asociación (*Luronietum natantis* Szankowski) dentro de la clase *Littorelletea* y de la alianza *Eleocharition acicularis* (Chytrý, 2011).

BIBLIOGRAFÍA

- AGÈNCIA CATALANA DE L'AIGUA (2005). *Guia pràctica 1. Protocol: Mostreig d'aigües subterrànies*. Generalitat de Catalunya, Departament de Medi Ambient i Habitatge. Barcelona: Solucions Gràfiques Barcino.
- AGÈNCIA CATALANA DE L'AIGUA (2006). *Protocol d'avaluació de l'estat ecològic dels estanys*. ACA-CEAB-CSIC. Barcelona: Solucions Gràfiques Barcino.
- ARMENGOL J. (1978). Los crustáceos de los Embalses Españoles. *Oecologia aquatica* 3: 3-96.
- BARDIN P., HENDOUX F. Y BARBAULT R. (2012). Plan national d'actions en faveur du Flûteau nageant *Luronium natans* L. 2012-2016. Conservatoire botanique du Bassin parisien, Ministère de l'écologie, du développement durable et de l'énergie, 183 pp. [http://www.developpement-durable.gouv.fr/IMG/11010_PNA_luronium_def_web_monte_optimise.pdf]
- BERGSTROM A. K. (2010). The use of TN:TP and DIN:TP ratios as indicators for phytoplankton nutrient limitation in oli-

- gotrophic lakes affected by N deposition. *Aquatic Sciences*, No 72: 277-281.
- BOIXADERA J. *et al.* (2000). *Manual del codi de bones practiques agràries: Nitrogen*. Lérida: Generalitat de Catalunya, Departament d'Agricultura, Ramaderia i Pesca, Direcció General de Producció Agrària i Innovació Rural.
- BORDONAU J., POZOS J., QUERALT P. Y VILAPLANA J. M. (1989). Geometría y depósitos de las cubetas glaciolacustres del Pirineo. *Estudios Geol.* 45: 71-79.
- CAMARERO L. Y CATALAN J. (2012). Atmospheric phosphorus deposition may cause lakes to revert from phosphorus limitation back to nitrogen limitation. *Nature Communications* 3: 1118.
- CATALAN J., Y CAMARERO L., *et al.* (1994). Nitrogen in Pyrenean lakes (Spain). *Hydrobiologia* 274: 17-27.
- CATALUNYA. Decreto Legislativo 2/2008 de 15 de abril, por el que se aprueba el Texto refundido de la Ley de protección de los animales. *Diari Oficial de la Generalitat de Catalunya*, de 17 de abril de 2008, núm. 5113.
- CHYTRÝ M. (ed.) (2011). Vegetace České republiky 3. Vodní a mokřadní vegetace / Vegetation of the Czech Republic 3. Aquatic and Wetland Vegetation.
- COLOMER M., ADELL J. Y JIMÉNEZ E. en Boixadera J. *et al.* (Coord.) (2014). Los suelos de Catalunya. Val d'Aran. 1.^a edición, Generalitat de Catalunya, Departament de Territori i Sostenibilitat i Departament d'Agricultura, Alimentació i Medi Natural-Conselh Generau d'Aran. Barcelona: ICGC. Monografies Tècniques 4.
- COOKE G. D., WELCH E. B., PETERSON S. A. Y NEWROTH P. R. (1993). *Restoration and Management of Lakes and Reservoirs*. 2nd Edition. Florida: RCR Press Lewis Publishers.
- COMUNITAT ECONÒMICA EUROPEA. Directiva 92/43/CEE del Consejo de 21 de mayo de 1992 relativa a la conservación de los hábitats naturales y de la fauna y flora silvestres. *Diario Oficial de las Comunidades Europeas*, de 22 de julio de 1992, núm. L 206/7.
- DEL VALLE J. (1997). La precipitación media anual en el sector alto de la cuenca del Cinca (Pirineo Aragonés, España). *Pirineos* 149-150: 121-144.
- DOORENBROS J. Y KASSAM A. H. (1979). Efectos del agua sobre el rendimiento de los cultivos. Roma: FAO.
- ESPAÑA. Real Decreto 139/2011 de 4 de febrero, para el desarrollo del Listado de Especies Silvestres en Régimen de Protección Especial y del Catálogo Español de Especies Amenazadas. *Boletín Oficial del Estado*, 23 de febrero de 2011, núm. 46, sec. I., pág. 20912.
- GOLDMAN C. R. (1988). Primary productivity, nutrients, and transparency during the early onset of eutrophication in ultra-oligotrophic Lake Tahoe, California-Nevada. *Limnol. Oceanog.* 33: 1321-1333.
- IGLESIAS L. (1995). *El estiércol y las prácticas agrarias respetuosas con el medio ambiente*. Madrid: Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Instituto Nacional de Reforma y Desarrollo Agrario. Hojas Divulgadoras núm. 1/94.
- INSTITUT CARTOGRÀFIC I GEOLÒGIC DE LA GENERALITAT DE CATALUNYA. Base de datos cartográfica [consulta: 8 de marzo de 2015]. Modalidad de acceso VISSIR v3.25 <http://www.icc.cat/vissir3/>
- JEFFREY S. W. Y HUMPHREY G. F. (1975). New spectrophotometric equations for determining chlorophylls-a, b, c1 and c2 in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Biochem. Physiol. Pflanzen (BPP)* 167: 191-194.
- JONES J. I. Y SAYER C. D. (2003). Does the fish-invertebrate-periphyton cascade precipitate plant loss in shallow lakes? *Ecology* 84(8): 2155-2167.
- KNAPP R. A., MATTHEWS K. R. *et al.* (2001). Resistance and resilience of alpine lake fauna to fish introductions. *Ecological Monographs* 71: 401-421.
- KNAPP R. A. (2005). Effects of nonnative fish and habitat characteristics on lentic herpetofauna in Yosemite National Park, USA. *Biological Conservation* 121(2): 265-279.
- LAMPRE F. (2001). Clima de alta montaña y sistemas morfoclimáticos fríos en el macizo de la Maladeta (Pirineo aragonés). *Treballs de la Societat Catalana de Geografia* 52: 195-231.
- LANSDOWN R. V. Y WADE P. M. (2003). Ecology of the Floating Water-plantain. *Luronium natans* [en línea]. EC Life Natureza Program. Peterborough: Life in UK Rivers. [Consulta: 5 de julio de 2015] Disponible en http://ec.europa.eu/environment/life/project/Projects/index.cfm?fuseaction=home.showFile&rep=file&fil=SMURF_plantain.pdf
- MIRÓ A., SABÁS I. Y VENTURA M. (2018). Large negative effect of non-native trout and minnows on Pyrenean lake amphibians. *Biological Conservation* 218: 144-153.
- PERDIGÓ M. T. (1983). L'Estanyó, un petit estany interessant a la Vall d'Aran. *Collect. Bot.* 14: 511-514.
- PUIG M. A. (1999). *Els macroinvertebrats dels rius catalans. Guia il·lustrada*. Barcelona: Generalitat de Catalunya, Departament de Medi Ambient.
- THORNTHWAITE C. W. (1984). An Approach toward a Rational Classification of Climate. *Geographical Review* 38(1): 55-94.
- VENTURA M. *et al.* (2000). The main features of seasonal variability in the external forcing and dynamics of a deep mountain lake (Redó, Pyrenees). *Journal of Limnology*: 59(1): 97-108.
- VENTURA M., LIBORIUSSEN L. *et al.* (2008). Effects of increased temperature and nutrient enrichment on the stoichiometry of primary producers and consumers in temperate shallow lakes. *Freshwater Biology* 53: 1434-1452.
- VISENTINI M. (1963). I corsi d'acqua e la loro sistemazione. Genova: Vitali e Ghianda.
- WILLBY N. J. Y EATON J. W. (1993). The Distribution, Ecology and Conservation of *Luronium natans* (L.) Raf. in Britain. *J. Aquat. Plant Mgmt.* 31: 70-76.

**LIFE+LIMNOPIRINEUS:
CONSERVACIÓN DE
HÁBITATS Y ESPECIES
ACUÁTICAS DE LA ALTA
MONTAÑA DE LOS
PIRINEOS**

www.lifelimnopirineus.eu

