

POTENCIAL DE RESTAURACIÓN DE LA VEGETACIÓN ACUÁTICA EN LAGOS REPRESADOS DEL PN DE AIGÜESTORES Y ESTANY DE SANT MAURICI: PREDICCIÓN DE ESCENARIOS CON CASOS DE ESTUDIO PARA LAS COMUNIDADES DE VEGETACIÓN LITORAL

ESPERANÇA GACIA^{1*}, JOAN LLUÍS RIERA², CRISTINA PULIDO¹, EGLANTINE CHAPPUIS¹, AND ENRIC BALLESTEROS¹

RESUMEN

El proyecto AQUAREST estudia el potencial de recuperación de la vegetación acuática en lagos del PNASM sometidos a explotación hidroeléctrica. Esta meta se aborda mediante tres objetivos concretos: 1) desarrollo de modelos predictivos para el hábitat de las distintas especies (10 plantas vasculares y 1 *Characeae*), 2) experimentos de tolerancia de *Isoetes lacustris* L. a fluctuaciones de nivel y 3) modelado de la recuperación de la flora del lago Baciver tras la construcción de una presa hace dos décadas. Los modelos logísticos obtenidos indican que en los lagos del Pirineo la presencia de vegetación está negativamente relacionada con la altitud y con la concentración de nitratos y sulfatos en el agua. Se han desarrollado también modelos individuales que permiten predecir la probabilidad de presencia de cada especie en un lago determinado e identificar especies indicadoras de los principales factores ambientales. Con el fin de estudiar la tolerancia de *Isoetes lacustris* a los cambios de nivel del agua se han simulado fluctuaciones del nivel mediante trasplantes. *I. lacustris* toleró bien trasplantes de -0.5 m a -5 m, mostrando una respuesta de adaptación a la radiación UV al pasar a menor profundidad y de optimización de la captación de la luz en el caso contrario. El seguimiento de la vegetación del lago Baciver pone de manifiesto diferencias substanciales en las tasa de colonización para las dos comunidades dominantes, y los modelos de simulación confirman estas observaciones. Mientras la comunidad de *Sparganium* con isoétidos ha ocupado ya toda su área potencial, la comunidad de *I. lacustris* ocupa en la actualidad menos de un 10% de su hábitat potencial. Los resultados del presente proyecto tienen implicaciones directas para la gestión del PN, tanto en la conservación de especies (p. ej., *Subularia aquatica*) y ecosistemas amenazados como en la restauración ecológica (azud de Font Grossa).

Palabras clave: plantas acuáticas, lagos, modelos logísticos, respuestas adaptativas, nicho potencial, tasas de recuperación, explotación hidroeléctrica, PNASM.

¹ Integrative Freshwater Ecology Group, Centre d'Estudis Avançats de Blanes, CSIC. Accés Cala St. Francesc 14, 17300 Blanes, Spain. Tel. 972336101, Fax 972337806. Email contacto: gacia@ceab.csic.es, otros: cpulido@ceab.csic.es, chappuis@ceab.csic.es, kike@ceab.csic.es

² Departament d'Ecologia, Universitat de Barcelona, Diagonal 645, 08028 Barcelona, Spain. Tel. 934037145. Email contacto: jl,riera@ub.edu

POTENTIAL RESTORATION OF AQUATIC VEGETATION IN DAMMED LAKES OF THE PN AIGÜESTORTES Y ESTANY DE SANT MAURICI: PREDICTION SCENARIOS FOR LITTORAL COMMUNITIES

SUMMARY

The AQUAREST project aims to analyze the potential recovery of submersed vegetation in lakes within the PNASM that are subjected to hydroelectric exploitation. This goal has been addressed through three main objectives: (1) development of predictive species habitat models (10 vascular plants and 1 Characeae), (2) experimental assessment of the tolerance of *Isoetes lacustris* L. to fluctuations in water level, and (3) modeling of the recovery of submersed vegetation in lake Baciver. Logistic regression models indicate that presence of vegetation in Pyrenean lakes is negatively related to elevation and to the concentration of nitrate and sulfate, and positively to vegetation type and cover in the immediate catchment area. Predictive functions for each species have allowed the identification of the main indicator species along the main environmental gradients. Predictability was not equal for all species, being good for natopotamids but poor for isoetids. *I. lacustris* tolerated well changes in depth from +0.5 m to -5 m, showing physiological responses towards protection against UV radiation when transplanted to shallower depths, and optimizing light harvesting when transplanted to greater depths. Monitoring the submersed vegetation of lake Baciver during 20 years after impoundment has shown very different colonization rates for the two main assemblages. Simulation models confirm these observations and indicate that while the mixed assemblage of *Sparganium* with isoetids has already occupied its potential area, the community of *I. lacustris* has colonized only 10% of its potential habitat. Changes in the hypsography of the lake are expected to promote changes in the entire ecosystem (especially in C and N cycling). Results from this project can be transferred directly to the management of the aquatic flora of the National Park in terms of the conservation of threatened species (e.g. *Subularia aquatica*) and ecosystems, as well as ecological restoration (Font Grossa dam removal).

Key words: Aquatic plants, lakes, logistic models, adaptive responses, potential niche, recuperation rates, hydroelectric exploitation, PNASM.

INTRODUCCIÓN

El Parque Nacional de Aigüestortes y Estany de Sant Maurici (PNASM) ha compatibilizado desde sus inicios la protección del territorio y los recursos naturales con la explotación de los recursos hídricos en algunos de sus sistemas. Por ello, algunos lagos transformados por obras hidráulicas han formado parte del paisaje del PNASM desde sus inicios. Sin embargo, dentro de un contexto de protección integral del medio ambiente estas modificaciones no son deseables. Por ello, tanto el Plan de ordenación de recursos naturales (PORN) como el Plan rector de usos y gestión del Parque (PRUG 39/2003) con-

templán el desmantelamiento de instalaciones y aprovechamientos hidroeléctricos una vez finalizadas las concesiones a las empresas hidroeléctricas.

La restauración ecológica es una disciplina científica que surge de la necesidad de dar respuesta a la sobre-explotación de los recursos naturales que ha provocado la actividad del hombre sobre el planeta, y del intento de recuperar una parte o la totalidad de la funcionalidad ecológica de un ecosistema que se ha degradado o destruido (CLEWELL *et al.* 2005). A partir de los años 1980 se observa un aumento progresivo del interés de la comunidad científica por obras de restaura-

ción, las cuales en el medio acuático, en su mayoría se desarrollan en ríos (36%), humedales (22%) y grandes lagos (17%), y en mucho menor medida en pequeños lagos (8%) y embalses (4%) (revisión a partir de ISI WOK). Se advierte, pues, que la investigación en materia de restauración funcional de sistemas impactados por obras hidroeléctricas padece de limitaciones, particularmente cuando se trata de lagos de alta montaña.

El proyecto AQUAREST (OAPN 212/210) tiene como finalidad suplir esta falta de información proporcionando al PN elementos para gestionar la recuperación funcional de lagos impactados por la explotación hidroeléctrica en lo que concierne a la recuperación de las comunidades de vegetación litoral. Las plantas acuáticas son, en los lagos del Pirineo y en particular en el distrito del parque nacional, elementos importantísimos de su paisaje aunque en ocasiones puedan ser difíciles de percibir. Se estima que un 65% de los lagos poco profundos del Pirineo presenta vegetación litoral (GACIA *et al.* 1994), dando lugar a extensas comunidades que constituyen un elemento esencial no sólo de su paisaje (GACIA *et al.* 2009; CHAPPUIS *et al.* 2008) sino también del funcionamiento del sistema (VILA-COSTA *et al.* 2015).

La explotación de los recursos hídricos tiene un fuerte impacto sobre la vegetación litoral en lagos (QUENNERSTEDT, 1958; RØRSLETT, 1984; WILCOX & MEEKER, 1991). En sistemas oligotróficos y poco mineralizados se observa la total desaparición de la vegetación en la zona de fluctuación de la columna de agua, a menudo ligada también a una regresión y/o desaparición de la vegetación por debajo de este umbral (HELLSTEN *et al.* 1996; HELLSTEN, 2001, 2002). Un caso cercano, el del represamiento del lago Baciver en el Valle de Aran (GACIA & BALLESTEROS, 1996), conllevó una regresión masiva de la vegetación acuática que inicialmente recubrían casi el 90% del litoral. A lo largo de las dos décadas que siguen al impacto se ha realizado un seguimiento prospectando y cartografiando la evolución de las comunidades de nueva formación y de la comunidad residual en los años 1996, 1999, 2000, 2006, seguimiento que sirve de

partida para un último monitoreo en 2012 y para el modelado de la recuperación del sistema.

El presente proyecto tiene como objetivo general mejorar el conocimiento de la ecología de los macrófitos de lagos oligotróficos y en particular de los aspectos relacionados con su resistencia y recuperación frente a impactos y perturbaciones derivados de la explotación de los recursos hídricos: 1) Caracterización físico-química y morfológico-estructural (tipo de litoral, pendiente del mismo, presencia de vegetación) de los lagos represados del PN, 2) Desarrollo de modelos estadísticos que permitan estimar la probabilidad de presencia de macrófitos y la composición de las comunidades en lagos afectados del PN, 3) Seguimiento de la recuperación de especies y comunidades de lagos pirenaicos usando el lago Baciver como caso de estudio, y 4) Estimación de la tolerancia de la especie emblemática *Isoetes lacustris* a la inundación y disminución del nivel del agua por debajo del umbral de emersión.

MÉTODOS

Caracterización físico-química y morfológico-estructural de los lagos represados del PN

En verano del año 2011 se muestrearon la columna de agua y el sedimento del litoral de los lagos Sant Maurici, Gran d'Amitges, Barbs, Lladres, Tort de Peguera-Trullo, Negre de Peguera y Font Grossa todos ellos en la vertiente de Espot del PNASM. Los métodos de muestreo y procesado fueron los mismos que en GACIA *et al.* (2009). Los muestreos incluyeron también una prospección visual del litoral en apnea en una franja de 3 m de anchura, caracterizando el mismo como apto o no apto para la colonización por macrófitos en función de la naturaleza del substrato (i.e. sedimento fino, gravas o piedra) y de la pendiente. Este diagnóstico por tanto sirve solamente en el caso de que se mantenga la cota en el lago y para el área abarcada. Esta información se ha cartografiado e incorporado en un sistema de Información Geográfica (SIG).

Modelos nicho para las especies de macrófitos en los lagos

Se han utilizado los datos de presencia y ausencia de plantas acuáticas y su correspondiente matriz ambiental de CATALÁN *et al.* (1993), GACIA *et al.* (1994) y CHAPPUIS *et al.* (2014), recopilando un total de 86 sistemas, 55 de los cuáles con vegetación. Se han añadido también datos morfométricos (profundidad máxima, pendiente del litoral, área de la cuenca y área del lago) obtenidos a partir de SIG. Se han utilizado modelos de regresión logística para estimar la probabilidad de presencia de macrófitos en los lagos así como de cada especie en particular. Se ha modelado la respuesta de cada especie a las variables ambientales de forma individual y a partir de la combinación múltiple de variables y se ha evaluado la incertidumbre de las predicciones. A partir de los modelos y con los datos ambientales de los sistemas represados, se ha procedido a las simulaciones de los escenarios de recuperación. Estas tareas se han realizado en el entorno de programación R (versión 3.1.0, R Core Team 2014).

Cambios en la presencia y abundancia de especies en los lagos no perturbados del PN (últimas décadas)

Se han revisitado los lagos Redó, Llong, Llebreta del Valle de Sant Nicolau (Aigüestortes), Dellui (Valle de Dellui), Plan (Valle de Colomers) en los que se han recolectado muestras para el análisis físico-químico de la columna de agua y realizado inventarios de la vegetación. La ausencia de cambios sustanciales en la mayoría de los sistemas prístinos, nos ha llevado a cartografiar con detalle el tamaño de las manchas del paisaje con lo que se realizan seguimientos no solo de presencia ausencia sino cuantitativos. El tamaño de las manchas de vegetación de las distintas comunidades nos ha servido para escalar a nivel de sistema distintas funciones ecológicas (i.e. desnitrificación y producción primaria) en las que median o se atribuyen a la vegetación de plantas acuáticas.

Modelos de distribución de las especies en el lago Baciver

En el lago Baciver se ha realizado una prospección detallada de todo el litoral marcando los límites de las comunidades sobre un mapa batimétrico que se ha pasado a SIG y que, junto con los mapas precedentes, se ha usado para estimar la evolución en el tiempo de las manchas de vegetación. A partir del mapa de vegetación del lago en condiciones previas al impacto (BALLESTEROS *et al.* 1989) y de los predictores geo-espaciales que explican la distribución de las comunidades en el lago (i.e. profundidad, pendiente del litoral, orientación y tipo de sustrato; ver GACIA & BALLESTEROS 1994) se han estimado y validado modelos de regresión logística para las distintas comunidades (*I. lacustris*, *S. angustifolium*, mixta y *Nitella*). Estos modelos se han usado para simular la ocupación de las distintas comunidades en el lago Baciver una vez alcanzado un estado estacionario. Finalmente, se ha elaborado un mapa de vegetación sumergida potencial que se ha obtenido asignando a cada celda el tipo de vegetación con la mayor probabilidad de presencia. El pre-procesamiento SIG se realizó utilizando Quantum GIS con el apoyo de GRASS. Las operaciones de raster, los análisis estadísticos y los mapas de validación y de predicción se han realizado en el entorno R (versión 3.1.0, R Core Team 2014).



Figura 1. Cristina Pulido manipulando las parcelas experimentales para ver la adaptación de adultos de *Isoetes lacustris* a trasplantes y su tolerancia a fluctuaciones del nivel del agua en el lago Redó del Valle de Sant Nicolau.

Tolerancia de *Isoetes lacustris* a perturbaciones: respuesta a cambios de nivel

En los veranos de 2011 y 2012 se realizó un experimento in situ en el lago Redó de Aigüestortes para simular la disminución e inundación del lago. Se transplantaron doce unidades de una superficie de 144 cm² que incluía tanto individuos como sedimento de la comunidad mono-específica y densa; 3 unidades pasaron a -0,5 m. de profundidad para simular la disminución del nivel del agua, 3 quedaron a 2 m. como controles de trasplante y 3 se colocaron a -5 m. para simular un incremento de 3 m del nivel de la columna. En el plazo de 1 semana, un mes y un año se midieron las tasas fotosintéticas en hojas de 6 individuos por unidad replicada mediante un fluorómetro sumergible (underwater PAM; ver Fig. 1).

RESULTADOS

Potencial de Restauración de la flora acuática en los lagos afectados del PNASM

Los factores que explican la presencia de plantas acuáticas en los lagos del Pirineo y en particular del PN son una relativa menor altitud, la existen-

cia de vegetación en la cuenca, concentraciones intermedias de nitratos en el agua y un contenido muy bajo en sulfatos (Tabla 1; PULIDO *et al.* 2015). Se observa disparidad de respuesta frente a parámetros ambientales para las especies de macrófitos más frecuentes en los lagos (Tabla 1; PULIDO *et al.* 2015). De ello se deriva que distintas especies son indicadoras de distintas condiciones ambientales. A modo de ejemplo, la especie *Isoetes lacustris* es frecuente en lagos relativamente profundos con un poco de pendiente en el litoral y aguas con un contenido muy bajo en sales disueltas. *Isoetes echinospora* se encuentra en lagos situados en cuencas vegetadas y zonas muy poco profundas y es indicadora de litoralidad, mientras que *Ranunculus trichophyllus* se encuentra en aguas con conductividad, alcalinidad y pH relativamente elevados. En algunos casos se ha podido ajustar modelos logísticos unimodales que permiten estimar los óptimos ambientales para cada especie, lo que facilita determinar el carácter indicador de los distintos taxones de forma estadística. Así, siendo la conductividad el parámetro al que responde un mayor número de especies (Tabla 1), se ha podido establecer el gradiente de nichos ecológicos para las distintas especies en relación a esta variable (Fig. 2; PULIDO *et al.* 2015).

Modelo	n/N	D ² _{adj}	Geográfica	Morfométrica	Vegetación cuenca	Química del agua
Presencia de spp. -Altitud - SO ₄ + Vegetación + NO ₃ - NO ₃ ²	55/86	0.304	x		x	x
S. angustifolium -Altitud + Vegetación + Pendiente - Pendiente ²	40/86	0.176	x	x	x	x
I. lacustris -Conductividad + turberas - turberas ²	25/55	0.202		x	x	x
S. aquatica Vegetación - Vegetación ² + pH - pH ²	22/55	0.211		x	x	x
P. berchtoldii Profundidad + Conductividad	22/55	0.327		x		x
Nitella sp. Area Cuenc + pH - pH ² + Cl - Cl ²	22/55	0.303		x		x
I. echinospora - Area lago + Vegetación + K - K ²	19/86	0.202		x	x	x
R. aquatilis - Area Cuenc- Area lago - Area lago ² + pH - pH ² + K - K ²	15/55	0.716		x		x
P. alpinus - Conductividad + pH	14/55	0.392				x
C. palustris - Altitud + pH - pH ² + Na	09/55	0.613	x		x	x
M. alterniflorum - Altitud + pH - pH ² + Cl - Cl ²	08/55	0.707	x	x		x
R. trichophyllus Conductividad + Vegetación - Vegetación ² + K - K ²	07/55	0.789			x	x

Tabla 1. Recopilación de variables resultado de los modelos de regresión logística múltiple para estimar la presencia de las especies de macrófitos en los lagos del Pirineo.

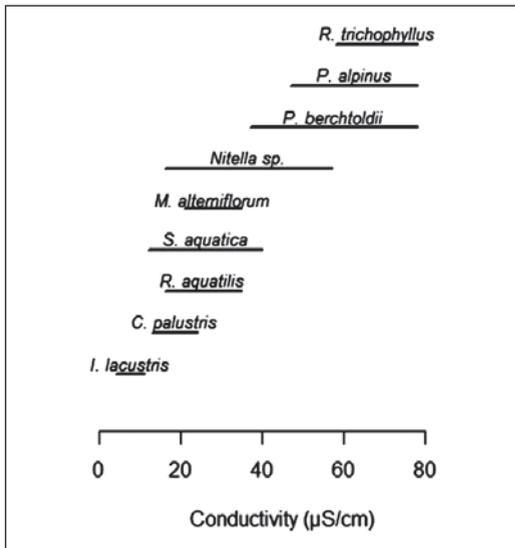


Figura 2. Rangos óptimos de conductividad para las especies de macrófitos cuya distribución se explica por esta variable. Éste rango se define como el cociente entre el rango de la conductividad para el cual la probabilidad de presencia dividido por la máxima probabilidad de presencia (Pmax) es de 0.75 o mayor.

		Negre de Peguera	Tort de Peguera	Gran d'Armitges	Sant Maurici	Barbs	Lladres	Font Grossa
Geográfica								
Altitud	m.s.n.m	2326	2320	2400	1920	2377	2042	2042
Morfométrica								
Área cuenca	ha	178	666	166	2209	9	127	7
Área lago	ha	32	9,8	7	25	3,5	1	0,1
Profunditat max.	m	70	24	25	25	13	2	1
Pendiente prom.	%	18,9	8,1	20,5	17,8	17,3		
Vegetación cuenca								
Vegetación		Festuca	Pinus	Festuca	Pinus	Pinus	Pinus	Pinus
Turberas	%	0	0	0	0	0	0	15
Química del agua								
Alcalinidad	µeq L ⁻¹	125	95	250	87	275	251	
Conductividad	µM	16,4	13,7	30,1	11,2	36,1	36	
pH		6,84	6,99	6,95	7,22	6,95	7,4	7,4
TP	µM	0,04	0,05	0,013	0,009	0,02	0,04	0,04
NH ₄	µM	1,48	0,95	1,18	0,84	1,05	2,34	1,69
NO ₃	µM	11,11	4,57	7,29	9,26	4,34	7,57	9,18
Cl	µM	15	12	7	7	5	Nd	Nd
SO ₄	µM	19	18	16	29	13	20,8	20,8
Na	µM	21	14	23	30	22	24,8	24,8
Ca	µM	10	6	5	6	2	7,7	7,7
K	µM	78	67	99	243	77	Nd	Nd
Mg	µM	5	5	9	15	7	Nd	Nd
Vegetación= vegetación dominante en la cuenca Nd= no disponible.								

Tabla 2. Variables ambientales (geografía, morfometría, vegetación cuenca, química del agua) para los sistemas del PNASM afectados por obra hidráulica.

Utilizando los modelos de presencia de especies con las variables físico-químicas y morfométricas correspondientes a los sistemas afectados del PN (Tabla 2) encontramos que la probabilidad de presencia de vegetación varía entre un mínimo del 36% para el Estany Negre de Peguera y un máximo del 94% para Lladres y el Estany de Barbs (Tabla 3; GACIA et al. 2009). En la misma Tabla 3 se detalla la probabilidad de presencia de las distintas especies de macrófitos del PN para cada uno de los sistemas.

Cambios en la flora de los lagos en las últimas décadas

No se han detectado cambios sustanciales en la presencia/ausencia de especies en la mayoría de los 10 sistemas prístinos prospectados, salvo la aparición de una mancha de *Isoetes echinospora* en el Estany Llong. Los cambios más destacables corresponden a la desaparición de la vegetación de *Myriophyllum alterniflorum* y *Ranunculus aquatilis* en el Azud de Font Grossa debido a obras de desmantelamiento (pérdida del hábitat). En la actualidad y ya fuera del proyecto, hemos podido apreciar la recuperación de ambas poblaciones.

Tasas de crecimiento de especies y comunidades: seguimiento del lago Baciver

La Fig. 3 muestra la cartografía del lago Baciver 20 años después de su inundación y del cierre de la



Figura 3. Área ocupada por las comunidades de macrófitos del lago Baciver en Agosto de 2012. Sang_mixt = Comunidad mixta con *Sparganium angustifolium*, Spang = *S. angustifolium* solo, Ilac = comunidad monoespecífica de *Isoetes lacustris*, Ilac_old = población de *I. lacustris* residual, Nit = *Nitella*.

	Negre de Peguera		Tort de Peguera		Gran d'Amitges		Barbs		Sant Maurici		Lladres		Font Grossa	
	P	SD	P	SD	P	SD	P	SD	P	SD	P	SD	P	SD
Presencia macrófitos	0,360	0,097	0,922	0,053	0,505	0,130	0,941	0,047	0,931	0,059	0,947	0,038	0,930	0,048
<i>S. angustifolium</i>	0,114	0,063	0,612	0,167	0,050	0,040	0,565	0,149	0,882	0,079	0,869	0,071	0,869	0,071
<i>I. lacustris</i>	0,011	0,014	0,279	0,138	0,077	0,056	0,003	0,006	0,161	0,121	0,630	0,140	0,906	0,094
<i>S. aquatica</i>	0,130	0,113	0,526	0,173	0,158	0,129	0,512	0,172	0,546	0,196	0,485	0,250	0,485	0,250
<i>P. berchtoldii</i>	0,980	0,030	0,820	0,125	0,736	0,163	0,284	0,131	0,972	0,032	0,286	0,149	0,091	0,091
<i>I. echinospora</i>	0,011	0,014	0,279	0,138	0,077	0,056	0,015	0,028	0,161	0,121	0,630	0,140	0,906	0,094
<i>R. aquatilis</i>	0,000	0,000	0,017	0,041	0,026	0,051	0,000	0,000	0,000	0,000	0,002	0,008	0,000	0,000
<i>P. alpinus</i>	0,031	0,032	0,208	0,095	0,220	0,118	0,347	0,206	0,408	0,108	0,788	0,121	0,789	0,121
<i>C. palustris</i>	0,007	0,013	0,000	0,001	0,001	0,002	0,001	0,002	0,103	0,175	0,000	0,001	0,000	0,001
<i>M. alterniflorum</i>	0,000	0,000	0,004	0,015	0,000	0,000	0,000	0,000	0,996	0,018	0,391	0,565	0,391	0,564
<i>R. trichophyllus</i>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,002	0,000	0,002
<i>Nitella sp.</i>	0,637	0,143	0,868	0,084	0,462	0,125	0,043	0,058	0,864	0,114	0,510	0,140	0,182	0,140

P= Probabilidad; SD= Desviación estándar.

Tabla 3. Resultados de los modelos de predicción de presencia de especies de macrófitos en los lagos del PN afectados por obra hidráulica en base a variables ambientales.

presa que ocasionó una mortalidad masiva de la vegetación acuática. En proyectos anteriores se habían realizado mapas en los años 1993, 1999, 2000, 2006 por lo que disponemos de la serie de colonización y expansión de las comunidades de macrófitos (ver GACIA *et al.* 2009). Las especies que han crecido durante este período son exactamente las mismas que colonizaban el lago en condiciones pre-impacto, sin embargo el área que ocupan actualmente ha variado substancialmente. Se han detectado nuevos puntos de colonización de la comunidad mixta de *Sparganium angustifolium* con *Subularia aquatica* y ha aumentado el número de especies acompañantes con presencia de *Isoetes echinospora* a profundidades

superiores a 0,8 m., e individuos dispersos de *I. lacustris* entre 0,8 y 1,5 m. en 2008 (ver GACIA *et al.* 2009). A lo largo de estos 20 años el área ocupada por la comunidad ha seguido una progresión logística (sigmoideal) ocupando en la actualidad 3300 m². La población mono-específica de *I. lacustris* que se desarrolla en una zona donde se habían depositados grandes densidades de esporas antes de la inundación ha seguido creciendo y en la actualidad ocupa 160 m² (Fig. 3). Las tasas de expansión son mucho más lentas que las de la comunidad mixta y por término medio del orden de 8 m² por año. La comunidad del alga *Nitella sp.* no se ha cartografiado con detalle pues crece en forma de manchas aisladas muy variables en el espacio y en el tiempo. El área potencial que puede ocupar esta especie ha aumentado en más de un 500% respecto de las condiciones pre-impacto (Fig. 4). Cabe destacar que esta comunidad no desapareció durante la mortalidad masiva de macrófitos sino que desde el primer momento se expandió por debajo del límite de las angiospermas.

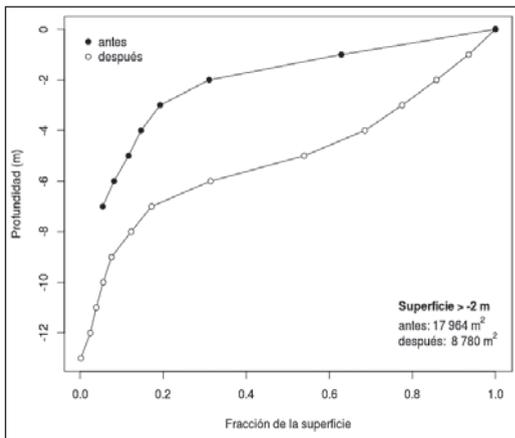


Figura 4. Cambios en la hipsografía del lago Baciver antes y después de la construcción de la presa.

Modelos de distribución de las especies y comunidades en el lago Baciver

La profundidad máxima, la pendiente del litoral y la orientación han sido buenos predictores de la distribución de las comunidades en el lago Baciver usando modelos de regresión logística para las condiciones pre-impacto (Tabla 4). Una vez validados, los modelos se han usado para proyec-

tar la distribución de las comunidades en el lago en las condiciones ambientales actuales y para simular el área que pueden llegar a ocupar cada una de ellas. En la actualidad, el área ocupada por la comunidad mixta con *S. angustifolium* es de

unos 4 m. alrededor del litoral (Fig. 3), lo que estaría muy cerca de lo que es el área potencial que predice el modelo (Fig. 5a) y que indicaría que la comunidad está cercana al equilibrio. De modo distinto la comunidad mono-específica de *I. lacustris* se prevé que pueda llegar a ocupar una superficie importante entre los 0.8 m. y 2.5 m. de profundidad, disminuyendo el área potencial en un 40% respecto del área ocupada antes del impacto (Fig. 5b; Tabla 5). En la actualidad solamente < 10% de esta superficie está ocupada por una población de nueva formación lo que indica una tasa muy lenta de recuperación, difícil de predecir, pero del orden de unos 60 años de seguir la progresión actual. La población residual situada por debajo de los 4 m. va en camino de desaparecer por estar fuera del nicho de la especie tal y como vamos apreciando lentamente durante nuestro seguimiento (Tabla 5). Finalmente destacar que es la comunidad del alga *Nitella sp* la que ha experimentado un mayor incremento del área potencial al poder crecer justo por debajo del límite de *I. lacustris* y hasta la máxima profundidad del sistema (Fig. 5c).

Species	Modelo Lineal	AUC ROC
<i>I. lacustris</i>	$z + z^2 + \text{pend}$	0.957
Comunidad mixta	$z + z^2 + \text{pend} + \text{distInlet} + \text{distChannel}$	0.931
<i>S. angustifolium</i>	$z + z^2 + \text{pend} + \text{distInlet} + \text{distChannel}$	0.896
<i>Nitella sp</i>	Nit -z	0.996

Tabla 4. Modelos de regresión logística para la vegetación acuática del lago Baciver. "Modelo lineal" da la fórmula de los predictores lineales de las regresiones. "z" es la profundidad, "distChannel" es la distancia al canal de entrada, y "distInlet" es la distancia al punto de entrada del río en el lago. "AUC ROC para los datos de validación" y da el área bajo la curva ROC (Receiver Operating Characteristic), una medida de la bondad de un clasificador.

años	Sang_mix	llac_res	llac	Nitella
1989	1491	13421		7909
1993	0	3838		
2000	490	2935		
2006	2838	2115	50	
2012	3309	1329	160	
Area Potencial	3476	0	5308	
% Ocupado	95,2	9,9	2,8	39932
% Final vs. Inicial	221,9		1,1	

Tabla 5. Evolución temporal del área ocupada por las distintas comunidades de macrófitos del lago Baciver. Sang_mix = Comunidad mixta con *Sparanium angustifolium*, llac = *Isoetes lacustris* monoespecífico, llac_res = población residual de *I. lacustris*, Nit = *Nitella*. En Otoño de 1991 se produce el impacto y en 1992 se detecta la mortalidad masiva de la vegetación.

Tolerancia a las fluctuaciones de nivel: ensayos con trasplantes de adultos

La eficiencia fotosintética de adultos de *Isoetes lacustris* después de trasplantes no mostró señales de estrés ni a las pocas horas del trasplante, ni a los 20 días, ni al año (Tabla 6). Los individuos trasplantados por encima de la zona control (de -2 a -0.5 m.), simulando un incremento del nivel del agua (1.5 m.), mostraron una muy buena tasa de supervivencia de los controles al trasplante y una rápida (escala de semanas) adaptación fisio-

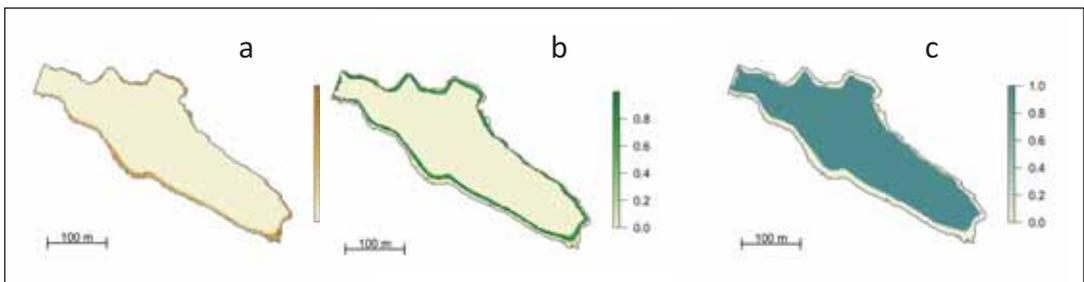


Figura 5. Mapas de predicción de trama para las comunidades de *S. angustifolium* y la comunidad mixta (a), *I. lacustris* (b) y *Nitella* (c).

Profundidad	Tratamiento		Eficiencia fotosintética (Fv/Fm)			Chlab			Microsporine_like aa		
			3 días	20 días	1 año	3 días	20 días	1 año	3 días	20 días	1 año
0.5 m	C	promedio	0,681	0,689	0,624	3,213	3,165	3,360	0,859	0,753	0,865
	C	SD	0,027	0,018	0,037	0,176	0,013	0,048	0,106	0,065	0,013
0.5 m	T	promedio	0,496	0,519	0,521	3,152	3,147	3,286	0,808	0,717	1,109
	T	SD	0,028	0,106	0,052	0,056	0,020	0,026	0,110	0,064	0,110
2 m	C	promedio	0,659	0,662	0,612	3,120	3,196	3,215	0,781	0,660	0,836
	C	SD	0,025	0,039	0,040	0,053	0,062	0,018	0,074	0,121	0,181
2 m	T	promedio	0,639	0,541	0,487	3,241	3,125	3,188	0,701	0,720	0,647
	T	SD	0,013	0,078	0,097	0,076	0,079	0,056	0,138	0,100	0,059
5 m	C	promedio	0,683	0,703	0,595	3,613	3,446	3,508	0,190	0,200	0,215
	C	SD	0,056	0,044	0,068	0,133	0,129	0,083	0,009	0,059	0,020
5 m	T	promedio	0,636	0,594	0,622	3,243	3,146	3,563	0,741	0,818	0,269
	T	SD	0,045	0,120	0,083	0,044	0,063	0,110	0,117	0,073	0,020

Tabla 6. Eficiencia fotosintética (Fm/Fv), Relación clorofila a/b y pigmentos de absorción de la luz ultravioleta (Micosporine like_aa) en *Isoetes lacustris* trasplantados en el lago Redó.

lógica al incremento de la radiación en hojas de *I. lacustris* (Tabla 6) como se deriva de la ausencia de cambios en las tasas fotosintéticas (Fm/Fv) y de un incremento en la concentración de aminoácidos protectores de la radiación ultravioleta (UV, Tabla 6). La adaptación a un incremento de profundidad tampoco conllevó mayor estrés en los individuos ni cambios en la eficiencia fotosintética sino un incremento de la superficie foliar en las hojas de nuevo crecimiento (Tabla 6), igualando la superficie de los individuos control de profundidad. A partir de los 4 m de profundidad se pierde la protección a la radiación UV (Tabla 6) lo que coincide con la absorción de estas longitudes de onda en columna.

DISCUSIÓN

Los lagos de alta montaña ofrecen unas condiciones ambientales que a menudo son demasiado duras para la supervivencia de los macrófitos. En nuestros modelos, los lagos situados a menor altitud, en cuencas vegetadas y con concentraciones bajas de NO₃ y muy bajas de SO₄ son los que presentan mayor probabilidad de albergar vegetación, siempre y cuando las condiciones morfométricas del sistema lo permitan. La altitud es un factor importante que explica la presencia y diversidad de organismos en lagos y representa diferentes variables ambientales (temperatura, irradiancia, radiación ultravioleta entre otros). Estudios regionales de

lagos alpinos indican que es la duración de la cubierta de hielo (parámetro no incluido en los modelos) el factor que mejor explica la presencia y sucesión de algunas especies (CATALÁN *et al.* 2009) puesto que la cubierta de hielo condiciona fuertemente la entrada de energía (luz y temperatura) y nutrientes (mezcla y estratificación) en el sistema. Son estos factores los que controlan también el ciclo de crecimiento y la reproducción de las plantas acuáticas (BARKO *et al.* 1981; GACIA & BALLESTEROS 1994). La probabilidad de presencia de macrófitos aumenta en sentido creciente desde cuencas dominadas por prados herbáceos hasta cuencas recubiertas por comunidades forestales, en consonancia con una mayor riqueza de especies vegetales en condiciones menos extremas por debajo del límite del bosque de *P. uncinata* (NINOT *et al.* 2007). La relación inversa entre la concentración de nitratos en el lago y la presencia de macrófitos es el resultado de la captación por parte de la vegetación de la cuenca del N proveniente de la precipitación. La conductividad es el parámetro al que responden un mayor número de especies (Tabla 1). Los modelos logísticos permiten establecer un rango óptimo de condiciones cuando la respuesta es unimodal por lo que se ha podido establecer el gradiente de nichos ecológicos para las distintas especies en relación a esta variable. Siendo la flora de los lagos del Pirineo de carácter Circumboreal y Centro-Europeo, los macrófitos del Pirineo presentan los óptimos ambientales a valores de

conductividad particularmente bajos, seguidos por los valores en Gales (SEDDON 1972), Finlandia (TOIVONEN *et al.* 1995) e Irlanda del Norte donde se encuentran en el rango alto del gradiente de conductividad considerado (HEEGAARD *et al.* 2001). Estas diferencias reflejan los valores de la química del agua en los distintos distritos y son indicativos de mecanismos de segregación de nicho en las distintas regiones geográficas (PIP 1984).

La probabilidad de recuperación de la flora de los lagos afectados por explotaciones dentro del PN es de alta a muy alta a partir del momento en que las fluctuaciones del nivel del agua se sitúen dentro de los límites que permiten la recolonización del litoral (ver GACIA *et al.* 2009). Los modelos predicen una flora bastante parecida en la mayoría de los lagos afectados del PN. Sin embargo, la incertidumbre de las predicciones no es la misma para todas las especies, siendo baja para *Ranunculus sp.*, *Myriophyllum alterniflorum* y *Potamogeton alpinus* pero alta para los isoétidos (PULIDO *et al.* 2015). A esta probabilidad marcada por la físico-química y morfología del lago cabe añadir el potencial de dispersión y colonización de los distintos taxones. En este caso se ha observado que la crucífera *S. aquatica* es de las primeras especies en aparecer (ver lagos Lladres, Sant Maurici y E. de Baciver) junto con *S. angustifolium* en el lago Baciver o *M. alterniflorum* en E. de Lladres. El crecimiento de los isoétidos y en particular de la especie perenne *I. lacustris* es mucho más lento, sobre todo por lo que respecta a las tasas de expansión de la población. *I. lacustris* es un helecho acuático con reproducción sexual por esporas, en el que las macrósporas fecundadas crecen anexas al cormo de los individuos reproductores. La capacidad de transformar el entorno y unos requerimientos sobre las condiciones del sedimento restrictivos, explican las tasas de expansión tan lentas de esta especie.

En el caso del lago Baciver, desconocemos los mecanismos concretos por los que las mismas especies que ocupaban el lago en condiciones prístinas han colonizado el espacio de nueva inundación en los últimos 20 años. Sin embargo, todas ellas son abundantes en lagos aguas arriba

y también podrían haber sido dispersadas por los rebaños, aunque es más que probable que los propágulos provengan del mismo lago y sean transportados a profundidades menores por la acción de los salmónidos o bien por las propias fluctuaciones de nivel del agua en invierno.

La profundidad, que está relacionada con la luz disponible, y en segundo lugar la pendiente del litoral fueron las variables con mayor peso en los modelos de distribución de las especies y comunidades en el lago de acuerdo con los modelos descrito para lagos de Canadá (DUARTE & KALFF 1986; 1987). La población residual de *Isostes lacustris* a 5 m que sobrevivió a la construcción de la presa e inundación, continua una lenta regresión y se observa falta de reclutamiento, ello indica que los individuos tiene una edad superior a los 25 años de edad.

El cambio en la hipsografía del lago que representó la construcción de la presa e inundación de la cuenca ha resultado no solamente en un incremento de $+ 5 \pm 0.5$ m el nivel del lago sino también en cambios significativos del espacio potencial que pueden ocupar las distintas comunidades. Estos cambios favorecen el espacio a ocupar por la especie oportunista de crecimiento rápido *Nitella sp.* en detrimento de las angiospermas y en particular de la especie *I. lacustris* considerada ingeniera del ecosistema por contribuir a mantener las condiciones de ultra-oligotrofia a través de potenciar la desnitrificación (VILACOSTA *et al.* 2015) e inmovilización de fósforo en sedimentos. Los cambios en la distribución de las comunidades también resultarían en una disminución de la producción primaria bentónica promedio del sistema a juzgar por las tasas de las distintas comunidades (GACIA 1993).

Un cambio del nivel del agua de -0.5 a -5 m, dentro de los límites de distribución de la especie no amenaza a las poblaciones de *I. lacustris* siempre y cuando el nivel del lago se mantenga estable y no haya fluctuaciones bruscas y frecuentes que no se han testado. El aparato fotosintético y la plasticidad de las hojas de *I. lacustris* presentan buenas capacidades de adaptación al medio.

CONCLUSIONES

Los modelos de nicho desarrollados durante el curso de AQUAREST permiten conocer mejor los requerimientos de hábitat de las distintas especies de macrófitos de los lagos del PNASM así como predecir la probabilidad de ocurrencia de las distintas especies en sistemas afectados a partir de unas pocas variables físico-químicas y morfométricas. Este conocimiento es de aplicación directa para la gestión y protección de especies y ecosistemas como es el caso de las poblaciones de la brasicacea *Subularia aquatica* en regresión en el Centro de Europa, y cuyas poblaciones reducto encontramos en el límite meridional de distribución de la especie en el Pirineo. El proyecto AQUAREST ha asistido al PNASM en el estudio

de impacto de las obras de desmantelamiento de las estructuras de Endesa en el azud de Font Grossa.

AGRADECIMIENTOS

Son muchas las personas que nos han ayudado en las largas jornadas de trabajo de campo durante el curso del proyecto. Queremos hacer una mención especial a Rosa Arcadia y a los guardas del PNASM. Este proyecto ha sido financiado por el Organismo Autónomo Parques Nacionales a través del proyecto AQUAREST (OAPN 212/2010). El Instituto Cartográfico de Catalunya nos ha proporcionado datos de GIS del Pirineo.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BALLESTEROS, E., GACIA, E. & CAMARERO, LL. 1989. Composition, distribution and biomass of benthic macrophyte communities from lake Baciver, a Spanish alpine lake in the Central Pyrenes. *Annals Limnol.* 25(2): 177-184
- BARKO JW, SMART RM, 1981. Comparative influences of light and temperature on the growth and metabolism of selected submersed freshwater macrophytes. *Ecol. Monogr.* 51: 219-235.
- CAMARERO, L.L. *et al.* 2009. "Regionalisation of chemical variability in European mountain lakes." *Fresh. Biol.* 54(12):2452-2469.
- CATALÁN, J., BALLESTEROS, E., GACIA, E., PALAU, A. & CAMARERO, LL. 1993. Chemical composition of disturbed and undisturbed high-mountain lakes in the Pyrenees: a reference for acidified sites. *Wat. Res.* 27(1): 133-141.
- CATALAN J, BARBIERI MG, BARTUMEUS F, BITUŠÍK P, BOTEV I, BRANCELJ A, COGĂLNICEANU D, MANCA M, MARCHETTO A, OGNJANOVA-RUMENOVA N, PLA S, RIERADEVALL M, SORVARI S, ŠTEFKOVÁ E, STUHLÍK E, VENTURA M, 2009. Ecological thresholds in European alpine lakes. *Fresh. Biol.* 54:2494-2517.
- CHAPPUIS, E., BALLESTEROS, E., GACIA, E. 2011. Aquatic macrophytes and vegetation in the Mediterranean area of Catalonia: patterns across an altitudinal gradient. *Phytocoenol.* 41(1):35-44.
- CHAPPUIS, E.M., GACIA, E., BALLESTEROS, E. 2011. Changes in aquatic macrophyte flora over the last century in Catalan water bodies. *Aquat. Bot.* 95:268-277.
- CHAPPUIS, E.M., BALLESTEROS, E., GACIA, E. 2012. Distribution and richness of aquatic plants across Europe and Mediterranean countries: patterns, environmental driving factors and comparison with total plant richness. *Journal of Vegetation Science* 23(5): 985-997.
- CHAPPUIS, E.G., GACIA, E., BALLESTEROS, E. 2014. Environmental Factors Explaining the Distribution and Diversity of Vascular Aquatic Macrophytes in a Highly Heterogeneous Mediterranean Region. *Aquat. Bot.* 113(0): 72-82.
- CLEWELL, A.; RIEGER, J.; MUNRO, J. 2005. Guidelines for Developing and Managing Ecological Restoration Projects, 2^o ed. www.ser.org and Tucson: Society for Ecological Restoration International.
- DUARTE CM, KALFF J, 1986. Littoral slope as a predictor of the maximum biomass of submerged macrophyte communities. *Limnol. Oceanogr.* 31:1072-1080.

- DUARTE CM, KALFF J, 1987. Latitudinal influences on depths of maximum colonization and maximum biomass of submerged angiosperms in lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44:1759-1764.
- GACIA, E. AND BALLESTEROS, E. 1993. Population and individual variability of *Isoetes lacustris* L. with depth in a Pyrenean Lake. *Aquat. Bot.* 46: 35-47
- GACIA, E., E. BALLESTEROS, LL. CAMARERO, O. DELGADO, A. PALAU, J. LL. RIERA AND J. CATALAN. 1994. Macrophytes from the Easter Pyrenean lakes: composition and ordination in relation to environmental factors. *Freshw. Biol.* 32: 73-81
- GACIA, E. AND E. BALLESTEROS. 1994. Production of *Isoetes lacustris* in a Pyrenean lake: seasonality and ecological factors involved in the growing period. *Aquat. Bot.* 48: 77-89
- GACIA, E. AND BALLESTEROS, E. 1996. The effect of increased water level on *Isoetes lacustris* L. in Lake Baciver, Spain. *Journ. Aquat. Pl. Manag* 34: 57-59
- GACIA E., E. M. CHAPPUIS, A. LUMBRERAS, J. L. RIERA AND E. BALLESTEROS. 2009. Functional diversity of macrophyte communities within and between Pyrenean Lakes. *Journal of Limnol.* 68(1): 25-36.
- HELLSTEN, S. 2001. Effects of lake water level regulation on aquatic macrophyte stands in northern Finland and options to predict these impacts under varying conditions. *Acta Bot. Fenn.* 171: 1-47.
- HELLSTEN, S. 2002. Aquatic macrophytes as indicators of water-level regulation in Northern Finland. *Verh. Intern. Verein. Limnol.*, 28: 601-606.
- Ninot, J.M., Carrillo, E., Font, X., Carreras, J., Ferré, A., Masalles, R.M., Soriano, I., & Vigo, J. 2007. Altitude zonation in the Pyrenees. A geobotanic interpretation. *Phytocoenol.* 37: 371-398.
- PIP E, 1988. Niche congruency of aquatic macrophytes in central North America with respect to 5 water chemistry parameters. *Hydrobiol.* 162:173-182.
- PULIDO, C., RIERA, J.L., BALLESTEROS, E., CHAPPUIS, E., GACIA, E. 2015. Predicting aquatic macrophyte occurrence in soft-water oligotrophic lakes (Pyrenees mountain range). *J. Limnol.* 74(1): 143-154. DOI: 10.4081/jlimnol.2015.965
- QUENNERSTEDT, N., 1958. Effect of water level fluctuation on lake vegetation. *Verh. Intern. Verein. Limnol.*, 13: 901-906.
- RØRSLETT, B. 1984. Environmental factors and aquatic macrophytes response in regulated lakes – a statistical approach. *Aquat. Bot.* 19: 199-220.
- SEDDON B, 1972. Aquatic macrophytes as limnological indicators. *Fresh. Biol.* 2:107-130
- TOIVONEN H, HUTTUNEN P, 1995. Aquatic macrophytes and ecological gradients in 57 small lakes in southern Finland. *Aquat. Bot.* 51:197-221.
- VILA-COSTA, M., PULIDO, C., CHAPPUIS, E.M., CALVIÑO, A., CASAMAYOR, E., GACIA, E. 2015. Macrophyte landscape modulates lake ecosystem-level nitrogen losses through tightly coupled plant-microbe interactions. *Limnol. Oceanogr.* DOI 10. 1002/lno.10209.
- WILCOX, D. A. & MEEKER, J. E., 1991. Disturbance effects on aquatic vegetation in regulated and unregulated lakes in northern Minnesota. *Can. J. Bot.*, 69: 1542-1551.