

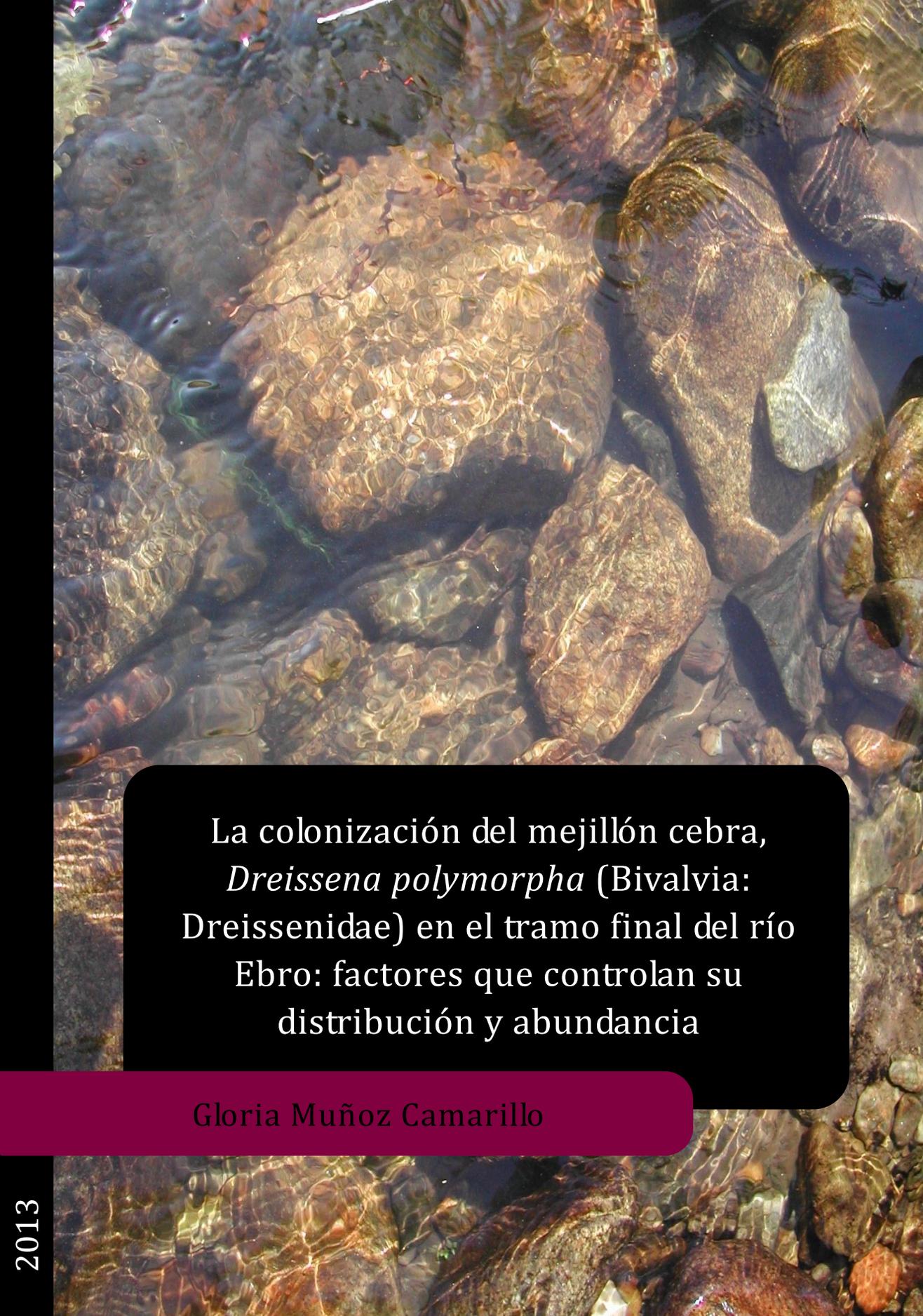
La colonización del mejillón cebra, *Dreissena polymorpha* (Bivalvia: Dreissenidae) en el tramo final del río Ebro: factores que controlan su distribución y abundancia

Gloria Muñoz Camarillo

ADVERTIMENT. La consulta d'aquesta tesi queda condicionada a l'acceptació de les següents condicions d'ús: La difusió d'aquesta tesi per mitjà del servei TDX (www.tdx.cat) i a través del Dipòsit Digital de la UB (diposit.ub.edu) ha estat autoritzada pels titulars dels drets de propietat intel·lectual únicament per a usos privats emmarcats en activitats d'investigació i docència. No s'autoritza la seva reproducció amb finalitats de lucre ni la seva difusió i posada a disposició des d'un lloc aliè al servei TDX ni al Dipòsit Digital de la UB. No s'autoritza la presentació del seu contingut en una finestra o marc aliè a TDX o al Dipòsit Digital de la UB (framing). Aquesta reserva de drets afecta tant al resum de presentació de la tesi com als seus continguts. En la utilització o cita de parts de la tesi és obligat indicar el nom de la persona autora.

ADVERTENCIA. La consulta de esta tesis queda condicionada a la aceptación de las siguientes condiciones de uso: La difusión de esta tesis por medio del servicio TDR (www.tdx.cat) y a través del Repositorio Digital de la UB (diposit.ub.edu) ha sido autorizada por los titulares de los derechos de propiedad intelectual únicamente para usos privados enmarcados en actividades de investigación y docencia. No se autoriza su reproducción con finalidades de lucro ni su difusión y puesta a disposición desde un sitio ajeno al servicio TDR o al Repositorio Digital de la UB. No se autoriza la presentación de su contenido en una ventana o marco ajeno a TDR o al Repositorio Digital de la UB (framing). Esta reserva de derechos afecta tanto al resumen de presentación de la tesis como a sus contenidos. En la utilización o cita de partes de la tesis es obligado indicar el nombre de la persona autora.

WARNING. On having consulted this thesis you're accepting the following use conditions: Spreading this thesis by the TDX (www.tdx.cat) service and by the UB Digital Repository (diposit.ub.edu) has been authorized by the titular of the intellectual property rights only for private uses placed in investigation and teaching activities. Reproduction with lucrative aims is not authorized nor its spreading and availability from a site foreign to the TDX service or to the UB Digital Repository. Introducing its content in a window or frame foreign to the TDX service or to the UB Digital Repository is not authorized (framing). Those rights affect to the presentation summary of the thesis as well as to its contents. In the using or citation of parts of the thesis it's obliged to indicate the name of the author.



La colonización del mejillón cebra,
Dreissena polymorpha (Bivalvia:
Dreissenidae) en el tramo final del río
Ebro: factores que controlan su
distribución y abundancia

Gloria Muñoz Camarillo

TESIS DOCTORAL

Departamento de Ecología



Programa de doctorado: Ecología Fundamental y Aplicada

Bienio 2008-2010

La colonización del mejillón cebra, *Dreissena polymorpha* (Bivalvia: Dreissenidae) en el tramo final del río Ebro: factores que controlan su distribución y abundancia

Memoria presentada por

Gloria Muñoz Camarillo

Para optar al grado de

Doctora por la Universitat de Barcelona

Barcelona, Enero de 2013

Visto bueno de los directores

Dr. Carles Ibáñez i Martí
Coordinador del Programa de
Ecosistemas Acuáticos
Irta

Dr. Nuno Caiola
Investigador del Programa de
Ecosistemas Acuáticos
Irta

Visto bueno del tutor de tesis

Dr. Narcís Prat i Fornells
Catedrático del Departamento de Ecología
Universitat de Barcelona

*“Nuestras vidas son los ríos
que van a dar a la mar...”*

Jorge Manrique,

Coplas a la muerte de su padre

AGRADECIMIENTOS

Muchas personas han estado a mi lado a lo largo de mi vida y muchas de ellas forman parte de esta tesis, unas a través de su propio trabajo y otras del apoyo que me han dado. Es difícil no olvidarse de alguien pero de los más importantes es imposible.

En primer lugar quiero agradecer a mis directores de tesis, Nuno Caiola y Carles Ibañez, que me brindaron la oportunidad de realizar esta tesis. Además, me permitieron trabajar en algo que realmente me gustaba desde hacía mucho tiempo y aprender otras muchas cosas.

Quiero también agradecer a Narcís Prat el haber llevado la tutoría de esta tesis desde la UB y el interés demostrado en ella.

Me gustaría agradecer de forma especial, su apoyo humano y logístico en las campañas de muestreo a Albert Maceda, al Departamento de Medio Ambiente del Gobierno de Aragón, en especial a Carlos Llana, y a todos los Agentes para la Protección de la Naturaleza de Aragón que participaron en los muestreos: Pedro J. Martínez, Alfredo Legaz, José A. Bardaji, Rafael Casado, Jorge Abanto, Dan R. Balaguer, Alberto Blasco, Raúl Gracia, Fernando Lucía, Fernando Sánchez, Oscar Lacosta, Jesús Urbón, Nacho Ruiz, Ramón Regal, Mariano Tarragó, Jerónimo Navarro, Ignacio Marín, Jose María y Francisco Sebastián.

A mis padres Montse y Miguel Ángel tengo que agradecerles todos los esfuerzos que durante años han hecho, que no han sido pocos ni pequeños, para que yo pudiera hacer todo lo que he hecho a lo largo de mi vida. El

apoyo que siempre me han dado, cada uno de forma distinta pero complementaria, ha sido fundamental para que yo pudiera seguir mi camino.

Clara, gracias por ser una hermana tan increíble, por tu cariño y alegría. Eres y siempre serás una de mis personas favoritas. Sigue siendo tan genial.

Gracias a mis abuelos Florencia, Charo, Félix y José Luis porque durante toda mi vida habéis estado ahí. Los cuatro me habéis dado muchas cosas y estoy muy agradecida por haber disfrutado de tantas cosas con cada uno, tantas que podría escribir otra tesis como esta. Vosotros sois en gran parte los responsables de que yo haya llegado hasta aquí.

A mis tíos y primos que siempre han sido y serán parte importante de mi vida.

A Fon, que me hizo ser más fuerte y confiar mucho más en mi. Además de sacarme en más de una ocasión de atascos monumentales. No sé que habría hecho sin ti. Gracias por estar a mi lado.

A mis madrileñ@s Marta, Anita, Ire, Patri y Dani y a mis mañicas Carmen, Marta y Sonia. Siempre me habéis apoyado en todo y cada vez que nos vemos nada ha cambiado entre nosotros a pesar de las distancias y el tiempo. Gracias por estar ahí y gracias por venir a verme al c*** del mundo, ha significado mucho para mí, no os imagináis cuanto.

Silvia, sin ti mi estancia en la Rápita no hubiese sido lo mismo, hubiese sido sin duda muchísimo peor. Nacho, no puedo superar las dedicatorias de tu tesis pero.... es lo que hay. A los dos gracias por tantos momentos tan buenos.

Yasmina, sin ti seguro que no estaba escribiendo esto ahora mismo. Gracias por eso, por ayudarme, por la charla y la compañía.

Turro, Carmen Reverte, Rosa Valmaña, Antonio y Guillem sois lo mejorcito del Delta. He disfrutado mucho de vuestra compañía y aunque estemos lejos espero poder seguir haciéndolo.

Gracias por vuestra ayuda y compañía a todos los compañeros y amigos que han pasado en estos años por el Programa de Ecosistemas Acuáticos del Irta Andrea, Laia, Xavi, Rosa Andreu, Nuria, Sofía, Esther, Lluís, Berta, Aitor, Peter, Juan, Pat, Carles Alcaraz, Jon, Rosa Trobajo, Albert Rovira, Albert Bertolero, Mireia, Anna, Pep, Maria y Helena.

Al resto de compañeros del IRTA de Sant Carles de la Rápita, he pasado muy buenos ratos con muchos de vosotros pero no voy a poner nombres que luego me dejo alguno y no quiero que nadie piense que me olvido. En especial quiero agradecer su trabajo a la gente de mantenimiento y administración sin los que no seriamos capaces de funcionar. Espero que nuestros caminos vuelvan a cruzarse.

A los compañeros y profesores de Biología de la Universidad Complutense de Madrid y a los del equipo de Rugby de Geológicas. Inolvidables las fiestas, partidos, terceros tiempos, partidas de mus, cafés bomba de la cafetería, las horas perdidas en las mesas de los pasillos y las horas perdidas en el suelo cuando quitaron las mesas. Muchas gracias a todos por tantos buenos momentos.

A los compañeros y profesores del máster de las Universidades de Barcelona y Gerona, en especial a Susana, Marta, Anna, Mireia, Miquel, Xavi y Didac. Gracias por hacer más amenos los días de interminables horas de tren e interminables horas esperando que empezara alguna clase. Me encantó

conoceros, lo pasé muy bien con vosotros. A algunos os tengo que dar las gracias también por acogerme en vuestras casas y tratarme genial.

Quiero acordarme, también, de todas las personas que en algún momento se han cruzado en mi camino ya sea para bien o para mal porque todos han influido de algún modo en la persona que soy y el momento y lugar en el que me encuentro ahora.

Un abrazo enorme a todos.

Torija, Septiembre de 2012

La presente tesis se enmarca dentro del proyecto “Desarrollo de Modelos y Técnicas para la Prevención y Control del Mejillón Cebra” (072/SGTB/2007/1.1) financiado por el Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino en el cual también participan la Confederación Hidrográfica del Ebro y la Agencia Catalana del Agua.

ÍNDICE

	Pág.
Resumen/Summary	13
1. Introducción	17
1.1. La problemática de las especies invasoras.....	17
1.2. El proceso de invasión	18
1.3. Características de las especies invasoras	21
1.4. Ejemplos de invasiones biológicas	22
1.5. El caso del mejillón cebra.....	23
1.5.1. Descripción y ecología	24
1.5.2. Reproducción y ciclo vital	27
1.5.3. Distribución y dispersión.....	30
1.5.4. El mejillón cebra en la Península Ibérica	33
1.5.5. Mecanismos de dispersión.....	35
1.5.6. Impactos ecológicos y socioeconómicos	36
1.6. El río Ebro.....	42
1.6.1. Usos del suelo y del agua en la cuenca del Ebro	45
1.6.2. La gestión de la cuenca del Ebro	47
1.6.3. Impactos antrópicos que afectan a la cuenca.....	48
2. Objetivos	53
3. Materiales y métodos	57
3.1. El bajo Ebro: Caracterización del área de estudio	57
3.1.1. Los embalses.....	57
3.1.2. El tramo fluvial	63
3.1.3. Las comunidades biológicas	64

3.2.	El mejillón cebra en los embalses del bajo Ebro.....	68
3.2.1.	Trabajo de campo y procesamiento de muestras.....	68
3.2.2.	Análisis estadístico de los datos.....	73
3.3.	El mejillón cebra en el tramo fluvial del Bajo Ebro.....	77
3.3.1.	Trabajo de campo y procesamiento de muestras.....	77
3.3.2.	Análisis estadístico de los datos.....	80
3.4.	Tasa de filtración de mejillón cebra adulto.....	82
3.4.1.	Desarrollo del experimento.....	82
3.4.2.	Análisis estadístico de los datos.....	86
3.5.	Modelización de la dinámica poblacional anual del mejillón cebra en el Bajo Ebro.....	87
3.5.1.	Bases para el desarrollo del modelo conceptual.....	87
3.5.2.	Determinación del número de cohortes de la población.....	89
3.5.3.	Desarrollo del modelo.....	90
3.5.4.	Calibración y validación del modelo.....	93
4.	Resultados.....	95
4.1.	Efecto de los factores abióticos sobre las poblaciones de mejillón cebra en los embalses del bajo Ebro.....	95
4.1.1.	Estadios larvarios planctónicos.....	95
4.1.2.	Estadios larvarios sésiles.....	102

4.2.	Influencia de los factores abióticos en las poblaciones de mejillón cebra en el tramo fluvial del bajo Ebro	107
4.2.1.	Los factores ambientales y la densidad de la especie	107
4.2.2.	Factores que determinan la presencia de la especie	112
4.2.3.	Factores que determinan la abundancia de la especie	115
4.3.	Tasa de filtración y dinámica poblacional del mejillón cebra en el bajo Ebro	121
4.3.1.	Tasa de filtración de mejillón cebra en el tramo bajo del Ebro	121
4.3.2.	Análisis de cohortes de poblaciones de mejillón cebra en el tramo bajo del Ebro.....	123
4.3.3.	Modelo de dinámica poblacional.....	125
5.	Discusión	129
5.1.	Efecto de los factores abióticos sobre las poblaciones de mejillón cebra en los embalses del bajo Ebro.....	129
5.1.1.	Estadios larvarios planctónicos	129
5.1.2.	Estadios larvarios sésiles	134
5.1.3.	Monitorización de las poblaciones	135
5.2.	Influencia de los factores abióticos en las poblaciones de mejillón cebra en el tramo fluvial del bajo Ebro.....	139
5.2.1.	Factores que determinan la presencia de la especie	141

5.2.2. Factores que determinan la abundancia de la especie	144
5.3. Tasa de filtración y dinámica poblacional del mejillón cebra en el bajo Ebro.....	147
5.3.1. Tasa de filtración de mejillón cebra en el tramo bajo del Ebro	148
5.3.2. Modelo de dinámica poblacional	150
6. Conclusiones	155
7. Bibliografía	159

RESUMEN

El mejillón cebra, *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), es conocido por ser una de las especies invasoras de agua dulce más dañinas, tanto desde el punto de vista ecológico como económico, a nivel mundial. Este exitoso bivalvo invasor es originario de la región Ponto-Cáspica y ha sido introducido en gran parte de Europa y Norte América. En el año 2001 fue descubierto en aguas de la Península Ibérica, concretamente en el bajo Ebro. Desde entonces las poblaciones de mejillón cebra se han extendido a gran parte de dicha cuenca e incluso a otras cuencas de la Península.

Los importantes impactos tanto ecológicos como económicos producidos por el mejillón cebra en las masas de agua que ha colonizado han fomentado el estudio de dicha especie. En el caso de la cuenca del Ebro los trabajos realizados aún son escasos. La presente tesis se centra en el estudio de las poblaciones de mejillón cebra del tramo bajo del Ebro, entre la cola del embalse de Mequinenza (Zaragoza) y el límite superior de la zona estuarina (Tarragona).

A lo largo del presente trabajo se obtuvo información sobre la estructura, los patrones de distribución y la dinámica de las poblaciones de mejillón cebra presentes en los embalses de Mequinenza, Ribarroja y Flix durante un año completo. Se estudiaron los estadios larvarios planctónicos y sésiles, y se analizó la relación de cada uno de los estadios poblacionales con las variables ambientales de los embalses.

La mayor parte de los estudios realizados sobre el mejillón cebra se centran en sistemas lénticos, como lagos o embalses. Sin embargo, las preferencias de hábitat de la especie en sistemas lóticos son poco conocidas. Por ello también se evaluó la relación existente entre las variables ambientales y las

poblacionales en el tramo fluvial del bajo Ebro desde la presa de Flix hasta el comienzo de la cuña salina.

Además, se calculó la tasa de filtración de la especie en este tramo del río por ser un parámetro de importancia tanto para la regulación de las poblaciones como por el efecto que pueden tener sobre la ecología de las masas de agua. Por último se realizó un modelo de dinámica poblacional capaz de simular la densidad de la especie a lo largo del tiempo. Dicho modelo se desarrolló con datos bibliográficos y con datos generados durante los trabajos realizados en la presente tesis.

SUMMARY

The zebra mussel, *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), is known to be one of the worst freshwater invasive species worldwide. This successful invasive bivalve is native to the Ponto-Caspian region and has been introduced throughout Europe and North America. It was first discovered in the Iberian Peninsula in the lower Ebro River in 2001. Since its invasion the zebra mussel has spread throughout most of the Ebro river basin and other catchments of the Iberian Peninsula.

The high ecological and economical impacts caused by the zebra mussel have promoted the study of this specie. In the case of the Ebro river basin studies are still scarce. The present PhD thesis focuses on the study of zebra mussel populations established in the lower Ebro River, between the Mequinenza reservoir (Zaragoza) and the beginning of the estuarine area (Tarragona).

Throughout the present study information on the structure, distribution patterns and population dynamics of the zebra mussel present in the Mequinenza, Ribarroja and Flix reservoirs, was obtained for a full year. Planktonic and sessile larval stages were studied, and their relationship with reservoirs' environmental variables were analyzed.

Most studies on the zebra mussel are focused on lentic systems, such as reservoirs or lakes, where populations reach higher densities. However, the habitat preferences of this species in lotic systems are poorly known. Therefore, in this PhD thesis the relationship between environmental and water physicochemical parameters and the abundance and distribution of the zebra mussel in the lower Ebro River, from the Flix reservoir to the limit of the salt wedge was assessed.

Moreover, the filtration rate of the zebra mussel inhabiting this river stretch was calculated. This parameter was determined because of its importance in both the zebra mussel populations' auto regulation and the potential effects on colonized water bodies. Finally, a population dynamics model to simulate the zebra mussel abundance over time was developed. The construction of this model was performed with both bibliographic information and own data generated in the present PhD thesis.

1 INTRODUCCIÓN

1.1 LA PROBLEMÁTICA DE LAS ESPECIES INVASORAS

Desde sus primeras migraciones, el hombre ha trasladado consigo otras especies de forma voluntaria o involuntaria. Debido a la globalización del transporte y el comercio, así como a la agricultura, la acuicultura y el turismo, las barreras naturales (océanos, ríos, montañas o desiertos) que han permitido la coevolución de las especies y el desarrollo de los ecosistemas, se han roto incrementándose el intercambio de especies entre territorios no conectados de forma natural (Ehrlich, 1989; Dukes & Mooney, 1999; Kolar & Lodge, 2000; Nehring & Klingenstein, 2005). Las especies que son transportadas de forma directa o indirecta fuera de su área de distribución potencial, determinada por sus mecanismos naturales de dispersión y las barreras biogeográficas, se conocen como especies introducidas (Falk-Petersen et al., 2006; Richardson & Pysek, 2006). El fenómeno de la introducción de especies conlleva una homogenización de la biota en diferentes zonas del planeta (Gutiérrez, 2006; Rahel, 2002) siendo ya la segunda causa de pérdida de diversidad a nivel mundial, sólo por detrás de la destrucción y fragmentación de hábitats (Walker & Steffen, 1997; CBD, 2000). Muchas de estas especies desaparecen, en un corto periodo de tiempo, del ambiente en el que fueron introducidas o prosperan solo como cultivo. Otras, altamente adaptables, son capaces de establecerse en el nuevo área colonizado y expandirse ampliando su área de distribución, son las especies invasoras (Falk-Petersen et al., 2006).

Muchas especies introducidas resultan benignas en términos socioeconómicos, sin embargo, otras pueden tener efectos negativos y las

consecuencias de su introducción ser devastadoras (Claudi & Mackie, 1994). El impacto negativo de las especies invasoras sobre diversos aspectos de los ecosistemas y particularmente sobre las comunidades, poblaciones y especies autóctonas está ampliamente reconocido desde hace décadas. Actualmente este fenómeno es considerado como uno de los principales componentes del cambio global (Vitousek et al., 1997; Dukes & Mooney, 1999; Garcia-Berthou et al., 2005). Los cambios en la composición atmosférica y en los usos del suelo son otros de los elementos del cambio global reconocidos. Éstos, a su vez, pueden afectar a la distribución de las especies y a la dinámica de los recursos en los ecosistemas y como consecuencia interactuar con las invasiones biológicas (Dukes & Mooney, 1999; Walker & Steffen, 1997).

1.2 EL PROCESO DE INVASIÓN

Cuando una especie atraviesa las barreras de dispersión de su área de distribución natural tiene que pasar por una serie de etapas secuenciales hasta establecerse en un nuevo territorio y convertirse en invasora (Fig. 1.1). En primer lugar la especie debe disponer de un medio de transporte que la lleve desde su área de distribución natural al área a colonizar. La mayoría de las especies probablemente no llegan al área nueva ya sea por un fallo en el medio de transporte o por que mueran durante el trayecto. Desde la intrusión de la especie ésta interactúa con el nuevo ecosistema y dentro de este con las especies autóctonas así como con otras especies introducidas anteriormente. Estas interacciones, son uno de los factores que determinaran la capacidad de la especie para establecerse en el nuevo territorio (Kolar & Lodge, 2000).

Cualquier ecosistema al que el hombre haya llegado cuenta en su acervo biológico con especies introducidas, algunos de ellos son más proclives a ser invadidos. Los procesos invasivos pueden verse favorecidos por las tendencias actuales en los cambios de los usos del suelo, la existencia de perturbaciones locales en los ecosistemas tales como incendios (Hughes et al., 1991; Walker & Steffen, 1997) o incluso por cambios globales como el incremento del CO₂ atmosférico y de la deposición de nitrógeno (Dukes & Mooney, 1999; Simberloff, 2000). Las islas (Loope & Mueller-Dombois, 1989) y los ecosistemas acuáticos continentales son especialmente vulnerables a este fenómeno (Elvira & Almodóvar, 2001).

Los ecosistemas acuáticos continentales mediterráneos son un claro ejemplo de sistemas que han sufrido alteraciones haciéndolos más susceptibles a la entrada de especies exóticas invasoras. El clima mediterráneo se caracteriza, entre otras cosas, por presentar una marcada estacionalidad y episodios de perturbación puntuales como las lluvias torrenciales (Gil Olcina, 1988; Gasith & Resh, 1999; Lionello et al., 2006). En el caso de los ríos, los patrones de perturbación naturales se han visto alterados por factores antrópicos como la regulación del caudal mediante la creación de presas, pasándose de sistemas con grandes fluctuaciones tanto estacionales (crecidas – sequía estival) como interanuales, a otros más estables en los cuales se ve favorecido el establecimiento de especies alóctonas (Gasith & Resh, 1999; Lionello et al., 2006; Pérez-Quintero, 2007; Hermoso et al., 2011; Clavero & Hermoso, 2011). No obstante, los procesos de invasión biológica pueden tener lugar en ecosistemas que no presentan signos evidentes de alteración (Gordon, 1998).

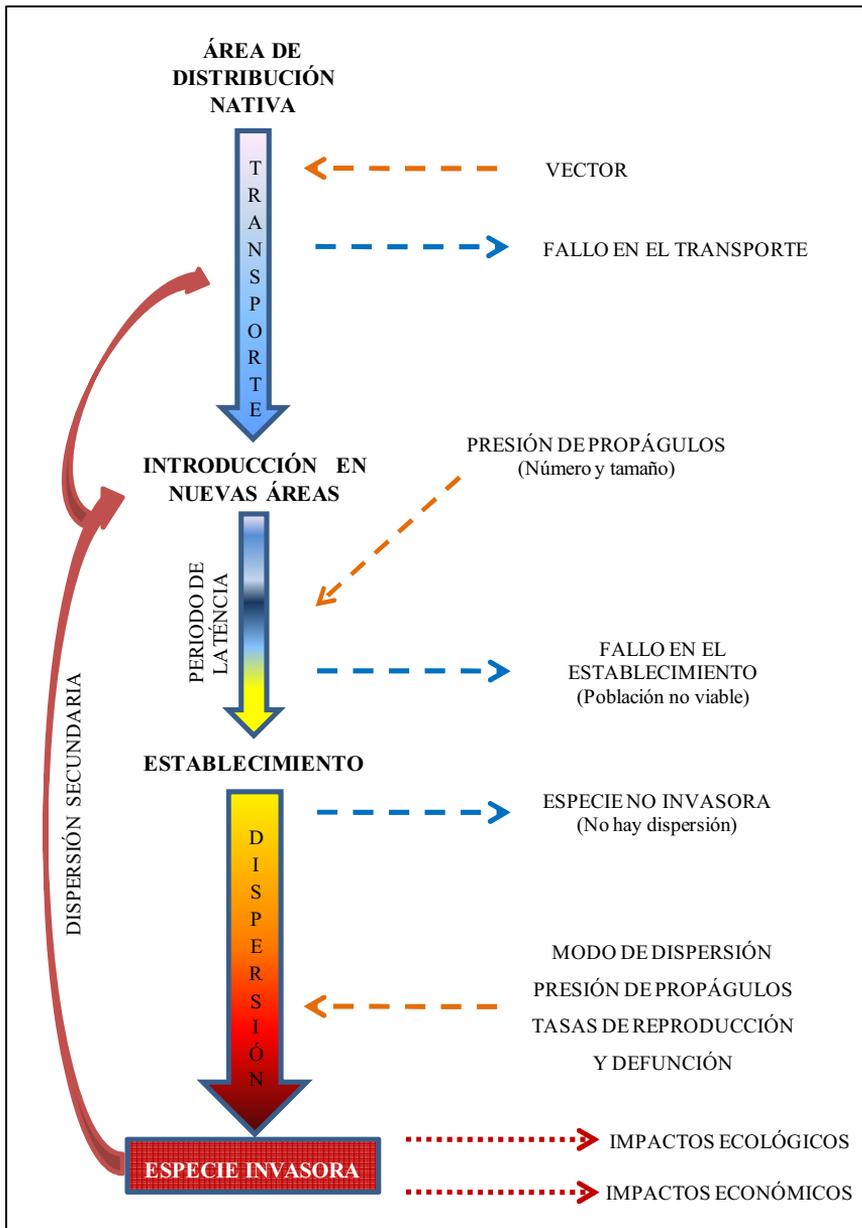


Figura 1.1: Generalización de las etapas sucesivas del proceso de invasión biológica (Kolar & Lodge, 2000; Sakai et al., 2001; Lockwood et al., 2005). Las flechas discontinuas azules representan fallos en el proceso de invasión, las naranjas factores que afectan a cada una de las etapas y las rojas impactos generados.

1.3 CARACTERÍSTICAS DE LAS ESPECIES INVASORAS

Hay numerosas descripciones de los atributos que tiene un invasor ideal pero cada especie tiene unas características específicas que le confieren la capacidad de invadir un nuevo ecosistema de forma efectiva. Aunque no se puede generalizar, se han observado ciertas características generales que se dan con gran frecuencia en estas especies. Su área de distribución natural suele ser amplia y suelen ser organismos abundantes dentro de ésta. Un gran número de especies invasoras están asociadas al hombre y tienen una dieta amplia. También se ha observado que en muchos casos son organismos gregarios. Muchos de ellos son estrategias de la r , es decir, tienden a producir un gran número de descendientes con una escasa inversión por cada uno de ellos. (Ehrlich, 1989; Castro-Díez et al., 2004). En ocasiones no encuentran ningún enemigo natural en el nuevo hábitat colonizado, lo cual hace que tengan más recursos disponibles para su crecimiento y reproducción de tal modo que son más competitivas que las especies nativas a las que son capaces de desplazar (Rincón et al., 2002; Allendorf & Lundquist, 2003; Caiola & Sostoa, 2005). Además, una alta variabilidad genética, así como flexibilidad y plasticidad fenotípica les confieren una mayor capacidad, que la de las especies nativas, para adaptarse a nuevos ambientes y a cambios o perturbaciones que puedan darse en estos. La facilidad para la hibridación también juega un papel importante en cuanto a que las especies introducidas se vuelvan invasoras. La hibridación con especies presentes en el territorio les permite aumentar su variabilidad genética y por tanto el establecimiento de poblaciones estables a partir de unos pocos individuos introducidos (Ehrlich, 1989; Allendorf & Lundquist, 2003; Castro-Díez et al., 2004).

1.4 EJEMPLOS DE INVASIONES BIOLÓGICAS

Se ha podido constatar la existencia de una gran variedad de organismos invasores pertenecientes a muy diversos grupos taxonómicos. A continuación se citan solo algunos ejemplos:

- Hongos productores de enfermedades como la grafiosis del olmo producida por *Ophiostoma ulmi* (Buisman, 1932) o *Aphanomyces astaci* Schikora, 1906 (Lowe et al., 2004) que produce la enfermedad de la afanomicosis la cual afecta a los cangrejos de río autóctonos de la Península Ibérica.
- Plantas como el ailanto (*Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle) o el helecho de agua (*Azolla filiculoides* Lam.) (Bañares et al., 2007).
- Un gran número de invertebrados como el poliqueto sésil mercierella (*Ficopomatus enigmaticus* Fauvel, 1923) (Boix Masafret, 2004), el mosquito tigre (*Aedes albopictus* Skuse, 1895) (Adrobau Ros, 2007), moluscos gasterópodos como el caracol manzana (*Pomacea insularum* (d'Orbigny, 1839)) (Burlakova et al., 2009), *Melanooides tuberculata* (Müller, 1774), *Potamopyrgus antipodarum* (Gray, 1843), *Physella acuta* (Draparnaud, 1805) y *Gyraulus chinensis* (Dunker, 1848) y moluscos bivalvos como el mejillón cebra (*Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771)), el falso mejillón de Conrad (*Mytilopsis leucophaeta* (Conrad, 1831)) y la almeja asiática (*Corbicula fluminea* (Müller, 1774)) (Pérez-Quintero, 2008).
- Peces como el Siluro (*Silurus glanis* (Linnaeus, 1758)), la carpa (*Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758), la pseudorasbora (*Pseudorasbora parva* (Temminck and Schlegel 1846)) o la gambusia (*Gambusia holbrooki*

(Agassiz, 1859)) (Caiola & Sostoa, 2002; Caiola & Sostoa, 2005; Ribeiro et al., 2007; Alcaraz, 2006; Caiola, 2006; Gozlan et al., 2010).

- Aves: La cotorra argentina (*Myiopsitta monachus* (Boddaert, 1783)) (Santos, 2005), la malvasía canela (*Oxyura jamaicensis* (J. F. Gmelin 1789)), el pico de coral común (*Estrilda astrild* (Linnaeus, 1758)) (Reino, 2005).
- Mamíferos como el visón americano (*Mustela vison* (Schreber, 1761)), que compite con el visón europeo (*Mustela lutreola* Linnaeus, 1761) (Roy, 2006), o el coipú (*Myocastor coypus* (Kerr, 1792)) (Casadevall Masó, 2004).
- Anfibios como la rana toro (*Lithobates catesbeianus* Shaw, 1802) (Akmentins & Cardozo, 2010) y reptiles como la serpiente arbórea café (*Boiga irregularis* (Merrem, 1802)) (Rodda & Savidge, 2007), el galápago de florida (*Trachemys scripta elegans*) o la tortuga china de caparazón blando (*Pelodiscus sinensis*) (Lever, 2003).

1.5 EL CASO DEL MEJILLÓN CEBRA

El mejillón cebra está considerado por la UICN como una de las 100 especies exóticas invasoras más dañinas del mundo (Lowe et al., 2004; Global Invasive Species Database, 2009). Debido a la magnitud de los impactos ecológicos y socioeconómicos que causa es una de las especies invasoras acuáticas más estudiadas (Karatayev et al., 1998).

Su clasificación es:

Clase BIVALVIA, Linnaeus, 1758

Subclase: EULAMELLIBRANCHIA, Pelseneer, 1889

Orden: VENEROIDA, H & A. Adams, 1856

Familia: DREISSENIDAE, Gray, 1840

Género *Dreissena*, van Beneden, 1835

Especie: *Dreissena polymorpha*, Pallas, 1771.

1.5.1 Descripción y ecología

El mejillón cebra presenta diferencias substanciales frente a otros bivalvos dulceacuícolas en diversos aspectos: forma de la concha, potencial reproductivo, ciclo vital, dinámica poblacional, distribución, mecanismos de dispersión, fisiología y potenciales efectos negativos socioeconómicos y sobre los ecosistemas.

Presenta una morfología externa característica. Su forma es triangular y suele alcanzar unos 3 cm de longitud. El nombre común (mejillón cebra) hace referencia al patrón con bandas alternas de color claro y oscuro que presentan sus valvas. El epíteto específico de su nombre científico, *polymorpha*, se refiere a la gran variedad de formas que pueden adoptar estos patrones, desde el albino al negro o marrón. Otras especies de Dreisenidos como *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897) o el falso mejillón de Conrad muestran también este tipo de patrones pero la forma de sus conchas tiene caracteres diferentes (Fig. 1.2) (Claudi & Mackie, 1994).

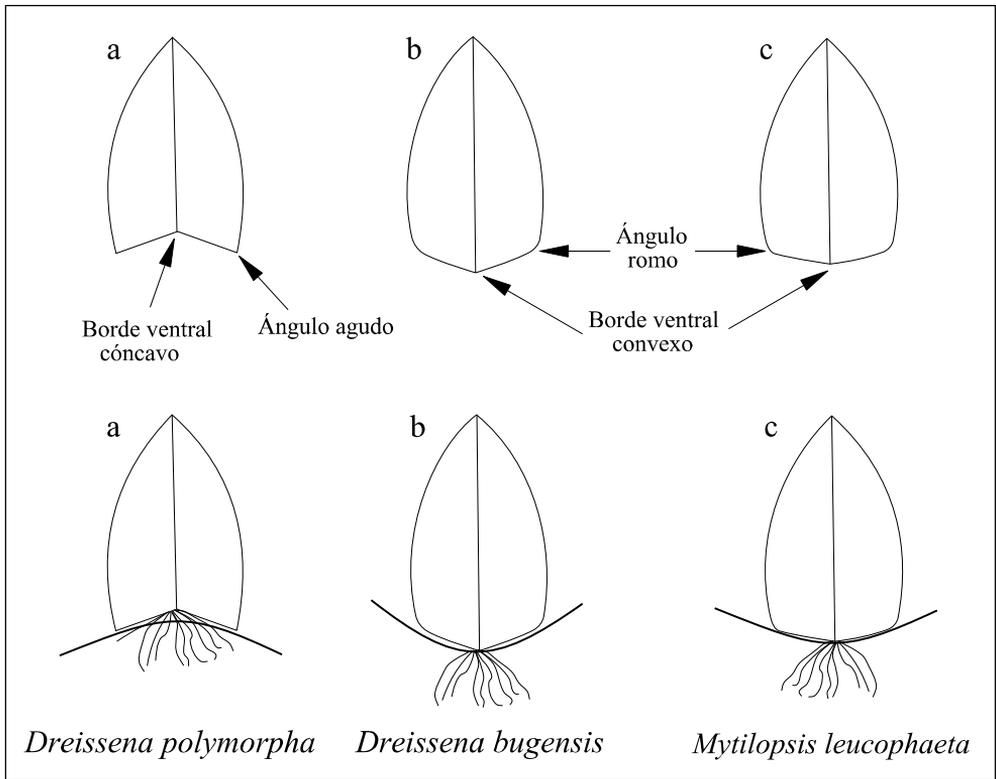


Figura 1.2: Vista lateral de (a) mejillón cebra, (b) mejillón quagga y (c) falso mejillón de Conrad; pertenecientes a la familia Dreisennidae (basado en Claudi & Mackie, 1994).

Se trata de una especie filtradora que se alimenta de fitoplancton (Reeders et al., 1989; Horgan & Mills, 1997), compite con otras especies autóctonas por el alimento (Baker & Levinton, 2003), pudiendo alterar el equilibrio ecológico de la red trófica. Presenta hábitos epifaunales pudiendo fijarse sobre una amplia variedad de sustratos duros sumergidos: superficie de rocas, macrófitos, paredes de canales, cascos y motores de embarcaciones y otros animales como cangrejos o moluscos ya sean de su propia especie o de otra. La disponibilidad de un sustrato adecuado es uno de los factores que más afectan a su distribución y abundancia (Ramcharan et al., 1992; Claudi & Mackie, 1994; MacIsaac, 1996; Orlova & Panov, 2004). El resto de bivalvos dulceacuícolas son infaunales, es decir, viven enterrados o en

la interfase agua-sedimento. Estos bivalvos son un sustrato ideal para el mejillón cebra (Claudi & Mackie, 1994).

La longevidad de este molusco varía según la masa de agua en que habita dependiendo en gran medida de la temperatura. Se han podido encontrar individuos de hasta 6 y 7 años de edad (Stanczykowska, 1997). La dinámica poblacional de la especie presenta ciclos de diferente amplitud. Se ha constatado la existencia de ciclos con máximos poblacionales aproximadamente cada 5 años en el Lago Zurich (Alemania), siendo el primero al transcurrir dicho periodo desde la invasión (Burla & Ribi 1998; Claudy & Mackie, 1994). En el caso del estuario del río Hudson (Estados Unidos) los ciclos poblacionales encontrados son de entre 2 y 4 años (Strayer & Malcom, 2006).

El mejillón cebra es capaz de vivir bajo la mayoría de las condiciones climatológicas que se dan en Europa y en Norte América. Se encuentra en una gran variedad de masas de agua tanto lénticas (lagos y embalses) como lólicas (ríos y canales) alcanzando densidades muy variables (Strayer, 1991; Karatayev et al., 1998). En muchas de las masas de agua en las que se ha introducido ha pasado a ser dominante frente a las especies dulceacuícolas nativas que lo eran anteriormente. (Burlakova et al., 2000; Haag, 1993).

La temperatura es un elemento clave para la especie. La temperatura mínima a la que sobreviven los adultos es 0°C (no resisten la congelación). Generalmente el crecimiento comienza alrededor de los 10–12°C y entre 12 y 15°C comienzan a reproducirse. El crecimiento de los individuos se ve inhibido en los meses más cálidos a temperaturas de 30–32°C (Stanczykowska, 1977; Baker et al., 1993; Karatayev et al., 1998). Es considerada especie de aguas dulces y salobres ya que puede habitar desde aguas dulces a aquellas con salinidades de 5 (Karatayev et al., 1998). Se ha

visto que existe interacción entre la salinidad y la temperatura de tal forma que la especie tolera mejor la salinidad a temperaturas más bajas (Baker et al., 1993; Kilgour et al., 1994). El pH mínimo de supervivencia se sitúa alrededor de 7.3 y el máximo de 9. Un pH 8.4-8.5 es el óptimo para el desarrollo de la especie (Ramcharan et al., 1992; Baker et al., 1993; McMahon, 1996).

El umbral crítico de saturación de oxígeno por debajo del cual la especie no puede sobrevivir es alrededor del 25%. Aún así, los individuos pueden sobrevivir varios días en condiciones de anoxia dependiendo de la temperatura del agua (Karatayev et al., 1998). El calcio es limitante por ser el componente mayoritario de las valvas de los moluscos. La concentración mínima observada a la que es capaz de sobrevivir la especie es 12 mg/l (Ramcharan et al., 1992; Baker et al., 1993; McMahon, 1996; Whittier et al., 2008).

1.5.2 Reproducción y ciclo vital

El mejillón cebra es una especie dioica con un *sex ratio* cercano al 1:1. La fertilización es externa y tiene lugar en el agua. El ciclo vital (Fig. 1.3) de *D. polymorpha* normalmente tarda 4 semanas en completarse (Stanczykowska, 1977). Una de las peculiaridades de dicho ciclo es que, al contrario que otros bivalvos dulceacuícolas, incluye fases larvarias y post-larvarias planctónicas. (Griffiths et al., 1991; Orlova& Panov, 2004).

El ciclo comienza con la fertilización externa de los gametos. Estudios realizados en Norte América indican que una hembra puede poner 1 millón de huevos en 2 años. Los gametos fertilizados o cigotos pasan por una fase

embrionaria en la cual el desarrollo se realiza gracias a los nutrientes almacenados en el propio cigoto. Entre 6 y 20 horas después el embrión se transforma en larva trocófora. A continuación se desarrolla el velum (órgano ciliado que permite el movimiento) pasando a ser una larva velígera. Cuando aparece la primera valva pasa a denominarse velígera en forma de D (*D-shaped* o *straight hinged*). Cuando aparece la segunda valva, aparecen las primeras ornamentaciones y se hace patente el umbo, se denomina larva umbonal o veliconcha. La veliconcha se desarrolla transformándose el velum en el aparato sifonal, aparece el pie y comienzan a desarrollarse otros sistemas de órganos. La aparición del pie comporta un cambio en el comportamiento de la larva lo cual la lleva a fijarse, pasando a denominarse larva pedivelígera. El pie también puede ser usado para nadar. Una vez la larva pedivelígera encuentra el lugar adecuado para fijarse pasa a llamarse larva plantígrada. Tras fijarse comienza una metamorfosis que dará lugar al individuo juvenil. Esta metamorfosis incluye entre otros cambios el desarrollo de la concha de adulto. Los juveniles crecerán hasta ser sexualmente maduros y convertirse, por tanto, en individuos adultos (Claudi & Mackie, 1994).

Los cambios estacionales en la temperatura del agua son críticos en la regulación de la maduración gonadal. Las temperaturas bajas del invierno favorecen la sincronización de la gametogénesis, lo cual hace más eficaz la reproducción. Cuando en primavera se alcanzan los 12 - 15°C aparecen los gametos en el agua iniciándose la reproducción (Burla & Ribí, 1998; Claudi & Mackie, 1994; Ram et al., 1996; Wright et al., 1996; Stanczykowska, 1977). A temperaturas de entre 15 – 17°C aumenta de forma muy significativa. Entre primavera y otoño del año siguiente a su nacimiento todos los adultos son capaces de reproducirse y en consecuencia de contribuir a la población de larvas velígeras. Habitualmente, se produce un primer periodo de reclutamiento (producción

de larvas) a finales de primavera (Abril-Mayo) con un máximo a mitad de verano (Julio-Agosto) y en otoño desaparecen (Septiembre-October) (Claudi & Mackie, 1994; Garton & Haag, 1993). Aparentemente, los adultos no consiguen volver a reproducirse hasta la primavera siguiente. Sin embargo, se ha visto que algunas de las larvas que nacen y se fijan en primavera crecen lo suficientemente rápido para alcanzar el tamaño reproductivo (8 – 10 mm) en otoño y contribuir así a un nuevo periodo de reclutamiento en dicha estación. En consecuencia, puede haber dos periodos reproductivos al año (Borcherding, 1991; Claudy & Mackie, 1994; Jantz & Neumann, 1998). Es importante recordar que la presencia de larvas velíferas en el plancton es muy variable, dependiendo en gran medida de la temperatura de cada masa de agua.

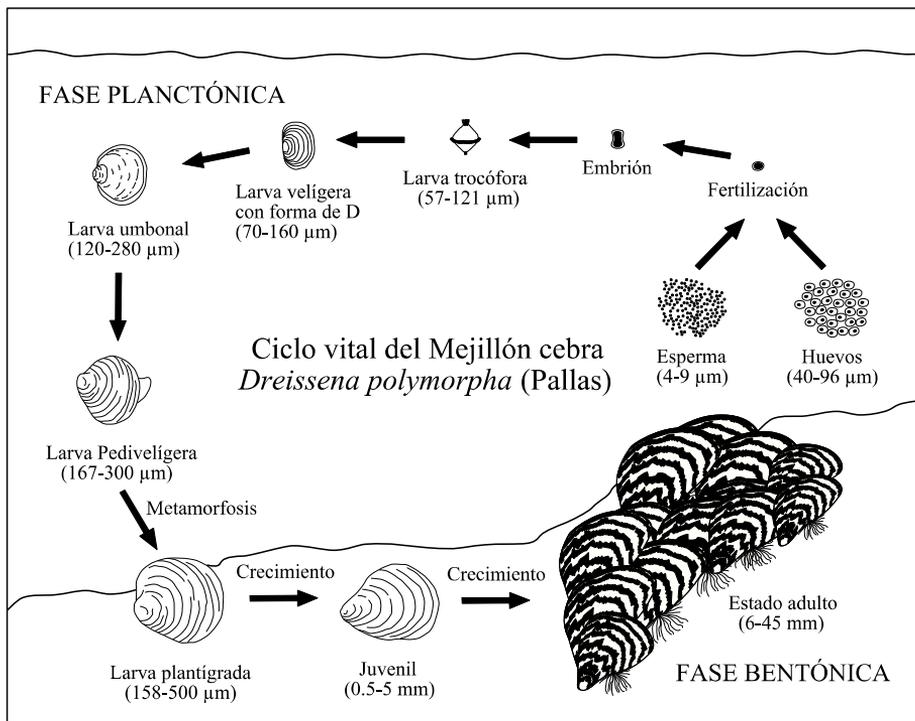


Figura 1.3: Ciclo vital del mejillón cebra (modificado de Claudy & Mackie, 1994; Ackerman et al., 1994; ZMIS, 2008).

1.5.3 Distribución y dispersión

La especie es originaria de la región Ponto – Cásptica. Los cambios hidrográficos que esta región experimentó a lo largo del terciario y cuaternario causaron la diferenciación de muchas formas locales, que hasta el siglo XVIII eran endémicas de dichas zonas y se encontraban en equilibrio con la fauna autóctona. Durante la época pre-glaciar el mejillón cebra ocupaba un área más extensa, incluyendo el río Volga y una amplia zona de Europa Central. Durante las glaciaciones la especie desapareció casi totalmente. A finales del siglo XVIII existían poblaciones de la especie, de diferente envergadura, en los mares Negro, Caspio y Azov. Desde entonces el mejillón cebra ha ido colonizando nuevos territorios, lo cual sigue ocurriendo (Stanczykowska, 1977).

A comienzos del siglo XIX la creación de canales de navegación interfluvial en la Europa oriental y central permitió al mejillón cebra la colonización de nuevas masas de agua. Desde el mar Caspio se extendió por el río Volga y sus tributarios y desde el mar Negro a través del Dniéper. Gracias al transporte de madera, barcas y aparejos de pesca alcanzó cuencas que no estaban interconectadas, de esta forma pudo llegar a las islas Británicas en varias ocasiones. En 1824 se encontraba en los muelles comerciales del Támesis (sudeste de Inglaterra). Fue visto por primera vez en Rotterdam en 1826, en Hamburgo en 1830 y en Copenhague en 1840. Del mismo modo se expandió por Francia sin llegar a alcanzar las regiones pirenaicas. En la primera mitad del siglo XIX con la retirada de las tropas napoleónicas llegó al oeste de Rusia (Kerney & Morton, 1970; Stanczykowska, 1977). En Italia la especie es descubierta en 1969-1970 y en Grecia a principios de la década de 1980 (Morton, 1997).

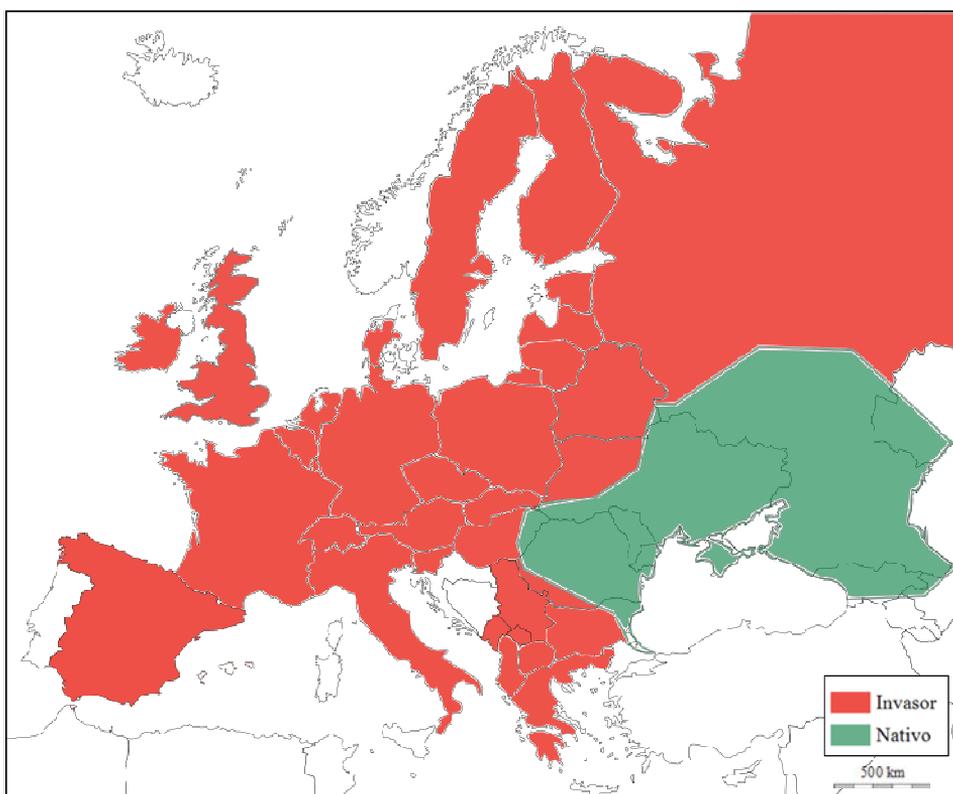


Figura 1.4: Distribución europea del mejillón cebra por países. Basado en Strayer, 1991; DAISIE, 2008; Fauna Europaea, 2009; Van der Velde et al., 2010.

Se cree que llegó a Norte América en 1985-1986 en el agua de lastre de barcos transoceánicos procedentes de Europa. Ejemplares de unos 2 cm fueron vistos por primera vez en 1988 en el lago Sant Clair (región de los Grandes Lagos) (Benson & Boydstun, 1995; Hebert et al., 1989; Mackie & Schloesser, 1996; Mills et al., 1993). Asumiendo que el tiempo de crecimiento hasta los 2 cm es aproximadamente de 2 años, los primeros ejemplares pudieron ser introducidos en estadio larvario en el verano – otoño de 1985 o como juveniles en el verano de 1986. En 1990 había sido citado ya en todos los grandes lagos, a finales de 1991 se encontró en el río Mississippi llegando a finales de 1992 hasta Vicksburg (estado de

Mississippi) (Hebert et al., 1989). Desde entonces ha ido colonizando otras zonas del sudeste de Canadá y este de Estados Unidos (Bossenbroek et al., 2007) (Fig. 1.5) llegando en 2008 hasta California (USGS, 2011).

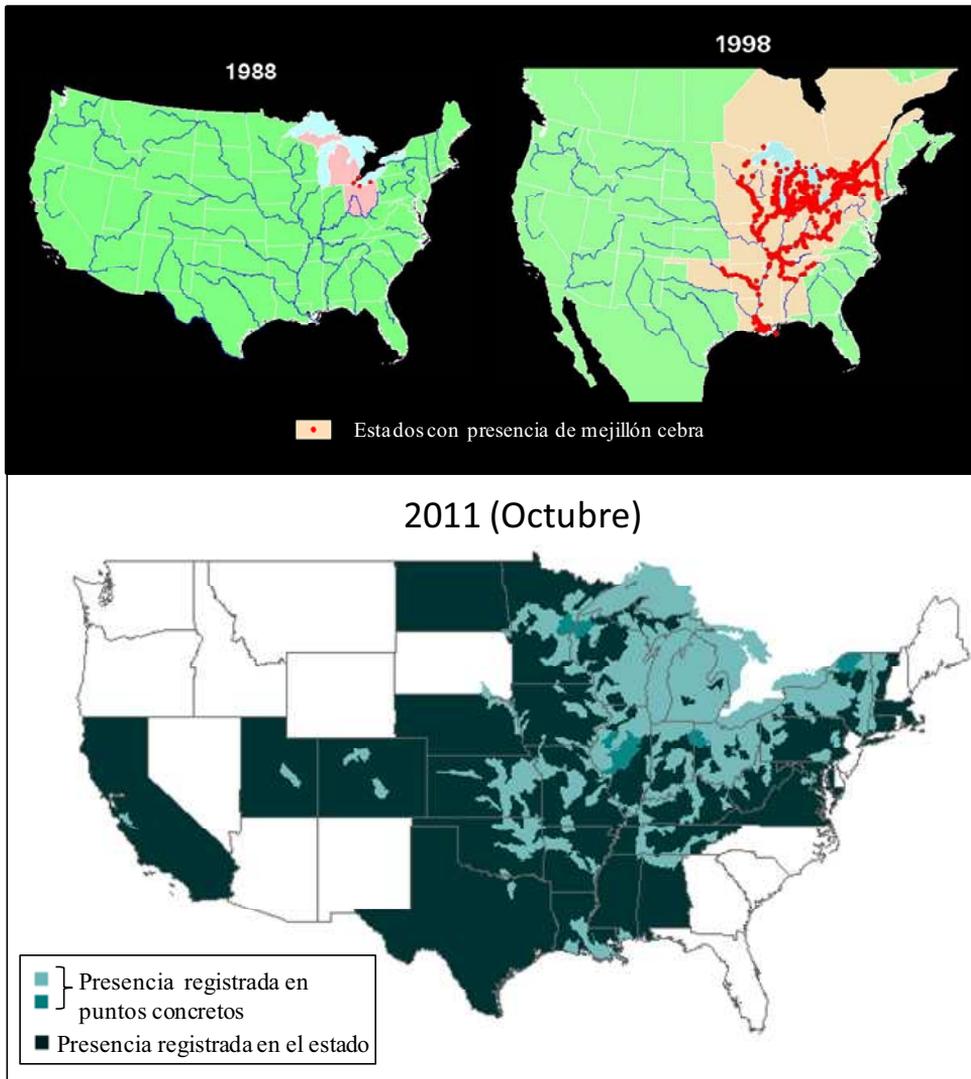


Figura 1.5: Distribución del mejillón cebra en Norte América en 1988, 1998 y 2011 (USGS, 2011).

En general, las poblaciones europeas y norte americanas de mejillón cebra son semejantes en cuanto a sus características biológicas básicas, tasas de crecimiento y mortalidad poblacional y a sus mecanismos y tasas de dispersión. Aunque, se han podido demostrar ciertas diferencias en la tasa de crecimiento individual, esperanza de vida, tolerancia y requerimientos de calcio y pH, límite del área de distribución potencial y densidad poblacional de larvas velígeras y adultos (Mackie & Schloesser, 1996).

1.5.4 El mejillón cebra en la Península Ibérica.

La tardía invasión de la Península Ibérica por parte del mejillón cebra se debe probablemente a la existencia de una barrera de dispersión, los Pirineos, que la aíslan del resto del continente europeo (Rajagopal et al., 2009). Existen referencias de la presencia de esta especie a finales del siglo XIX en el río Duero a su paso por Portugal (Navarro et al., 2006) y citas puntuales hasta 1982 en el Llobregat (Cataluña) (Escalona Llanas & Martínez Antonio, 2007). Sin embargo se considera confirmada su presencia a partir del año 2001 cuando se detectó en el curso bajo del río Ebro (Durán & Anadón, 2008), zona en la cual se centra la presente tesis doctoral. A partir de ese momento comenzó su expansión a gran parte de la cuenca de dicho río (Fig. 1.6) así como a otras zonas de la Península. En 2005 se detecta por primera vez en la cuenca del Júcar concretamente en el Embalse de Sitjar (río Mijares) donde la población está estabilizada (ver <http://www.chj.gob.es/mejilloncebra/>). En 2006 se localizó también en el pantano de Forata, en el Magro, afluente del Júcar. También está confirmada su presencia en la cuenca del río Segura (Palau, 2009). En julio de 2011 se detectó en el embalse de Undúrraga (Vizcaya, País Vasco)

vivo también sirven para mantener las poblaciones de siluro en los embalses. Esta práctica es habitual sobre todo en el caso del alburno (*Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758)). Dichos tanques contendrían agua con una alta densidad de larvas de mejillón cebra que tienen la capacidad para colonizar las masas de aguas en las cuáles se introducen los ejemplares de alburno. Una vez introducido en España, la dispersión a través del territorio se cree que ha tenido lugar por medio de la navegación recreativa ya que los primeros positivos siempre se detectan en embalses navegables y posteriormente en zonas de río aguas abajo de estos embalses, como ocurrió en el caso del Ebro (Duran et al., 2010).

1.5.5 Mecanismos de dispersión

La probabilidad de que una población de mejillón cebra, capaz de reproducirse, se establezca en una nueva masa de agua se ve afectada por las características de la propia masa de agua, la gran variedad de mecanismos de dispersión, la frecuencia con la que es inoculada la especie, la magnitud de dicha inoculación y la capacidad del mejillón para sobrevivir en ella (Baker et al., 1993).

El mejillón cebra es capaz de sobrevivir varios días fuera del agua (alrededor de 4 días a 22-23°C) (McMahon, 1996), lo cual ha facilitado su dispersión a partir de individuos que se habían fijado a cascos de embarcaciones u otros materiales. Una de las vías habituales de entrada de la especie está relacionada con la práctica de la pesca. Se pueden transportar larvas o incluso individuos adultos en cualquier parte del material que ha estado expuesto al agua en una zona con presencia de mejillón cebra: casco y motores de embarcaciones, aparejos de pesca,

trajes empleados para introducirse en el agua, viveros para el transporte de cebo vivo, etc.... También puede ocurrir la contaminación a través del agua de lastre de los barcos (Claudi & Mackie, 1994).

De forma natural las larvas y post-larvas planctónicas derivan pasivamente con las corrientes de agua. Aunque éstas en determinados estadios tienen capacidad natatoria gracias al velum, las bajas velocidades que pueden alcanzar ($1\text{mm}\cdot\text{s}^{-1}$ en la mayoría de bivalvos) no les permiten nadar en contra de la mayoría de las corrientes. Los juveniles y adultos son capaces de desplazarse activamente fijando y desfijando los filamentos del biso, aunque resulta improbable que sean capaces de desplazarse en toda su vida aguas arriba más distancia de la que fueron arrastrados aguas abajo en sus estadios larvarios (Baker et al. 1993; Toomey et al. 2002). Claramente, los individuos pueden ser transportados a favor de corriente desde las zonas infectadas, por ejemplo aguas abajo de un embalse o de un tramo de río contaminado (Claudi & Mackie, 1994).

1.5.6 Impactos ecológicos y socioeconómicos

El gran interés inicial despertado por esta especie se debió principalmente a las repercusiones económicas y ecológicas asociadas a su introducción. Es importante tener en cuenta que la presencia de mejillón cebra en un determinado ecosistema no implica necesariamente la generación de todos los posibles impactos. Éstos son difíciles de predecir y dependen en gran medida de las condiciones del ecosistema que, a su vez, condiciona la densidad que sea capaz de alcanzar la población. Por ello dichos impactos suelen variar en el espacio y el tiempo en función de las condiciones

ecológicas ya sean de carácter ambiental o biológico (Burlakova et al., 2000; Jokela & Ricciardi, 2008; Ramcharan et al., 1992).

El rango de impactos ecológicos que produce la especie sobre los ecosistemas en los que se introduce puede ser muy amplio, teniendo un efecto especialmente negativo sobre las comunidades (Burlakova et al., 2000; Haag et al., 1993) (Fig. 1.7).

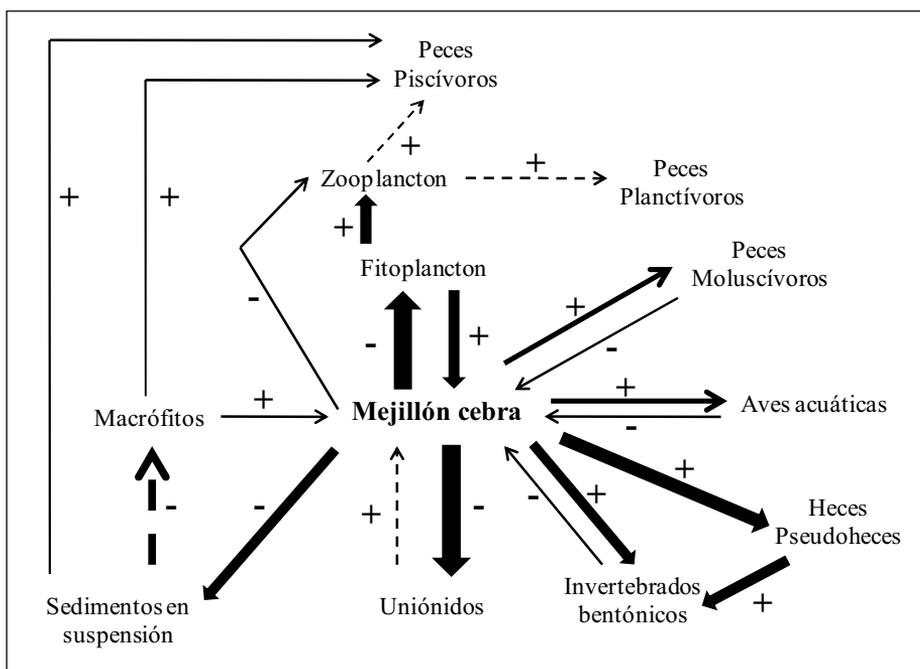


Figura 1.7: Esquema de los impactos ecológicos asociados a la presencia de poblaciones de mejillón cebra. Los impactos plasmados son observados (línea sólida) y potenciales (línea discontinua) en comunidades dulceacuícolas de Europa y Norte América. Los elementos que se ven favorecidos por el mejillón cebra se indican con el símbolo (+) y los perjudicados con (-). Las interacciones más fuertes se marcan con flechas más gruesas. Únicamente se indican las interacciones en las que la especie afecta de forma directa o indirecta a los elementos plasmados. El mejillón puede presentar otras interacciones no plasmadas, por ejemplo afectar de forma indirecta a los peces planctívoros y a los piscívoros a través de la alteración de la disponibilidad de alimento y la calidad del hábitat (MacIsaac, 1996).

Algunos de los principales impactos ecológicos descritos son:

- Coincidiendo con la llegada de esta especie y debido a su alta tasa de filtración, en muchas de las zonas invadidas se ha podido apreciar aumento de la transparencia del agua y descenso de la clorofila y el fósforo total (Aldridge et al., 2004; Fahnenstiel et al., 1995). Desempeña un importante papel en el ciclo del fósforo durante épocas de máxima actividad filtradora (Binelli et al., 1997).
- Transfiere energía y partículas (heces y pseudoheces) del compartimento pelágico al bentónico (Fig. 1.8) (Nalepa et al., 1996). De esta forma la producción y los recursos también pasan del epilímnion a la región bentónica.

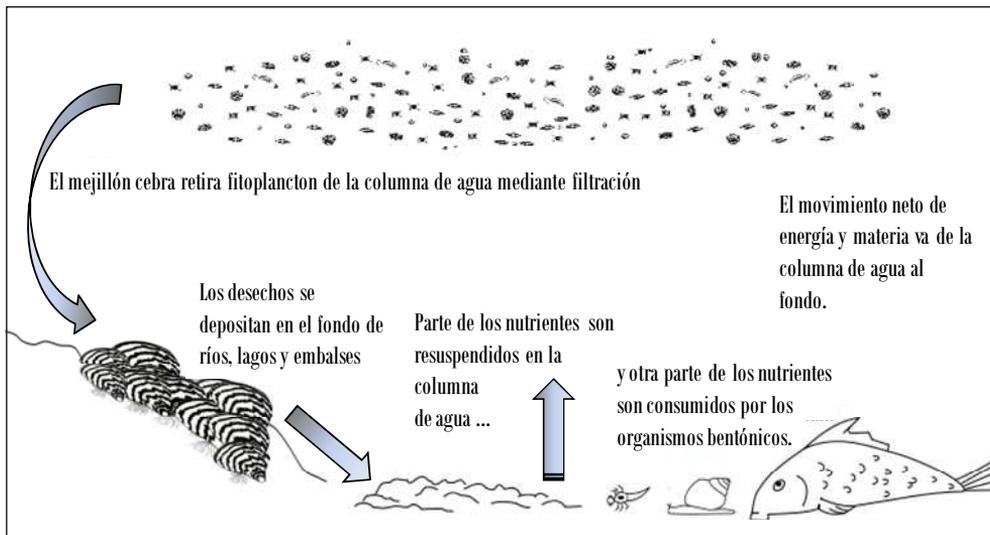


Figura 1.8: Transferencia de energía y partículas, por parte del mejillón cebra, de la columna de agua a la región bentónica.

- Grandes poblaciones de mejillón cebra disminuyen la disponibilidad de alimento y oxígeno para las especies nativas (Griffiths et al., 1991).
- Aumento en la densidad de macrófitos y a su vez de hábitats idóneos para otros invertebrados (Aldridge et al., 2004).
- Alteración de los sustratos debido a la fijación de individuos y acumulación de conchas de ejemplares muertos (Binimelis et al., 2005).
- Cambios en la estructura de las comunidades planctónicas (Baker & Levinton, 2003) con pérdidas de fitoplancton y microzooplancton.
- Bioacumulación y biomagnificación. El mejillón cebra puede acumular metales pesados y otros compuestos contaminantes que se introducen por esta vía en la cadena trófica (Binimelis et al., 2005; Alcaraz et al., 2010).
- Alteraciones locales del zoobentos (Aldridge et al., 2004).
- Uno de los efectos más importantes que tiene sobre la fauna bentónica, confirmado por numerosos estudios, es el desplazamiento de las especies de náyades autóctonas cuyas poblaciones se encuentran en regresión a nivel global desde hace décadas. (Aldridge et al., 2004; Jokela & Ricciardi, 2008). Los individuos de mejillón cebra se fijan a las conchas de las náyades actuando como un ectoparásito (Orlova & Panov, 2004; Strayer & Smith, 1996). Dificultan e incluso impiden que los individuos a los que se fijan realicen funciones metabólicas básicas lo que en la mayoría de los casos provoca la muerte al hospedador. También compiten por el alimento (Baker & Levinton, 2003). La interacción entre el mejillón cebra y los uniónidios provoca, en la mayoría de los casos, disminución en la densidad poblacional y puede llegar a causar extinciones locales de estos últimos. (Nalepa et al., 1996; Ricciardi, et al., 1998). Sin embargo, según Burlakova et al. (2000) en ningún lago europeo han desaparecido los uniónidios por la

presencia de este invasor. No se sabe aún si en Estados Unidos las poblaciones autóctonas resistirán la invasión o no ya que la presencia de *D. polymorpha* es más reciente (1986) (Nalepa et al., 1996; Ricciardi, et al., 1996) y la zona de la que es originario el mejillón cebra (mares Caspio y Negro) está geográfica y ecológicamente más distante. Hay que tener en cuenta que algunas poblaciones europeas han coexistido con el mejillón cebra antes de la última glaciación, cuando se confinó en la región del mar Caspio. Por este motivo las poblaciones europeas sufrieron presión selectiva para adaptarse a esta especie no teniendo la misma sensibilidad que las norteamericanas (Ricciardi et al., 1998).

- Un efecto secundario del impacto sobre los unióidos es que dado el importante papel de éstos en la dinámica del ciclo de nutrientes y la mezcla del sedimento, se espera que el cambio en la composición de la comunidad provoque alteraciones en la funcionalidad de los ecosistemas afectados (Ricciardi et al, 1998). El ecosistema se vuelve desproporcionadamente sensible a las fluctuaciones del entorno ya que se ve fuertemente influenciado por la comunidad bentónica filtradora al pasarse de una comunidad estable de crecimiento lento a una dominada por un único taxón con una tasa de renovación alta y con grandes efectos sobre el ecosistema (Nalepa et al., 1996).
- Disminución de la biomasa de peces (Aldridge et al., 2004).
- Tanto en Europa como en Norteamérica las aves acuáticas se han adaptado al consumo de mejillón cebra (Wormington & Leach, 1992) alterando sus patrones migratorios (Hamilton et al., 1994). Además, la capacidad de bioacumulación de la especie aumenta la transferencia de contaminantes a las aves que se alimentan de ella afectando negativamente a la reproducción de éstas entre otros efectos (Kock & Bowmer, 1993).

Como se ha citado anteriormente, debido a su modo de vida, el mejillón cebrá, se fija sobre cualquier superficie no tóxica. Además, se fijan unos individuos a otros formando grupos que pueden ser de gran tamaño (Claudi & Mackie, 1994). Se ha visto que afectan a numerosas infraestructuras sumergidas como son los sistemas de refrigeración de las centrales nucleares, las turbinas de las centrales hidroeléctricas, las tuberías y canalizaciones de abastecimiento de agua tanto para consumo humano como para riego. También cubre el casco de embarcaciones, causa daños al circuito de refrigeración de los motores y las instalaciones relacionadas con la navegación (Conelly et al., 2007; Durán et al., 2007). Dentro de los gastos ocasionados por la invasión se deben tener en cuenta los derivados de los cambios en la gestión, las labores de divulgación y concienciación dirigidas a los usuarios y público en general y las de investigación (Durán et al., 2010).

La presencia de la especie en zonas turísticas también tiene consecuencias negativas. En el caso de los bañistas, las conchas pueden producir laceraciones. Debido a las medidas tomadas para evitar su propagación en zonas como el río Ebro las embarcaciones deben ser desinfectadas al salir de las aguas afectadas con los consiguientes gastos y molestias para los usuarios. Otra de las molestias que puede ocasionarse a los usuarios es el confinamiento de las embarcaciones que navegan en las zonas invadidas o incluso la prohibición de la navegación ya sea en estas zonas como en aquellas susceptibles de ser invadidas (Binimelis et al., 2005; Durán et al., 2010).

1.6 EL RÍO EBRO

La cuenca hidrográfica del río Ebro (Fig. 1.9) está situada en el noreste de la Península Ibérica. Es la segunda cuenca hidrográfica más extensa de la Península, detrás de la del Duero y la más extensa de las nueve españolas, ocupando un 17.3% de la superficie total del territorio español. Tiene una superficie de aproximadamente 85000 km² (85550 km² si incluimos el área endorreica de Gallocanta), la mayor parte en territorio español, 445 km² pertenecen a Andorra y 502 km² a Francia (Ollero Ojeda, 1996; Romaní et al., 2010).

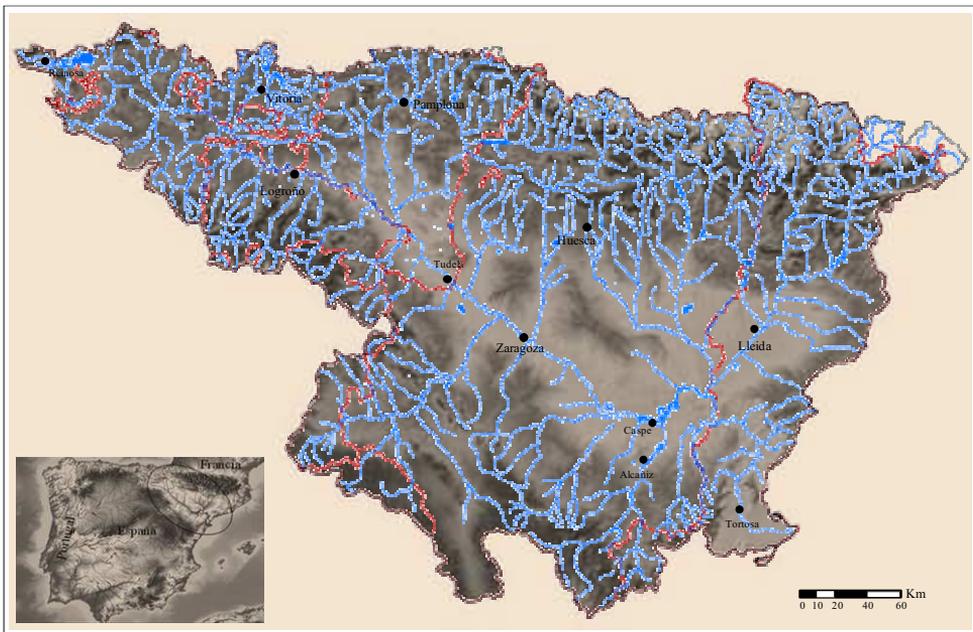


Figura 1.9: Mapa de la Cuenca Hidrográfica del Ebro.

Los límites naturales de la cuenca son al norte la Cordillera Cantábrica y los Pirineos, al sureste el Sistema Ibérico y al este la Cordillera Costero Catalana (Arenillas-Parra & Sáenz Ridruejo, 1987; Ollero Ojeda, 1996). El nacimiento del río Ebro se sitúa tradicionalmente en Fontibre (Reinosa, Cantabria) (Fig. 1.10) aunque la fuente del agua se encuentra realmente en Peñalabra, 27 km aguas arriba de Reinosa. La longitud del canal principal del río es de 928 km (incluida la parte del delta), se trata del río más largo de España (Ibáñez et al., 1996; Guillén & Palanques, 1992; Cabezas et al., 2009). Sus aguas fluyen en dirección noroeste – sureste desde la Cordillera Cantábrica hasta el Mar Mediterráneo donde desemboca formando un delta.



Figura 1.10: Nacimiento del río Ebro en Fontibre (Cantabria).

Por la margen izquierda del Ebro drenan las aguas procedentes de la Cordillera Cantábrica y los Pirineos, siendo sus principales tributarios los ríos Aragón, Gállego y Cinca – Segre. Los tributarios que desembocan por

la margen derecha tienen un menor caudal y provienen del Sistema Central, algunos ejemplos son los ríos Oja, Iregua, Jalón, Huerva, Guadalupe y Matarraña. La red de drenaje tiene una longitud total de 12000 km (Arenillas-Parra & Sáenz Ridruejo, 1987; Romaní et al., 2010).

El clima es mediterráneo con características de clima continental en la mayor parte de la cuenca. En el extremo oeste el clima es oceánico. La zona central de la depresión del Ebro se encuentra aislada de la influencia oceánica por las formaciones montañosas circundantes dándose un aumento drástico de la continentalidad con disminución de las precipitaciones. Como consecuencia en esta zona (Zaragoza, Alcañiz y zonas urbanas de Lérida) el clima es semi-árido. La precipitación media anual en la cuenca del río Ebro es de 662 mm (media del periodo comprendido entre los años 1920 y 2000) con una alta variabilidad mensual e interanual. Durante el final del otoño y el invierno se producen habitualmente largos periodos de bajas precipitaciones mientras que en primavera y el resto del otoño éstas son mayores. La distribución de las precipitaciones es irregular a lo largo de la cuenca, variando desde los 900 mm aproximadamente en las cabeceras de los ríos atlánticos, los 950 mm de la parte oeste – central de los pirineos, los 800 mm del este de los Pirineos y los 500 mm del área sureste mediterránea. Las diferencias climáticas determinan diferencias en los regímenes de descarga de aguas entre las diferentes zonas de la cuenca. Los ríos tributarios de la margen izquierda del Ebro descargan más agua que los de la margen derecha (Tabla 1.1). La unión de estos regímenes hidrológicos tan dispares se diluye en el caudal principal del Ebro. El río Ebro es uno de los ríos Ibéricos con menos variación interanual. A pesar de esta baja variabilidad, los cambios en los usos del suelo desde la década de 1940 y la regulación del río Ebro en la década de 1960 han llevado a cambios irreversibles en el régimen de descarga de los ríos.

Tabla 1.1: Descarga media anual de los principales ríos de la cuenca del Ebro considerando el régimen “natural” del río (eliminando entradas por traslocación, regulación o evaporación en los embalses) Fuente CHE.

Masa de agua	Hm ³	%
Segre	6.356	34.9
Cinca	2.915	16.0
Aragón	4.521	24.8
Arga	1.697	9.3
Gállego	1.087	6.0
Jalón	551	3.0
Resto de entradas	5.712	31.3
Total Ebro	18.217	100.0

En la cuenca del Ebro podemos encontrar formaciones vegetales muy diversas: bosques bóreo – alpinos de coníferas, bosques mixtos de frondosas, paisajes mediterráneos de tipo arbustivo y arbóreos tanto de hoja perenne como mixtos y formaciones semiáridas de matorral (Romaní et al., 2010; www.chebro.es).

1.6.1 Usos del suelo y del agua en la cuenca del Ebro

La población de la cuenca es de aproximadamente 2.8 millones de habitantes, con una densidad media de 33 habitantes por km². Se trata de una densidad poblacional muy baja en comparación con la del resto de España (78 habitantes por km²). Además, la población se encuentra distribuida muy heterogéneamente, cerca de la mitad se concentra en las ciudades de Zaragoza, Vitoria, Logroño, Pamplona, Huesca y Lérida. Las

zonas de los Pirineos y el Sistema Central tienen unas densidades poblacionales muy bajas.



Figura 1.11: El río Ebro a su paso por Zaragoza.

Tradicionalmente los usos mayoritarios del suelo en la cuenca del Ebro han sido agrícolas con cultivos como la vid, hortalizas y maíz entre otros. Actualmente, la industria ha pasado a ser una actividad de relevancia, sobre todo en las grandes ciudades como Zaragoza.

Los principales usos dados al agua en la cuenca del Ebro son el riego y la producción hidroeléctrica (Ibáñez et al., 2008; 2012). La demanda urbana de agua atiende a más de 6000 núcleos de población siendo solo un 5% de la agrícola. Los 187 embalses que tiene el río almacenan aproximadamente un 57% del agua que fluye de media anualmente. Ninguna de las grandes presas fue construida para la regulación del caudal pero el gran volumen que embalsan hace que se vea fuertemente afectado. Existen otros usos del

agua en la cuenca como la refrigeración de las centrales nucleares de Ascó y Garoña y las centrales térmicas de Andorra, Escucha y Escatrón. También se pueden encontrar en la cuenca alrededor de 80 piscifactorías de las cuales 62 se encuentran operativas (51 instalaciones de acuicultura continental y 11 de acuicultura marina.). Las piscifactorías continentales son principalmente productoras de trucha (Batalla et al., 2004 Romaní et al., 2010; www.chebro.es).

En la cuenca del Ebro existen 8 trasvases que abastecen a una población aproximada de 1,500,000 habitantes de fuera de la cuenca, la mayoría del Gran Bilbao y del Camp de Tarragona, además de a un importante sector industrial (www.chebro.es).

1.6.2 La Gestión de la cuenca del Ebro

La Cuenca hidrográfica del Ebro ocupa territorios de nueve comunidades autónomas españolas: Cantabria, País Vasco, Castilla y León, La Rioja, Navarra, Castilla – La Mancha, Comunidad Valenciana, Aragón y Cataluña. Este hecho hace que la gestión se complique debido a las competencias de las diferentes comunidades autónomas, provincias y municipios que están implicados en ella.

La Confederación Hidrográfica del Ebro (CHE) es el principal organismo gestor de la cuenca del Ebro. Sus principales funciones son la elaboración del Plan Hidrológico de cuenca, así como su seguimiento y revisión, la administración y control del dominio público hidráulico, la gestión de los aprovechamientos de interés general, la preparación y ejecución de proyectos, construcción y explotación de las obras realizadas con cargo a

los fondos propios del Organismo, y las que le sean encomendadas por el Estado así como las que se deriven de los Convenios con las Comunidades Autónomas, Corporaciones Locales y otras Entidades públicas o privadas, o los suscritos con los particulares (www.chebro.es).

1.6.3 Impactos antrópicos que afectan a la cuenca

Los efectos de las actividades humanas sobre los territorios y masas de agua de la cuenca hidrográfica del Ebro son numerosos: contaminación orgánica e inorgánica, extracción de agua y regulación de caudales, extinciones e invasiones biológicas (Sabater et al., 2008; Ibáñez et al., 2012).

El régimen fluvial del río controla muchos de los aspectos físicos y ecológicos del río, su forma y sus procesos, incluyendo el transporte de sedimento y el intercambio de nutrientes (Batalla et al., 2004). El régimen fluvial se encuentra alterado en toda la cuenca a excepción de algunos ríos tributarios en las zonas de cabecera. La presencia de estructuras hidráulicas tales como azudes, embalses o canales da una nueva complejidad al hábitat del río y pueden determinar la aparición de escenarios de bajo caudal (Sabater et al., 2010). La regulación del caudal del río está considerada como el mayor impacto antrópico sobre el sistema. Durante el siglo XX el caudal ha disminuido un 29% en el tramo bajo del Ebro debido a la irrigación y a la evaporación que tiene lugar en los embalses (Ibáñez, 1996). Los caudales bajos están relacionados con un aumento de la concentración de nutrientes en el agua especialmente en zonas de aguas someras o donde la velocidad de la corriente es baja y con escenarios óptimos para la proliferación de fitoplancton (Sabater et al., 2010). La

disminución del caudal también afecta a la dinámica de la cuña salina en el área estuarina (Ibáñez, 1996).

En las zonas embalsadas se produce un aumento de la sedimentación de los materiales que lleva el río. Esto, provoca que la carga de sedimentos aguas abajo sea menor. La disminución de la cantidad de sedimento que llega a la zona deltaica provoca un aumento de la erosión de algunos tramos de la costa del delta y el descenso en la elevación de la plana deltaica. Esto se debe a la subsidencia (compactación del suelo y subsidencia tectónica) de la plana deltaica que no puede ser compensada por la deposición de sedimentos fluviales que se quedan retenidos en los embalses (Ibáñez et al., 1996).

Los contaminantes que llegan a las aguas del Ebro provienen de diversas fuentes: industriales, agrícolas y urbanas. En las zonas medias y bajas del Ebro se producen aumentos de la carga de nutrientes procedentes de fuentes tanto puntuales como difusas de diverso origen. La mayor parte de las fuentes puntuales de fosfatos y carbono orgánico disuelto son urbanas e industriales (Sabater et al., 2008). Desde la década de 1990, se ha detectado una disminución de los nutrientes disueltos en el agua en la zona baja del Ebro, especialmente de los fosfatos atribuida a la proliferación y mejora de las plantas de tratamientos de aguas residuales urbanas. A la disminución de los fosfatos se le atribuye la disminución del fitoplancton y la consiguiente proliferación de macrófitos en el bajo Ebro, favorecida también por la disminución de caudales (Ibáñez et al., 2008; 2012). Aunque fue planteada la hipótesis de que la disminución de fitoplancton en el Ebro se debió al efecto filtrador del mejillón cebra, el estudio realizado por Ibáñez et al. (2012) demostró que el efecto de la especie es muy pequeño.

Una mala gestión de las actividades agrícolas puede llevar a la contaminación de las aguas tanto superficiales como subterráneas con diversos nutrientes y pesticidas (Hildebrandt et al., 2008). Un ejemplo es el nitrógeno cuya principal fuente en el bajo Ebro es la agricultura (Ibáñez et al., 2008).

En las aguas de este río se pueden, también, encontrar grandes cantidades de fármacos así como de drogas de abuso y metabolitos derivados de éstas que no son eliminados mediante los tratamientos convencionales que se llevan a cabo en muchas plantas depuradoras de aguas. Estos compuestos presentes en las aguas superficiales en cantidades de ng/l pueden afectar a la biota que se ve continuamente expuesta a ellos (Gros et al., 2007; Postigo et al., 2010).

La temperatura del agua es un factor clave en los procesos físicos, biológicos y químicos de los ecosistemas. El régimen termal del ecosistema determina las especies que podemos encontrar en éste. Las alteraciones más importantes del régimen termal en la zona baja del Ebro se deben a la descarga de agua del hipolimnion de los embalses, principalmente de Mequinenza, y al uso del agua para la refrigeración de la central nuclear de Ascó. En el primer caso, la diferencia de temperatura media mensual entre el agua a la entrada y a la salida del embalse puede ser de hasta 6°C. En el caso de la central nuclear, se da un aumento medio de 3°C dependiendo en gran medida de la descarga de agua (Prats et al., 2010).

En el río Ebro existe una gran diversidad de especies invasoras, muchas de ellas se encuentran claramente en expansión o establecidas desde hace tiempo. Cada una de ellas tiene diferentes impactos sobre el ecosistema y en concreto sobre las comunidades autóctonas. Por ejemplo, el 42% de las especies de peces que encontramos en el Ebro son introducidas. En los

últimos 50 años el número se ha triplicado. Los efectos de estas introducciones son severos debido a la baja diversidad ictiológica y al alto grado de endemismos de este río. La existencia de un número pequeño de especies predatoras ha provocado que la introducción de especies carnívoras haya tenido un mayor efecto sobre las comunidades (Sabater et al., 2010; Zapater Galve & Blanco Barlés, 2010). Además, se ha podido determinar que la presencia de presas afecta de forma muy importante al estado de conservación de las comunidades de peces, además de estar asociada positivamente con la presencia de especies introducidas (Clavero et al., 2004). Una de las introducciones más conocida es la del siluro, introducido en 1974 en los embalses de Mequinenza y Ribarroja. Además se puede citar el alburno, el pez sol (*Lepomis gibbosus* (Linnaeus, 1758)), el lucio (*Esox lucius* Linnaeus, 1758), el black-bass (*Micropterus salmoides* (La Cepède, 1802)), el pez gato (*Ameiurus melas* Rafinesque, 1820), la lucioperca (*Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758)), la trucha arcoíris (*Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792)), la gambusia, la carpa, el carpín (*Carassius auratus* (Linnaeus, 1758)), la pseudorasbora, etcétera. (Sostoa & Lobón-Cervian, 1989; Caiola & Sostoa, 2002; 2005; Sabater et al., 2010; Zapater Galve & Blanco Barlés, 2010). En las aguas del Ebro se encuentran también otras especies como el cangrejo rojo americano (*Procambarus clarkii* Girard, 1852), el cangrejo señal (*Pacifastus leniusculus* (Dana, 1852)), el mejillón cebra, la almeja asiática y un gran número de galápagos del género *Trachemys*. Los mecanismos de introducción son variados. La introducción de peces, en la mayoría de los casos, está ligada a la pesca deportiva y de recreo, al igual que la del mejillón cebra. La de otras especies como los galápagos a la suelta de ejemplares adquiridos como mascota (Sabater et al., 2010; Zapater Galve & Blanco Barlés, 2010).

2 OBJETIVOS

Considerando la gran capacidad de adaptación del mejillón cebra a cada una de las zonas que invade, así como la variabilidad encontrada en sus parámetros biológicos, ecológicos y poblacionales entre las diversas masas de agua estudiadas tanto en Europa como en Norte América, es importante conocer las características concretas de la invasión en las aguas del Bajo Ebro para poder llevar a cabo una gestión adecuada y efectiva de ésta. Por ello, el objetivo central de la presente tesis es el análisis del estado de las poblaciones de mejillón cebra en la zona del río Ebro comprendida entre la cola del embalse de Mequinenza, a la altura de Chiprana (Zaragoza), y la localidad tarraconense de Amposta (inicio de la zona estuarina (Fig. 2.1). De especial interés para el presente estudio es el establecimiento de la posible influencia de los factores abióticos del medio sobre los patrones de distribución y abundancia de la especie a escala local. Para alcanzar el objetivo principal se formulan una serie de objetivos parciales:

1. Efecto de los factores abióticos sobre las poblaciones de mejillón cebra en los embalses de Mequinenza, Ribarroja y Flix. Análisis de la distribución y abundancia de larvas planctónicas en la columna de agua así como de larvas plantígradas y adultos presentes sobre sustratos artificiales a diferentes profundidades en los embalses de Mequinenza, Ribarroja y Flix.
2. Influencia de los factores abióticos en las poblaciones de mejillón cebra en el tramo fluvial del bajo Ebro. Análisis de la distribución y abundancia de mejillón cebra adulto en el tramo del Ebro comprendido entre la presa de Flix y el comienzo de la zona de estuario (Amposta).

3. Determinación de la tasa de filtración del mejillón cebra en el bajo Ebro. Establecer si existen diferencias en la tasa de filtración en función del tamaño de los individuos.

4. Modelización de la dinámica de poblaciones de mejillón cebra en los embalses del bajo Ebro. Desarrollo de un modelo poblacional mediante la aplicación informática STELLA a partir de datos bibliográficos y propios (tasa de filtración, número de cohortes). Evaluación del modelo obtenido mediante la utilización de datos reales obtenidos en la zona del bajo Ebro. Simulación de la evolución de dichas poblaciones en el tiempo.

Tras el desarrollo de cada uno de los objetivos en sus correspondientes apartados se integrarán los resultados obtenidos en forma de síntesis y conclusiones generales.

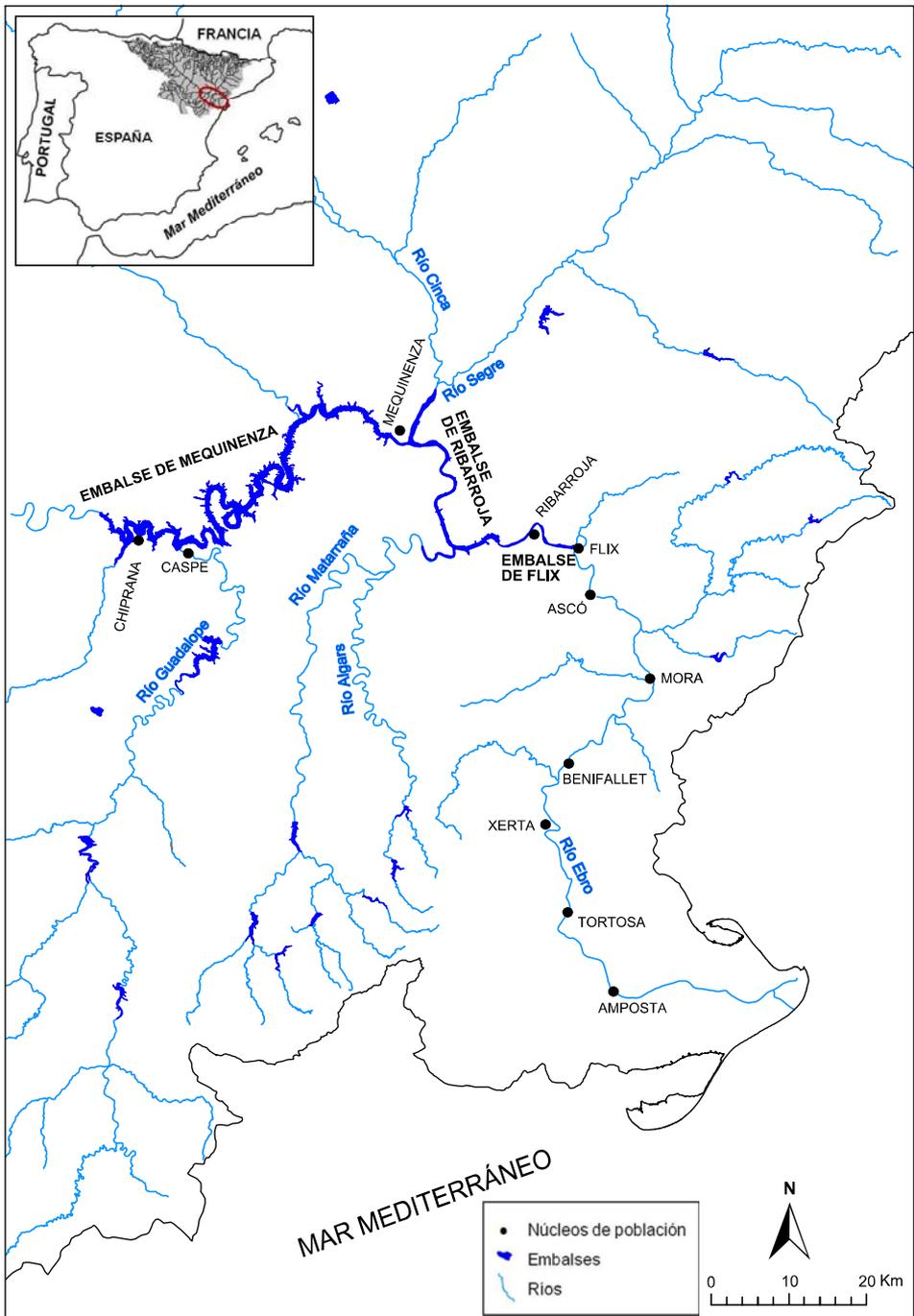


Figura 2.1: El Bajo Ebro. Localización del área de estudio general.

3 MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 EL BAJO EBRO: CARACTERIZACIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio de la presente tesis (Fig. 2.1) se sitúa en el tramo bajo del río Ebro e incluye tanto el sistema formado por los embalses de Mequinenza, Ribarroja y Flix, como los últimos 76 km de dicho río entre las localidades tarraconenses de Ascó (aguas abajo de la presa de Flix) y Amposta (límite superior de la cuña salina).

3.1.1 Los embalses

El sistema de embalses formado por Mequinenza, Ribarroja y Flix es el de mayor envergadura de toda la cuenca hidrográfica del Ebro. Este complejo regula las aguas del río controlando el 96% del área de la cuenca y almacena un total de 1,750 hm³ (Batalla et al., 2004; Sanz Montero et al., 2001).

La producción hidroeléctrica es el principal uso de los tres embalses, los derechos de explotación pertenecen a ENDESA. Además, las aguas se destinan al abastecimiento de agua potable a diversas localidades y al riego. Su principal uso recreativo es la pesca lo que genera un importante uso de embarcaciones a motor (CHE, 2006b; 2006c; Prats et al., 2010a).

Años atrás, la eutrofización fue el principal problema en relación con la calidad del agua en los embalses del Bajo Ebro. La entrada de nutrientes y la fluctuación de los niveles de agua son mayores en embalses que en lagos

naturales lo que conduce a situaciones de eutrofización y a cambios en las comunidades biológicas. En el caso del sistema Mequinenza-Ribarroja-Flix el área de captación es muy extensa abarcando un gran número de fuentes difusas de nutrientes y contaminantes difíciles de controlar. En este escenario, se sabe que el embalse de Mequinenza reduce de forma significativa la cantidad de nutrientes que llegan a los otros dos embalses (Navarro et al., 2009). En un informe realizado por la CHE (2011) el estado trófico asignado a los embalses de Mequinenza y Ribarroja es mesotrófico y a Flix oligotrófico. Si bien Navarro et al. (2009) clasificaron el embalse de Flix también como mesotrófico. Además se han detectado episodios de eutrofia (Navarro et al., 2009; CHE, 2009^a; 2009^b; 2009^c).

Tabla 3.1: Características morfométricas de los embalses de Mequinenza, Ribarroja y Flix (Prats et al., 2010a).

	Mequinenza	Ribarroja	Flix
Superficie (ha)	7,540	2,152	320
Longitud máxima (km)	100	35	13
Capacidad total (hm ³)	1,534	210	11
Profundidad máxima (m)	62	34	16
Profundidad media (m)	20	9.8	3.4
Perímetro en máximo nivel (km)	225	98	-
Cota máximo nivel embalsado (msnm)	121	70	41.10
Tiempo de medio de residencia	72 días	6-7 días	7.5 h

La presa de Mequinenza, fue terminada en 1966 y se sitúa en la localidad zaragozana homónima. Es el mayor de todos los embalses de la cuenca del Ebro con una capacidad de 1,534 hm³ y una longitud de 110 km. Recibe aportaciones de los ríos Guadalope y Martín, así como de arroyos de menor entidad (CHE, 2006^b; Vericat & Batalla, 2006).

Al igual que muchos embalses de zonas templadas el de Mequinenza es de tipo monomítico. La estratificación termal comienza en primavera y se intensifica alcanzando su máximo en verano. La estratificación, en verano, es más acusada en las inmediaciones de la presa con temperaturas en superficie de 24-27°C y de 14-16°C en el fondo. En esta estación del año la termoclina se sitúa entre los 14 y 15 m de profundidad. La estratificación puede producir una disminución del oxígeno llegando a producirse condiciones de anoxia. En otoño la columna de agua se mezcla y en invierno la temperatura llega a ser uniforme en el eje vertical (Prats et al., 2010a).

Inmediatamente después aguas abajo del embalse de Mequinenza se encuentra el de Ribarroja cuya presa fue terminada en 1969 y está situada en la localidad de Ribarroja d'Ebre, provincia de Tarragona. El embalse tiene una capacidad de 210 hm³ y 35 km de largo (Prats et al., 2010a). Los afluentes del Ebro que desembocan en este embalse son el Cinca-Segre (confluyen 8 km antes de su desembocadura) (Roura et al., 2008) y el Matarraña. El embalse presenta dos brazos formados por la desembocadura de dichos ríos, el formado por el río Segre se sitúa en la margen izquierda de la zona de cola del embalse mientras que el del Matarraña se encuentra en la zona cercana a la presa por la margen derecha (CHE, 2006c).

Las dos entradas principales de agua al embalse provienen del embalse de Mequinenza y del Cinca-Segre. Estas entradas son de un orden de magnitud similar durante gran parte del año, pero en invierno la del río Ebro desde Mequinenza suele ser significativamente mayor. Debido al bajo tiempo de residencia del agua las características de estas entradas determinan el comportamiento hidrodinámico del embalse. Ribarroja presenta una leve estratificación durante el verano ya que la temperatura en superficie es de 24-27°C y la del fondo de 18-21°C. La termoclina se sitúa

entre los 14 y 21 m de profundidad. Durante este periodo del año el agua que entra desde Mequinzenza es más fría que la del Segre y por tanto se hunde y fluye por el fondo mientras que la del Segre flota y fluye por la superficie. En el fondo pueden darse condiciones de anoxia. En invierno la temperatura en la columna de agua es uniforme siendo los valores mínimos de 11°C (Navarro et al., 2006; Prats et al., 2010a).

El embalse de Flix se sitúa en el término municipal del mismo nombre en la provincia de Tarragona. La presa fue construida en 1948. Este embalse con una capacidad de 11 hm³ y 13 km de longitud es el menor de los tres (Prats et al., 2010a; CHE, 2009c). La capacidad de almacenamiento de Flix es pequeña en relación con la de los otros dos embalses, y su tiempo de residencia es bajo, solo unas horas. Como consecuencia, su comportamiento no es el típico de un embalse pero tampoco es totalmente el de un río sino más bien el de un tramo de río con una pequeña presa o un azud (Prats et al., 2010a).

El embalse de Flix está altamente contaminado debido a la presencia de una planta química productora de compuestos organoclorados operativa desde principios del siglo XX en la margen derecha del río. Los vertidos procedentes de esta instalación industrial han resultado en la deposición de entre 200,000 y 300,000 toneladas de residuos en el lecho del embalse. Los contaminantes industriales presentes en Flix son una mezcla de metales pesados (principalmente mercurio), organoclorados (hexaclorobenceno, pentaclorobenceno, DDTs, polychlorobifenilos, polychloronaftalenos y polychloroestirenos) y ²¹⁰Pb radioactivo. Estos contaminantes se sabe que son transportados aguas abajo, principalmente al ser movilizados durante las crecidas, llegando a la zona del delta del Ebro, a 90 km del embalse (Amaral et al., 1996; Benejam et al., 2010).

La presencia del sistema de embalses produce una alteración directa del régimen termal del río ya que tienen un efecto estacional sobre la temperatura del agua. El embalse de Mequinenza produce un aumento de la temperatura en otoño e invierno y una disminución en primavera y verano. Ribarroja y Flix presentan el comportamiento contrario. Como resultado, la temperatura del agua que sale del sistema de embalses en primavera y verano es más fría que la que entra al embalse de Mequinenza con una diferencia máxima de 3.5-4°C en Junio-Julio. En otoño e invierno la situación es la contraria, el agua que sale de los embalses puede ser 3-3.5°C más caliente que la que entra (Prats et al., 2010b).

Entre las importantes modificaciones que provoca la presencia de los embalses en la dinámica fluvial del bajo Ebro se encuentran los cambios en el régimen hidrológico. Se ha verificado un aumento en la estabilidad del caudal del río a nivel estacional. Dicho caudal se situó por debajo de los 250 m³/s la mayor parte del tiempo entre los años 2000 y 2006, siendo raramente inferior a los 80 m³/s. El límite inferior es el requerido para asegurar la concesión de la central nuclear de Ascó y los canales del delta del Ebro. También se ven modificados los caudales diarios y semanales presentando oscilaciones cíclicas relacionadas con la gestión hidroeléctrica, siendo mayor el caudal en los días y horas de mayor demanda hidroeléctrica (Prats et al., 2009). Al comparar datos históricos con datos recientes se ha podido ver que actualmente se han reducido las riadas de gran magnitud que tenían lugar en otoño-invierno y aparecen pequeñas riadas en primavera y principios de verano tras producirse el deshielo en el Pirineo y por un incremento del caudal mínimo en verano (Sanchez & Ibáñez, 2008).

Los embalses de Mequinenza y Ribarroja constituyen una discontinuidad importante en el transporte de sedimentos del río. Modifican la cantidad y

composición de sólidos en suspensión, aumentando el porcentaje de materia orgánica particulada que transporta el río. El 95% de los sólidos en suspensión, el 97% si consideramos solo la fracción inorgánica, que transporta el río a su llegada a Mequinenza son retenidos en dicho embalse. En el embalse de Ribarroja se retienen un 41%, la capacidad de retención en este caso es menor que en Mequinenza debido al menor tiempo de retención del agua (Tabla 3.1). El grueso del transporte de materiales sólidos y de la sedimentación de estos en los embalses tiene lugar durante los episodios de crecida. De forma global, la disminución del caudal sólido del río en estos dos embalses es del 71%. Todo esto afecta tanto a la capacidad de los embalses como a la configuración morfológica del río aguas abajo y al delta (Roura et al., 2008). La reducción en el transporte de sedimentos da lugar a un déficit de sedimentos en la zona deltaica causando un aumento en la erosión de las zonas costeras y el descenso en la elevación de la plana deltaica (Ibáñez et al., 1996).

Otros patrones se ven afectados por los embalses, como es el caso del de clorofila planctónica que aumenta desde la cabecera del río hasta Mequinenza donde disminuye (Sabater et al., 2008). La conductividad también aumenta desde la zona de cabecera ($\sim 200 \mu\text{S}/\text{cm}$) hasta la ciudad de Zaragoza ($\sim 2500 \mu\text{S}/\text{cm}$) debido a la entrada de grandes cantidades de cloruros y sulfatos resultantes del lavado del sustrato predominantemente yesífero de la Depresión del Ebro. La conductividad disminuye tras los embalses (por debajo de $900 \mu\text{S}/\text{cm}$) debido a la entrada de agua desde el Cinca-Segre, cuyas aguas provenientes del área pirenaica tienen una conductividad baja, y a los procesos internos que ocurren en los embalses (Sabater et al., 2008). La densidad de macrófitos sumergidos se ha visto aumentada en el tramo inferior del Ebro y se atribuye a la reducción y regulación del caudal del río, la disminución de la concentración de fósforo

y la de sólidos en suspensión aguas abajo de los embalses (Ibáñez et al., 2008; Prats et al., 2009).

3.1.2 El tramo fluvial

La hidrología, geomorfología y ecología del tramo del bajo Ebro situado aguas abajo de los embalses de Mequinenza, Ribarroja y Flix están fuertemente condicionadas por la presencia del sistema de embalses (Sanz Montero et al., 2001; Batalla et al., 2004; Vericat & Batalla, 2006). Debido a todas las alteraciones que produce la regulación del río en este tramo (magnitud, frecuencia y duración de las crecidas (Batalla et al., 2004), dinámica de los sedimentos (Vericat & Batalla, 2006), régimen termal y geoquímica (Ibáñez et al., 1995; Sabater et al., 2008; Prats et al. 2010b)) se considera como el impacto de origen antrópico más importante que afecta a este sistema.

El régimen termal también se ve alterado además de por los embalses, como se explicó con anterioridad, por la presencia de la central nuclear de Ascó que produce un aumento de la temperatura alrededor de 3°C, dependiendo de la descarga de agua. En primavera y verano el efecto de los embalses y el de la central nuclear son de signo contrario por lo que en parte se contrarrestan (Prats et al., 2010b).

Existen, también, otras alteraciones que afectan al sistema como la extracción de agua (Ibáñez & Prat, 2003), los cambios en el uso del suelo, la contaminación industrial (Benejam et al., 2010; Cid et al., 2010; Alcaraz et al., 2011), la introducción de especies invasoras (Navarro et al., 2006), la

eutrofización y, más recientemente, el proceso de oligotrofización (Ibáñez et al., 2008; 2012).

En relación a la concentración de nutrientes disueltos en el agua del bajo Ebro, desde finales de la década de 1990 se ha detectado una disminución, especialmente de fósforo. Esta disminución se debe en gran parte a la puesta en marcha de plantas de tratamientos de aguas residuales con tratamiento terciario en las ciudades más importantes de la cuenca como Zaragoza (Ibáñez et al., 2008). El tramo bajo del Ebro ha pasado de ser un sistema en el que dominaba el fitoplancton a uno en que dominan los macrófitos. La disminución de la concentración de fósforo es la principal causa del descenso de la concentración de clorofila y el consiguiente aumento de la transparencia del agua que han desencadenado la proliferación de macrófitos (Ibáñez et al., 2012).

3.1.3 Las comunidades biológicas

Como ocurre en la mayor parte de la cuenca del Ebro, las comunidades biológicas del tramo final del río Ebro se caracterizan principalmente por la presencia de un gran número de especies alóctonas muchas de ellas invasoras.

Las comunidades de peces del tramo bajo del Ebro se puede decir que son “comunidades centroeuropeas”. La mayor parte de las especies son introducidas: alburno, black bass, carpa, gardí (*Scardinius erythrophthalmus* (Linnaeus, 1758)), el pez sol, rutilo (*Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758)) y siluro. Asimismo hay algunas especies autóctonas el blenio (*Salaria fluviatilis* (Asso, 1801)), el barbo del Ebro (*Luciobarbus graellsii* (Steindachner, 1866)) y la anguila (*Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758))

(CHE, 2008a; 2008b; Kottelat & Freyhof, 2007). Además de las especies autóctonas antes citadas que pueden estar presentes en todo el bajo Ebro, en la zona fluvial más próxima a la desembocadura encontramos el gobio (*Gobio lozanoi* Diadrio & Madeira, 2004) y el bagre (*Squalius laietanus* (Doadrio, Kottelat & de Sostoa, 2007)) (datos sin publicar; Kottelat & Freyhof, 2007). Entre las especies autóctonas cabe destacar el pez fraile o blenio, catalogada “en peligro” de extinción según la IUCN, incluida en el Convenio de Berna (anejo III) y catalogada como de “especial interés” en el Catálogo Nacional de Especies Amenazadas. El blenio resulta de suma importancia ya que se ha demostrado que puede ser hospedador de los gloquídios de *Margaritifera auricularia* (Spengler, 1973), también incluida en el Catálogo Nacional de Especies Amenazadas en la categoría de "en peligro de extinción", en la Directiva Hábitats (Anexo IV) y en el Convenio de Berna (Anejo II) (Araujo et al 2001). En general, las comunidades están dominadas por pequeños ciprínidos gregarios, alburnos y rutilos y su principal predador, la lucioperca. Siluros y carpas juegan un papel importante, con sus grandes tamaños, en la biomasa de la comunidad. (CHE, 2008a, 2008b).

En el caso de la zona fluvial más cercana a la desembocadura la comunidad piscícola está compuesta, además de por especies dulceacuícolas, por algunas de origen marino que están adaptadas a las fluctuaciones ambientales (Sabater et al., 2010). La lubina (*Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758)), el mujol (*Mugil cephalus* Linnaeus, 1758) y la llisa calua (*Liza ramada* (Risso, 1827)) habitan zonas costeras y estuarios y a la vez son capaces de internarse en el río encontrándose a decenas de kilómetros de la desembocadura.

En cuanto al resto de comunidades bióticas los estudios realizados en los embalses son escasos y sesgados, basándose normalmente en un único

muestreo. A grandes rasgos la comunidad fitoplanctónica en Mequinenza y Ribarroja en el verano de 2009 estuvo formada por los siguientes taxones: chlorophyta, bacillariophyceae, cryptophyta, cyanobacteria y dynophyta. Además en Ribarroja aparece el taxón euglenofita mientras que en Mequinenza aparecen chrysophyceae y conjugatophyceae. La comunidad es menos diversa en el embalse de Flix apareciendo únicamente 4 taxones bacillariophyceae, cryptophyta, cyanobacteria y chlorofita. La concentración de clorofila fitoplanctónica fue de 4.54 $\mu\text{g/L}$ en Mequinenza, 20.49 $\mu\text{g/L}$ en Ribarroja y 1.15 $\mu\text{g/L}$ en Flix (CHE 2009a, 2009b, 2009c).

La comunidad zooplanctónica en el periodo estival de 2009 estuvo compuesta en los tres embalses por especies pertenecientes a 4 grupos taxonómicos: rotífera, cladóceros, copépodos y moluscos (CHE 2009a, 2009b, 2009c). La mayor diversidad de especies la encontramos en Mequinenza con 18 diferentes de las cuales el rotífero *Pompholyx sulcata* (Hudson, 1885) fue el de mayor densidad y el cladóceros *Bosmina longirostris* (OF Müller 1785) el de mayor biomasa total. Además el 7,3% de la densidad zooplanctónica fueron larvas de mejillón cebra (CHE 2009a). En Ribarroja aparecieron 16 especies diferentes de las cuales el mejillón cebra (larvas) fue la de mayor densidad y biomasa total (CHE 2009b). La muestra zooplanctónica de Flix está compuesta por 11 especies de las cuales el copépodo *Acanthocyclops americanus* (Marsh, 1892) fue el de mayor densidad (42% del total) y biomasa total. También aparecen larvas de mejillón cebra siendo en este caso un 15.6% de la densidad total de la muestra (CHE 2009c).

Los estudios realizados en el tramo de aguas lóxicas objeto de estudio son más completos que los realizados en el caso de los embalses por ello se conoce mejor la composición y estructura de las diferentes comunidades

biológicas. La comunidad de macroinvertebrados bentónicos del tramo fluvial del bajo Ebro está dominada por oligoquetos (Tubificidae y Naididae), quironómidos y por una especie invasora, la almeja asiática. También aparecen filtradores como *Hydropsyche exocellata* Dufour, 1841 y *Ephoron virgo* (Olivier, 1791), colectores como *Caenis* spp. y ramoneadores como *Theodoxus fluviatilis* (Linnaeus, 1758) (Cid et al., 2008; Nebra et al., 2011). Como ya se ha citado, en el tramo bajo del Ebro es normal encontrar grandes densidades de macrófitos. Estos macrófitos favorecen la proliferación masiva de la mosca negra (*Simulium erythrocephalum* (De Geer, 1776)) (Ibáñez et al., 2008; 2012) la cual está causando serios problemas de salud pública en la zona. Los macrófitos más abundantes son *Potamogetum pectinatus* Linnaeus 1753, *Myriophyllum spicatum* Linnaeus 1753 y *Ceratophyllum demersum* Linnaeus 1753. El mayor crecimiento se produce en verano cuando el nivel del agua suele ser más bajo y las temperaturas más altas (Sabater et al., 2010).

Hasta finales de los años 80 del pasado siglo, la composición de la comunidad fitoplanctónica era similar a la actual pero la abundancia era mayor debido a la mayor concentración de fosfatos. Actualmente aguas abajo de los embalses encontramos principalmente diatomeas céntricas y clorofitas coloniales y unicelulares como *Cyclotella* sp., *Stephanodiscus* sp., *Coelastrum microporum* Nägeli 1855, *Pediastrum* sp., *Gymnodinium* sp. y *Peridinium* sp. (Sabater & Muñoz, 1990; Sabater et al., 2008; 2010).

La comunidad de algas bentónicas en esta zona del río está dominada principalmente por *Cladophora* sp. y por una gran variedad de diatomeas. Entre las especies que se pueden encontrar las más abundantes son *Amphora pediculus* (Kützing) Grunow 1880, *Cocconeis placentula* var. *lineata* (Ehrenbergh) Van Heurck 1885, *Navicula cryptotenella* Lange-Bertalot 1985, *Nitzschia dissipata* (Kützing) Grunow 1862, *N. palea*

(Kützing) W.Smith 1854 y *N. inconspicua* Grunow 1862 (comunicación personal de Rosa Trobajo ver Cid, 2010; Sabater et al., 2010).

3.2 EL MEJILLÓN CEBRA EN LOS EMBALSES DEL BAJO EBRO

3.2.1 Trabajo de campo y procesamiento de las muestras

A lo largo de un año, entre Junio de 2008 y Mayo de 2009, se llevaron a cabo campañas mensuales de muestreo en las cuales se muestrearon un total de 15 puntos distribuidos entre los tres embalses del bajo Ebro: siete en Mequinenza (M1-M7), cinco en Ribarroja (R1-R5) y tres en Flix (F1-F3) (Fig. 3.1).

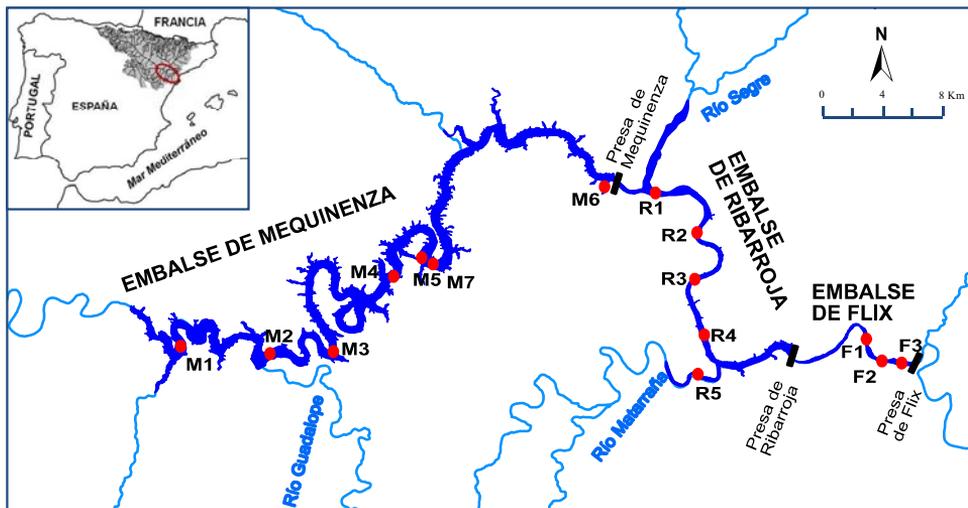


Figura 3.1: Tramo del bajo Ebro donde se localiza el área de estudio. Los puntos rojos señalan cada una de las estaciones de muestreo situadas en los embalses de Mequinenza (M), Ribarroja (R) y Flix (F).

A lo largo del periodo de estudio se recogieron mensualmente, en tres puntos dentro de cada embalse, muestras de la columna de agua para el recuento de larvas planctónicas de mejillón cebrá. Para ello se realizaron arrastres verticales mediante una manga de plancton tipo Wisconsin (Fig. 3.2) de 55 μm de luz de malla. La profundidad del arrastre varió en función del punto de muestreo correspondiéndose con la máxima profundidad a la que se colocó el testigo para determinar la densidad de individuos sésiles (Fig. 3.3): 12 m (M3, M4, R3 y R4); 6 m (M7 y R5) (Fig. 3.1). Debido a la menor profundidad del embalse de Flix los arrastres se realizaron únicamente a 3m (F1, F2 y F3). Se obtuvieron tres replicas de cada punto de muestreo. El volumen de agua muestreado se calculó mediante la siguiente fórmula:

$$\text{Volumen (m}^3\text{)} = \pi r^2 \times h$$

Donde r fue el radio de apertura de la red de plancton en metros y h la profundidad del arrastre. (Claudi & Mackie, 1994). El recuento de larvas planctónicas se realizó con la ayuda de una lupa binocular de 80x aumentos diferenciando tres estadios larvarios: velígera (con forma de D), umbonal y pedivelígera. Cada uno de los estadios pudo ser identificado mediante caracteres morfológicos (Mardsen, 1991; Nichols & Black, 1994; Zebra Mussel Information System).

La densidad (individuos/ m^2) de individuos sésiles se estimó a partir del recuento de los individuos presentes en un sistema de testigos con placas de metacrilato instalados en los puntos de muestreo. En la figura 3.3 podemos observar la estructura de dichos testigos, la parte de metacrilato que aparece en gris queda en contacto con el agua pudiendo fijarse a ella las larvas de mejillón cebrá que pudieran estar presentes. Dependiendo del punto de muestreo se colocaron dos (M1, M2, M5, R1, R2, F1 y F2) o tres (M3, M4, R3 y R4) placas situadas a 1 m (superficie), 6 m (medio) y 12 m

(profundidad) cada una de ellas dividida en 3 cuadrados de 10 x 10 cm (Fig. 3.3 y 3.4). Las placas se cambiaron mensualmente a lo largo del periodo de estudio. Para el recuento de individuos se establecieron tres clases de tallas en función del estadio de desarrollo: adultos (> 6 mm), juveniles (entre 6 mm y 500 μm) y larvas plantígradas (< 500 μm). Los testigos empleados son usados por las autoridades competentes para el seguimiento de la invasión en masas de agua ya colonizadas, como es el caso de Mequinenza y Ribarroja, así como para la detección temprana en aquellas en riesgo de serlo.

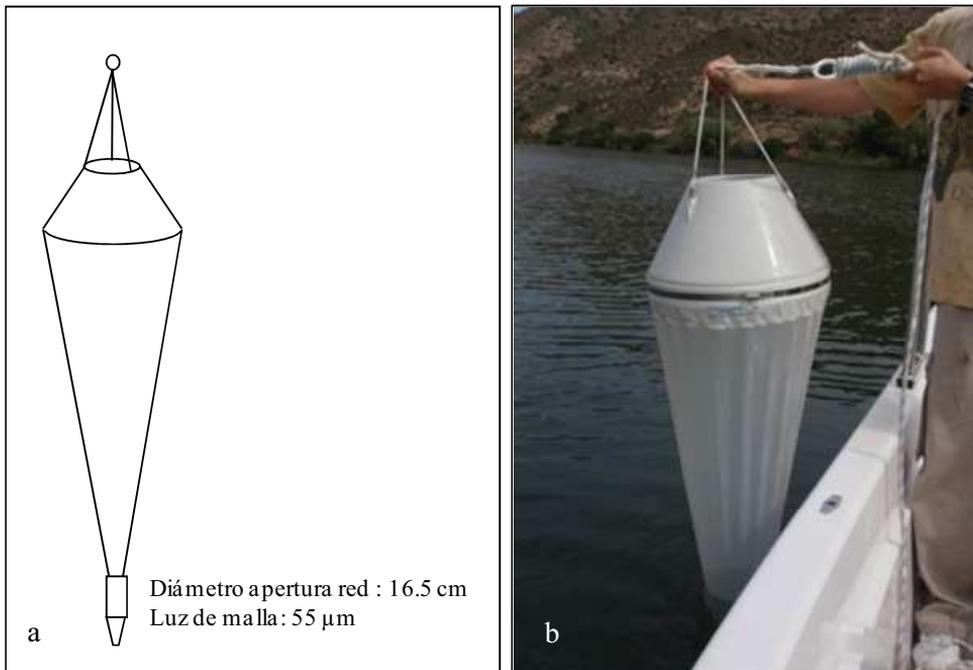


Figura 3.2: (a) Esquema de la red de plancton empleada. (b) Utilización de la red durante el desarrollo de uno de los muestreos.

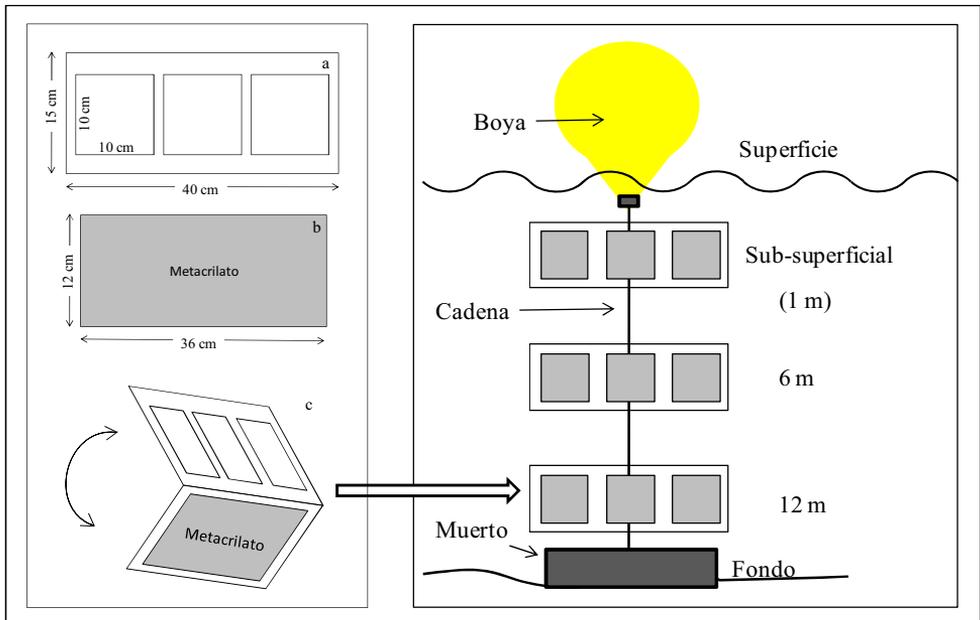


Figura 3.3: Representación esquemática de los testigos empleados. En este caso las placas están colocadas a 1 m, 6 m y 12 m de la superficie. Cada placa presenta tres ventanas (a) que dejan expuesto el metacrilato (b) al colocarse sobre éste (c).

Para cada uno de los puntos de muestreo se obtuvieron algunos descriptores abióticos. Mediante una sonda multiparamétrica (YSI modelo 6600 V2) se midieron los parámetros físico - químicos de la columna de agua a cada una de las profundidades de los sustratos artificiales (temperatura ($^{\circ}\text{C}$), pH, conductividad (mS/cm), clorofila total ($\mu\text{g/l}$), potencial de oxidación-reducción (E) (mV), oxígeno disuelto (mg/l) y turbidez (NTU)).



Figura 3.4: (a) Detalle de una de las placas situadas en el sistema de testigos en el momento de su recogida. (b) Vista de una placa recién colocada en la estructura del testigo. (c) Vista posterior de uno de los testigos.

Las distancias de cada uno de los testigos a la presa de su embalse se calcularon mediante la herramienta de medición del Sistema de Información Geográfico SIGPAC. El nivel del embalse se obtuvo del Sistema Automático de Información Hidrológica de la Confederación Hidrográfica del Ebro (ver www.chebro.es).

3.2.2 Análisis estadístico de los datos

El tratamiento estadístico de los datos obtenidos se inició con un análisis exploratorio mediante Análisis de Componentes Principales (PCA). La PCA es una de las técnicas de análisis multivariante más comúnmente usadas para reducir la dimensión del conjunto de datos mediante la explicación de las correlaciones existentes entre las variables y a través de una serie de factores o componentes principales subyacentes con la mínima pérdida de información posible (Vega et al., 1998; Wunderlin et al., 2001). Esta técnica, permitió examinar la relación entre las variables analizadas: densidad de larvas planctónicas mensuales en los diferentes estadios muestreados y parámetros físico – químicos. El test de Kaiser-Meyer-Olkin (KMO) se usó para ver la adecuación de la PCA. El estadístico KMO varía entre 0 y 1, un valor superior a 0.5 es adecuado. Cuanto más cercano a 1 sea mayor será la utilidad de la PCA (Parinet et al., 2004).

A continuación se quiso determinar si existían diferencias en la densidad de cada uno de los estadios larvarios planctónicos entre embalses y meses, así como entre puntos de muestreo y meses, estas hipótesis se contrastaron mediante Análisis Multivariante de la Varianza (MANOVA). El MANOVA es un método de inferencia estadística que permite determinar la existencia de diferencias entre grupos a partir de múltiples variables métricas (Rodríguez Jaume & Mora Catalá, 2001). En nuestro caso los grupos son embalses, meses y puntos de muestreo y las variables la densidad de larvas con forma de D, umbonales y pedivelígeras. Como última parte del análisis de varianza se emplearon análisis Post-Hoc (LSD) cuya finalidad fue determinar cuál o cuáles de los diferentes niveles del factor son los que difieren entre sí (Rodríguez Jaume & Mora Catalá, 2001). De esta forma pudimos observar detalladamente las diferencias

entre los tres embalses y entre cada una de las estaciones de muestreo para cada estadio larvario.

Mediante regresión múltiple (*forward stepwise*) se analizó la posible relación entre las variables ambientales (parámetros físico – químicos y nutrientes) y la abundancia de mejillón cebra en los embalses de Mequinenza, Ribarroja y Flix. Este tipo de análisis ha sido usado reiteradamente para la creación de modelos que permitieron explicar la variación de parámetros poblacionales o biológicos a través de la combinación de parámetros ambientales (ver Hincks & Mackie, 1997; Steward & Garcia, 2002; Jones & Ricciardi, 2005; Jokela & Ricciardi, 2008; Naddafi et al., 2010). Dado que la temperatura es una variable ambiental clave para el mejillón cebra, a continuación, se quiso pronosticar la probabilidad de que aparezcan o no larvas de mejillón cebra en función de dicha variable. En el caso de este tipo de datos donde la variable respuesta fue recodificada como un vector de unos y ceros que representan presencia y ausencia de la especie se utilizó la regresión logística (Zuur et al., 2007).

A continuación se analizó el comportamiento de los individuos fijos al sustrato a lo largo del periodo de estudio. Para llevar a cabo el tratamiento estadístico se eliminaron las densidades obtenidas a 12 m debido a la insuficiencia de datos válidos y se utilizaron solamente las larvas plantígradas ya que la fijación mensual de adultos y juveniles a los testigos está también condicionada por el movimiento activo de los individuos (Toomey et al. 2002) desde la cadena de sujeción de cada una de las boyas a las placas. Se trabajó solo con los datos obtenidos en el embalse de Mequinenza dado que no se encontró ninguna larva sésil en los testigos de Ribarroja (ver tabla 4.2).

En primer lugar se trató de detectar la existencia de diferencias en la abundancia relativa de larvas plantígradas entre meses y puntos de muestreo aplicando sendos ANOVAs. A continuación y basándonos en el trabajo realizado por Ramcharan et al., (1992) se desarrollaron tres modelos estadísticos diferentes para predecir la presencia y abundancia de larvas plantígradas de mejillón cebrá en el embalse de Mequinenza. El objetivo del primer modelo fue predecir la presencia/ausencia de larvas así como determinar cuáles de las variables fisicoquímicas e hidromorfológicas disponibles cuantificaban mejor las diferencias entre un grupo u otro. Para ello en primer lugar se transformaron los datos de abundancia en datos binarios (0=ausencia/ 1=presencia). Una vez transformados los datos se realizó un Análisis Discriminante (AD) (*forward stepwise*). El modelo obtenido mediante AD fue evaluado por el método de validación cruzada (*cross-validation*). El segundo modelo, también AD (*forward stepwise*), fue similar al anterior pero en este caso fue usado para predecir la ocurrencia de densidades bajas (0-300 individuos/m²) y altas (>300 individuos/m²). Para ello se recodificó la variable densidad en los tres grupos citados. En estos dos primeros modelos se optó por el AD ya que la variable dependiente era categórica siendo las categorías cada uno de los grupos establecidos *a priori*. Por el contrario en el caso del tercer modelo la variable dependiente es continua por lo que fue desarrollado mediante Regresión Lineal Múltiple (*forward stepwise*). La finalidad de este tercer modelo fue predecir la densidad (individuos/m²) de larvas plantígradas y buscar posibles relaciones entre dicha densidad y las variables fisicoquímicas e hidromorfológicas de la masa de agua.

Para poder realizar los tratamientos estadísticos descritos se comprobó el cumplimiento de las condiciones de normalidad y homogeneidad de varianzas de todos los datos. Al no cumplir los datos los requerimientos

anteriores para mejorar la linealidad y la homogeneidad de varianzas se aplicó una transformación logarítmica a todas las variables a excepción de las porcentuales cuya transformación fue raíz cuadrada,. Todos los análisis descriptos fueron realizados mediante el paquete estadístico PASW (SPSS) Statistics 18.

3.3 EL MEJILLÓN CEBRA EN EL TRAMO FLUVIAL DEL BAJO EBRO

3.3.1 Trabajo de campo y procesamiento de las muestras

Se recolectaron individuos adultos de mejillón cebra en el cauce principal del río Ebro entre las localidades tarraconenses de Amposta y Ascó. El muestreo se llevó a cabo durante los meses de Agosto y Septiembre de 2008. Se fijaron 10 estaciones de muestreo (E1-E10) (Fig. 3.5) en cada una de las cuales se tomaron las muestras de individuos con la ayuda de dos buzos experimentados. Los puntos E3, E6 y E8 corresponden a sustratos artificiales (puentes) y el resto a sustratos naturales de diferente naturaleza. El muestreo realizado fue de tipo aleatorio estratificado. En cada punto se tomaron muestras a cada metro abarcando toda la profundidad de la columna de agua. Para la recolección de los individuos se utilizó un marco metálico de 25 x 25 cm (Fig. 3.6). En cada punto de muestreo, se colocó el marco aleatoriamente sobre el sustrato a cada metro de profundidad y se recogieron todos los individuos que se encontraron dentro del marco. Se realizaron tres replicas de cada muestra.

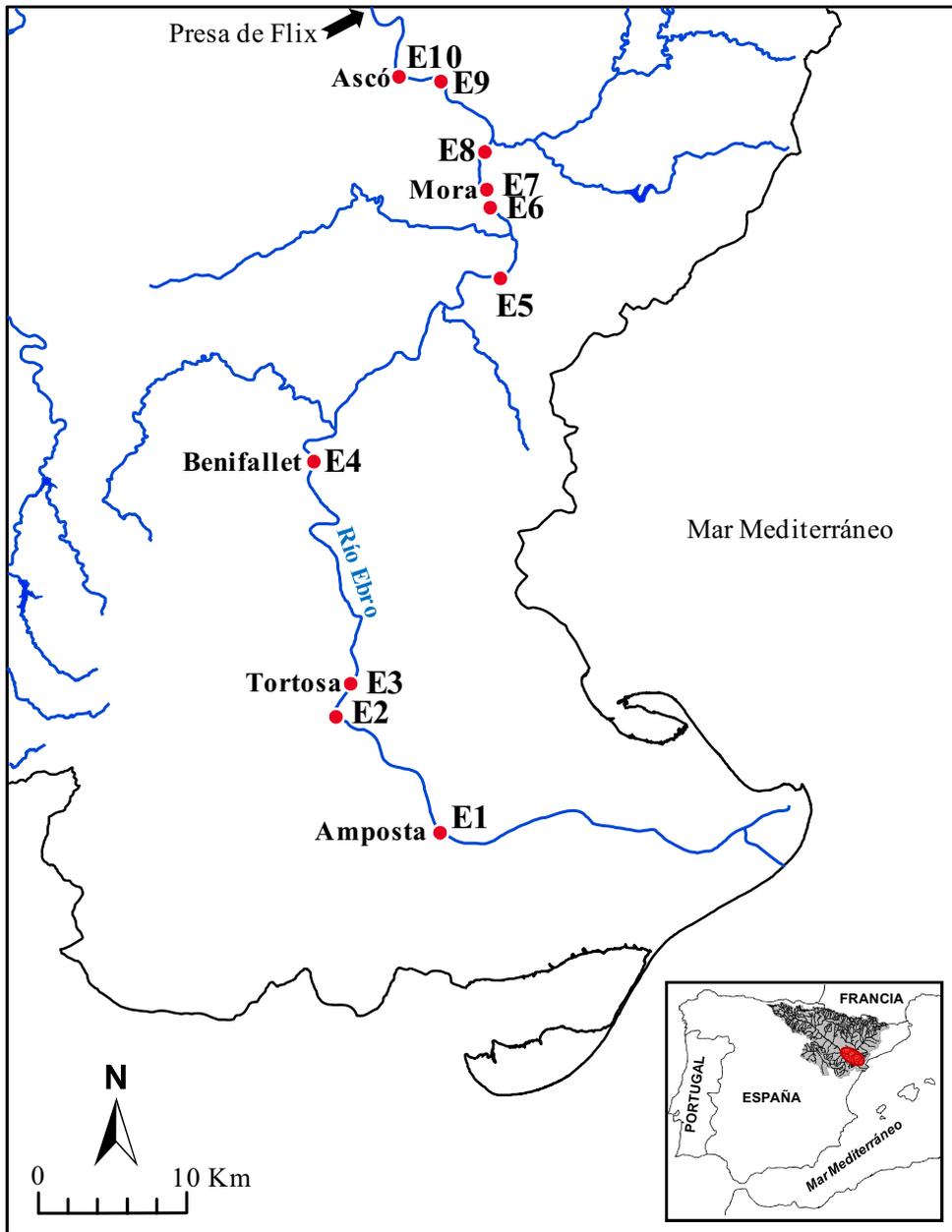


Figura 3.5: Tramo del bajo Ebro donde se localiza el área de estudio. Los puntos rojos sitúan cada una de las estaciones de muestreo.

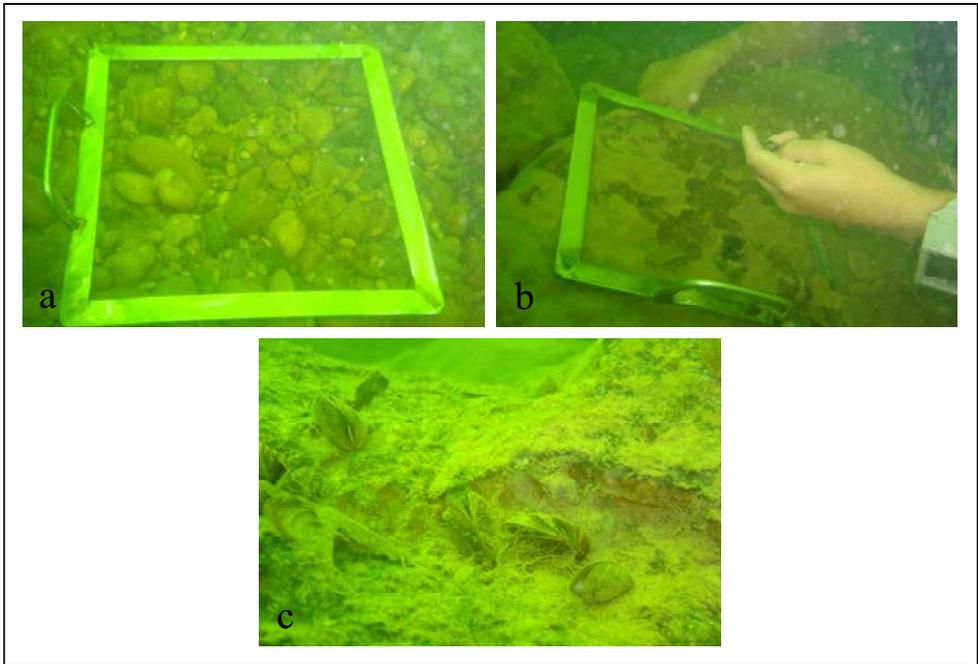


Figura 3.6: Imágenes subacuáticas de los muestreos realizados en el tramo fluvial del bajo Ebro. (a) Marco empleado para delimitar cada una de las unidades muestrales. (b) Recolección de individuos durante el desarrollo de los muestreos. (c) Ejemplo de individuos adultos en el tramo fluvial del bajo Ebro.

De la misma forma que en el caso de los muestreos en embalses, se caracterizó cada uno de los puntos mediante toma de una serie de parámetros físico – químicos de la columna de agua. Se tomaron datos a cada metro de profundidad de temperatura ($^{\circ}\text{C}$), pH, clorofila total ($\mu\text{g/l}$), porcentaje de saturación de oxígeno (%) y salinidad (ppt) para ello se empleo una sonda multiparamétrica (YSI modelo 6600 V2). Además, se midió la velocidad del agua (m/s) a cada metro de profundidad con un correntímetro. También se calcularon las distancias de cada uno de los puntos de muestreo a la presa del embalse de Flix, para ello se usó la herramienta de medición del Sistema de Información Geográfico SIGPAC.

3.3.2 Análisis estadístico de los datos

Los análisis detallados a continuación se llevaron a cabo mediante el paquete estadístico STATISTICA 8.0. El objetivo principal de dichos análisis fue relacionar los factores abióticos del medio con la presencia y abundancia de mejillón cebra en el tramo estudiado. En primer lugar se realizó un estudio gráfico para conocer la evolución de los factores abióticos muestreados a lo largo de todo el tramo y así poder identificar su comportamiento a lo largo de éste. A continuación y mediante ANOVAs, se quiso determinar la existencia de diferencias en la densidad media de individuos de mejillón cebra entre puntos de muestreo y profundidades. Se realizaron también análisis Post-Hoc LSD para determinar la existencia de diferencias significativas individuales entre puntos de muestreo y profundidades. También mediante ANOVAs se quiso comprobar la existencia de diferencias entre sustratos, diferenciando exclusivamente los de origen natural de los de origen artificial. Las dificultades técnicas que entrañaba el muestreo subacuático no permitieron realizar una caracterización más exhaustiva del tipo de sustrato ni recoger muestras de éste.

El siguiente paso para llegar al objetivo marcado, fue el desarrollo de diferentes modelos estadísticos basados de nuevo en el trabajo realizado por Ramcharan et al. (1992). En este caso se desarrollaron dos modelos, ambos mediante Análisis Discriminante (AD) (*forward stepwise*). Los modelos obtenidos fueron evaluados por el método de validación cruzada (*cross-validation*). El objetivo del primer modelo fue predecir la presencia de individuos así como determinar las variables fisicoquímicas e hidromorfológicas que cuantificaban mejor las diferencias entre un grupo y otro. Para realizar este primer análisis se utilizaron todas las muestras

obtenidas y se recodificó la variable densidad en una nueva con dos únicos valores donde el 0=ausencia y 1=presencia. El segundo modelo, fue similar al anterior pero su finalidad fue predecir la abundancia de la especie. En este caso se extrajeron del análisis las muestras en las que la especie estaba ausente y se dividió el resto en categorías de abundancia: baja (1-160 individuos/m²), intermedia (160-500 individuos/m²) y alta (>500 individuos/m²).

Con el mismo fin que en casos anteriores se transformaron los datos de la siguiente manera: logaritmo para variables con valores absolutos y raíz cuadrada para aquellas con valores porcentuales.

3.4 TASA DE FILTRACIÓN DE MEJILLÓN CEBRA ADULTO

3.4.1 Desarrollo del experimento

El cálculo de la tasa de filtración de mejillón cebrado es importante a la hora de poder determinar el posible impacto que tiene la especie sobre las masas de agua colonizadas (ver pág. 37). En la presente tesis, además de por el propio conocimiento en sí, el cálculo de la tasa de filtración fue un paso previo al desarrollo de un modelo poblacional anual del mejillón cebrado en los embalses del Bajo Ebro. Modelos poblacionales similares han demostrado tener una gran sensibilidad a los cambios de este parámetro (Casagrandi et al., 2007) y por tanto su cálculo es importante para realizar un ajuste óptimo del modelo a las masas de agua objeto de modelización.

A grandes rasgos hay dos aproximaciones diferentes a la determinación cuantitativa del volumen de agua bombeada por un animal filtrador. Los métodos directos se basan en la intercepción y medida de la corriente de agua de la que se alimentan los individuos. Los métodos indirectos se basan en la tasa de eliminación de partículas de un volumen conocido de suspensión (Coughlan, 1969; Riisgard, 2001). La tasa calculada de esta última forma es una función de la corriente de agua que los individuos hacen pasar a través de sus sifones y la retención, y se denomina “tasa de filtración” para distinguirla de la “tasa de bombeo” calculada mediante los métodos directos (Coughlan, 1969).

La tasa de filtración del mejillón cebrado se calculó mediante el método de clarificación (*Clearance method*). Este método indirecto ha sido usado en un gran número de estudios para medir la tasa de filtración en bivalvos en los cuales se ha revelado como un método fiable (Riisgard, 2001). Se basa

en la pérdida de partículas presentes en la columna de agua de forma simultánea a la actividad filtradora, en este caso, del mejillón cebra.



Figura 3.7: Localización fotográfica del punto de recolección de individuos de mejillón cebra para el cálculo de la tasa de filtración en el embalse de Flix (Ribarroja, Tarragona).

Para el desarrollo del experimento se utilizaron individuos adultos recogidos en la zona de cola del embalse de Flix, concretamente en el embarcadero de la localidad de Ribarroja (Tarragona) (Fig. 3.7 y 3.8) en el mes de Mayo de 2011. A la hora de su recolección, se separó el viso cuidadosamente con un bisturí. Los individuos se trasladaron al laboratorio en condiciones de humedad, temperatura constante y ausencia de luz. Además se recogió agua en el punto de muestreo que también fue trasladada al laboratorio y conservada en nevera a 2°C. Los mejillones recogidos se aclimataron manteniéndolos durante un día en dos acuarios con aireación y agua procedente del lugar de recolección. Durante el periodo de experimentación se cambió el agua de los acuarios una vez al

día. El alimento disponible durante el tiempo que se mantuvieron en el laboratorio (aclimatación y realización del experimento) se limitó al presente en el agua. Este procedimiento permitió observar una condición indispensable para llevar a cabo el experimento, los individuos estaban en su mayoría abiertos y filtrando (Fanslow et al., 1995) al poco tiempo del traslado al laboratorio y durante el desarrollo del experimento. La temperatura del agua se mantuvo a 19-20°C durante el desarrollo del experimento.



Figura 3.8: Imagen de algunos de los individuos recolectados para el experimento.

Se preparó una solución de 1mg/L de Rojo Neutro que fue acidificada con 26µl de HCl al 5% por cada litro de agua. En ambos casos, se colocó cada mejillón en un bote de 250ml con 100ml de solución de Rojo Neutro (1mg/L). Los blancos se realizaron en las mismas condiciones pero sin individuo. En total se realizaran 150 replicas del experimento y 10 blancos

que fueron incubados durante un periodo de 2 horas protegidos de la luz. Se optó por un periodo de experimentación de dos horas porque es tiempo suficiente para observar la desaparición de las partículas y es demasiado corto como para que se produzca un enriquecimiento del medio por efecto del mejillón cebra (Horgan & Mills, 1997). Tras el periodo de incubación se retiraron los individuos del recipiente y se acidificó el medio adicionando HCl al 5% (130µl/100ml de medio). Mediante colorimetría se leyó la absorbancia del medio a 550nm y se realizó una recta patrón con diferentes concentraciones de Rojo Neutro. Interpolando las lecturas obtenidas para cada una de las muestras en la recta patrón (Fig. 3.9) se obtuvo la concentración de colorante.

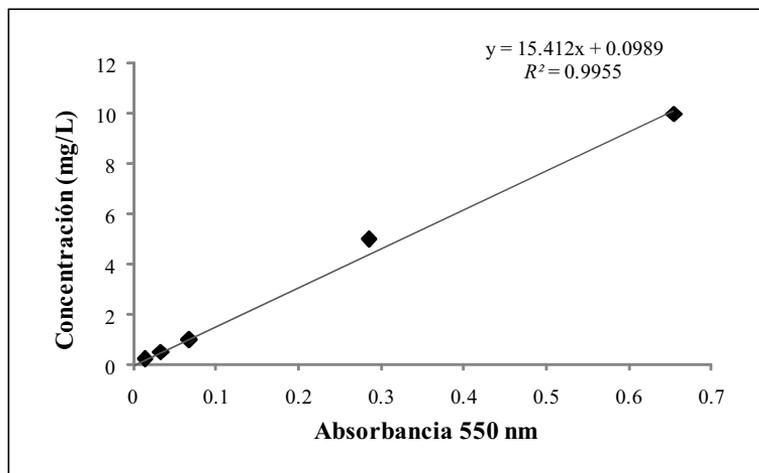


Figura 3.9: Recta patrón para el colorante rojo neutro.

Coughlan (1969) recopiló y revisó las diversas formas en que varios autores habían expresado el declive exponencial de la concentración de partículas con el tiempo. La ecuación empleada para el cálculo de la tasa de filtración (TF) fue una de las descritas por Coughlan (1969) y utilizada

en numerosos estudios para el cálculo de dicha tasa tanto en mejillón cebra como en otros moluscos bivalvos (Kryger & Riisgard, 1988; Reeders et al., 1989; MacIsaac & Sprules, 1991; Fanslow et al., 1995; Roditi & Caraco, 1996; Horgan & Mills, 1997):

$$TF = \frac{Vol}{t} \left[\ln \frac{(Con_0)}{(Con_i)} \right]$$

Siendo TF la tasa de filtración (mL/h), Vol el volumen de solución de rojo neutro utilizado en cada réplica del experimento (mL), t el tiempo de experimentación (h), Con_0 la concentración inicial de rojo neutro (ug/L) y Con_i la concentración final de rojo neutro (ug/L).

Por último se midió la longitud y altura de cada individuo con un calibre vernier de 0.1 mm de precisión. De cada uno de los individuos se obtuvieron además peso fresco de todo el animal y peso fresco sin concha (aproximado a 0.001 g).

3.4.2 Análisis estadístico de los datos

El objetivo del tratamiento estadístico de los datos obtenidos fue la búsqueda de posibles relaciones entre las variables morfométricas de los individuos recolectados y la tasa de filtración. Para alcanzar este objetivo se realizaron análisis de correlaciones de Pearson entre cada una de las variables morfométricas y la tasa de filtración obtenida. Los análisis se realizaron con las variables originales sin transformar. Para realizar estos análisis se utilizó el paquete estadístico STATISTICA 8.0.

3.5 MODELIZACIÓN DE LA DINÁMICA POBLACIONAL ANUAL DEL MEJILLÓN CEBRA EN EL BAJO EBRO

3.5.1 Bases para el desarrollo del modelo conceptual

El ciclo vital del mejillón cebra (ver pág. 28) a grosso modo se puede dividir en tres fases: larvaria, juvenil y adulta. El ciclo comienza con la fertilización externa de los oocitos por el esperma en la columna de agua. El estadio larvario planctónico suele ser relativamente corto (semanas) en comparación con el periodo de vida de los adultos (años). Durante la última parte de la fase de larva velígera se desarrolla el órgano que permite a los individuos fijarse al sustrato, el biso. Al fijarse los individuos comienza la fase juvenil que termina cuando los individuos son sexualmente maduros y por tanto capaces de producir células sexuales. El tiempo que requiere un oocito fertilizado para desarrollarse y ser juvenil es muy variable, puede ser de entre 8 a 240 días, dependiendo de las condiciones ambientales. El tiempo necesario para el desarrollo de los individuos hasta las fases juveniles es inversamente proporcional a la temperatura, siendo por tanto el desarrollo más rápido en aguas más cálidas (Nichols, 1996). La madurez sexual suele alcanzarse cuando los individuos llegan a los 5-12 mm de longitud (Stanczykowska, 1977; Lewandowski, 1982b).

Las investigaciones realizadas sobre el tiempo de vida del mejillón cebra revelan una variación considerable entre estudios (Chase & Bailey, 1999) siendo esta dependiente de las condiciones ambientales de cada lugar. Generalmente el tiempo de vida de la especie es más corto en aguas cálidas (Stanczykowska, 1977). En lagos centroeuropeos como el Neusiedler

(Austria) y el lago Balaton (Hungria) así como en la región de los Grandes Lagos (Norte América) el mejillón cebra vive de entre 2-4 años (Stanczykowska, 1977; Mackie, 1991; Chase & Bailey, 1999). Por otro lado en los lagos Mazurian (Polonia) pueden vivir 5-6 años, en los lagos Suizos 6-7 años y en algunos lagos rusos se alcanzan los 9 años de vida. Los métodos basados en el análisis de distribución de frecuencias de longitud muestran que la vida media de los individuos de esta especie varían entre valores mínimos de 2 años y máximos de 8 años (Karatayev et al., 2006).

La construcción del modelo de dinámica poblacional del mejillón cebra se basó en datos de trabajos anteriores así como en los obtenidos en el cálculo de la tasa de filtración y análisis de cohortes realizados en la presente tesis. El presente modelo se basó en el modelo desarrollado por Casagrandi et al. (2007). Se trata de un modelo de poblaciones discreto en el tiempo (anual) y relativamente simple, con estructura de edades y denso-dependiente capaz de generar dinámicas poblacionales realistas.

En cuanto a la estructura de edades, los estadios plasmados en el modelo son la fase planctónica larvaria y la fase adulta (plantigrada). El número de edades de adultos o cohortes se determinó a partir de poblaciones reales de la especie localizadas en el área de estudio. Para la construcción de dicho modelo se consideró que las densidades de los diferentes estadios y/o cohortes son dependientes unas de otras.

Para construir dicho modelo se empleó la herramienta informática STELLA 9.1.3. STELLA es un software de simulación que permite realizar modelos de sistemas complejos utilizando diagramas de Forrester.

3.5.2 Determinación del número de cohortes de la población

El primer paso para construir el modelo fue determinar el número de cohortes a incluir en éste. Una cohorte se define como un grupo de individuos originados en un mismo evento reproductivo (Chase & Bailey, 1999). Para determinar el número de cohortes se realizó un análisis de la distribución de frecuencias de longitud de la concha de los individuos de mejillón cebra muestreados (Chase & Bailey, 1999; Strayer & Malcom, 2006) seguido de un análisis de cohortes mediante un análisis de progresión modal (Gayanilo et al. 1988). Este análisis infiere el crecimiento a partir de los cambios de las clases modales en una serie de datos de frecuencias de tallas. Para el efecto, se estima un índice de separación (S.I) que da la información si la moda se separa significativamente del valor siguiente ($S.I > 2$). Esto se hace aplicando el método de Bhattacharya que se basa en transformar la distribución normal más a la izquierda dentro del set de datos de frecuencia de tallas en una recta mediante transformación logarítmica y ajuste de una recta de regresión. Cuando se encuentra dicha regresión significativa ($S.I > 2$), esa clase modal se elimina del análisis y se procede de igual manera para las distribuciones normales siguientes hasta que éstas se agoten (Bhattacharya, 1967). Estos análisis se realizaron mediante la herramienta FISAT II (FAO-ICLARM Stock Assessment Tool) desarrollada por la FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura) y destinada inicialmente al cálculo de parámetros poblacionales en peces. Posteriormente ha sido usada para el cálculo de dichos parámetros en poblaciones de moluscos bivalvos (Al-Barwani et al., 2007; Wangkulangkul & Lheknim, 2008). La población de individuos utilizada para este análisis fue la muestreada para realizar el experimento

de calculó de la tasa de filtración (pág. 81). A partir de los resultados obtenidos se determinaron los límites de cada una de las cohortes obtenidas. Los límites de las cohortes adyacentes se establecieron en el punto de corte entre las correspondientes curvas.

3.5.3 Desarrollo del modelo

Dado que el mejillón cebra es capaz de alcanzar grandes densidades poblacionales en periodos relativamente cortos de tiempo, es necesario tener en cuenta los mecanismos denso-dependientes reguladores de la población para analizar la dinámica poblacional a largo plazo. Uno de estos mecanismos es la filtración de las larvas planctónicas por parte de los individuos adultos. En series de datos largas se ha constatado la existencia de una relación negativa entre la densidad de adultos de poblaciones de mejillón cebra y el reclutamiento de larvas de la generación siguiente. Por ello asumimos que la supervivencia de larvas velígeras es una función negativa de la densidad total de adultos de la población:

$$N(t) = \sum_{i=1}^x n_i(t)$$

Siendo $N(t)$ la densidad total de adultos en la población en el año t , x el número total de cohortes y $n_i(t)$ ($0 \leq i \leq x$) la densidad de ambos sexos de la cohorte i durante el año t (Casagrandi et al., 2007).

Cuando los adultos ejercen canibalismo sobre sus propios huevos o larvas, para describir la supervivencia de las larvas al estadio planctónico es apropiado utilizar una función exponencial decreciente de la densidad de adultos:

$$\tau(N) = (\tau_h \tau_s) \exp[-\beta N(t)] \text{ (Casagrandi et al., 2007)}$$

Donde se representa la tasa de disminución de la densidad de larvas debida a la filtración de los adultos como $\tau(N)$, τ_h la densidad de huevos fertilizados que alcanzan la fase de larva velígera, τ_s tasa de supervivencia de larvas velígeras cuando la densidad de adultos es baja y por último β es un parámetro que representa el efecto de la tasa de filtración de los adultos sobre la supervivencia de las larvas velígeras.

La bibliografía existente no permite una estimación fidedigna del valor de β . Además, la tasa de filtración puede variar entre las diferentes cohortes y las áreas de distribución, pues las especies alóctonas cambian con frecuencia sus parámetros biológicos, poblacionales y ecológicos cuando son introducidas en nuevas localidades. Por ello una vez obtenidos los valores de la tasa de filtración del mejillón cebrado de los embalses del bajo Ebro y establecidos los límites concretos de tallas de cada cohorte, se obtuvieron las tasas de filtración medias para cada una de ellas y se realizó un ANOVA para determinar la existencia de diferencias entre ellas utilizando la herramienta STATISTICA 8.0. A partir de los resultados obtenidos se hizo variar el valor de β en función de la tasa de filtración propia de cada cohorte.

Al trasladar las características del ciclo vital del mejillón cebra, anteriormente citadas, a un modelo matemático se obtuvo lo siguiente (Casagrandi et al., 2007):

$$n_0(t + 1) = (\tau_h \tau_s) \exp[-\beta N(t)] \varphi(t)$$

$$n_i(t + 1) = n_i(t)(1 - TM_i)$$

Donde TM_i es la tasa de mortalidad individual de cada una de las cohortes (Tabla 3.2). El valor $\varphi(t)$ representa producción total de larvas de la población en el año t y su valor viene dado por la expresión:

$$\varphi(t) = \left[\frac{f_0 n_0(t)}{2} + \frac{f_1 n_1(t)}{2} + \dots + \frac{f_i n_i(t)}{2} \right]$$

La tasa de fertilidad de los individuos pertenecientes a las diferentes cohortes se representa como f_i . Los rangos de variación de fertilidad que fueron empleados para las tres primeras clases de edad se resumen en la Tabla 3.2. (Casagrandi et al., 2007). En el caso de ser necesaria la inclusión de más clases de edad se emplearon los valores de la última clase de edad.

Por último, se optó por tener en cuenta la posible existencia de otros factores sin determinar que pudieran influir sobre la dinámica poblacional de la especie introduciendo un factor a la que se dio el valor que mejor se ajustaba al escenario de los embalses del bajo Ebro. Este factor deja abierta la posibilidad de introducir en un futuro en el modelo otras variables o parámetros aún sin identificar y que pudieran afectar a la dinámica de la especie.

Tabla 3.2: Valores de las tasas de mortalidad y fertilidad de mejillón cebra empleados en el desarrollo del modelo poblacional. Los valores de f_i expresados en millones y en forma de rango del que se incluyen valor mínimo y máximo.

Parámetro	Valor/Rango	Referencias
TM_0	0.6	
TM_1	0.65	Akcaya & Baker (1998)
TM_2	0.7	Casagrandi et al. (2007)
TM_3	0.9	
f_0	0.1 - 0.5	
f_1	0.15 - 08	Borcherding (1991) Neumann et al. (1993)
f_2	0.3 - 1.7	

3.5.4 Calibración y validación del modelo

Una vez construido y ajustado el modelo a la dinámica poblacional típica del mejillón cebra se procedió a su calibración y validación. Con tal efecto se ajustaron los parámetros poblacionales cuya fuente era bibliográfica (tasa de fertilidad y tasa de mortalidad) y aquellos obtenidos de datos empíricos (tasa de filtración) para intentar reproducir la dinámica poblacional cíclica observada en los datos reales de abundancia de adultos obtenidos en embalses (ver apartado 4.1 y 5.1 de la presente tesis).

A continuación, se validó el modelo a través de un análisis de regresión llevado a cabo entre los valores de densidad total de adultos predichos por el modelo y los valores observados en el embalse de Ribarroja. Los valores observados se obtuvieron de diferentes fuentes: la Confederación

Hidrográfrica del Ebro (CHE, 2004), el Grup de Natura Freixe y datos propios sin publicar. Para realizar este análisis se utilizó el paquete estadístico STATISTICA 8.0.

4 RESULTADOS

4.1 EFECTO DE LOS FACTORES ABIÓTICOS SOBRE LAS POBLACIONES DE MEJILLÓN CEBRA EN LOS EMBALSES DEL BAJO EBRO

4.1.1 Estadios larvarios planctónicos

Los resultados obtenidos de los recuentos de larvas velígeras, pedivelígera y umbonales muestreadas en los embalses de Mequinenza, Ribarroja y Flix (Tabla 4.1) muestran que la densidad total de larvas, así como la de cada uno de los diferentes estadios analizados fue mayor en Mequinenza seguido de Ribarroja y por último de Flix. Por otro lado, la densidad de larvas velígeras fue mayor que la de umbonales y ésta a su vez fue mayor que la de pedivelígeras en los tres embalses.

Tabla 4.1: Estadísticos descriptivos del total de larvas y de cada uno de los estadios larvarios planctónicos muestreados para cada embalse (individuos/litro).

Embalse		Velígeras (forma de D)	Umbonales	Pedivelígeras	Total
Mequinenza	N = 105				
	Media	8.48	7.72	1.11	17.32
	Desv. estándar	39.09	25.34	3.07	63.68
	Máximo	310.78	183.33	22.07	413.80
	Mínimo	0	0	0	0
Ribarroja	N = 101				
	Media	4.42	4.16	0.349	8.93
	Desv. estándar	10.15	11.10	1.95	20.20
	Máximo	70.59	63.17	17.52	116.73
	Mínimo	0	0	0	0
Flix	N = 89				
	Media	0.99	0.54	0.10	1.63
	Desv. estándar	1.46	0.74	0.16	2.08
	Máximo	7.26	3.41	0.87	9.42
	Mínimo	0	0	0	0
Total	N = 295				
	Media	4.83	4.33	0.54	9.71
	Desv. estándar	24.20	16.66	2.20	40.19
	Máximo	310.78	183.33	22.07	413.80
	Mínimo	0	0	0	0

El PCA establece una clara relación entre la densidad de larvas y los descriptores abióticos que siguen un patrón estacional (clorofila, conductividad y temperatura) (Fig. 4.1). El test KMO (0.568) indicó la validez del PCA, con los dos primeros ejes principales explicando un 34.08% y un 19.97% de la variación total (53.97%) entre puntos y meses de muestreo. La temperatura y las densidades larvarias se relacionaron positivamente con el primer componente del PCA. Éste eje estableció un claro gradiente estacional separando las muestras recogidas los meses más cálidos de los más fríos. Al mismo tiempo estableció un gradiente de producción y reclutamiento de larvas coincidiendo los máximos con los meses más cálidos. La producción de clorofila está asociada al aumento de temperatura y a su vez es indicador del fitoplancton presente en la columna de agua que sirve de alimento a los adultos y larvas de mejillón cebra. La conductividad presenta un patrón superpuesto al de la temperatura debido a su asociación con el caudal y a que éste es menor en las épocas más cálidas del año dada la mayor evapotranspiración y el aumento del uso del agua para el riego. La concentración de oxígeno disuelto en el agua, el pH y la turbidez se relacionaron positivamente con el segundo eje del PCA al contrario que la temperatura. Los parámetros analizados no permitieron observar diferencias entre los tres embalses ni entre los diferentes puntos de muestreo.

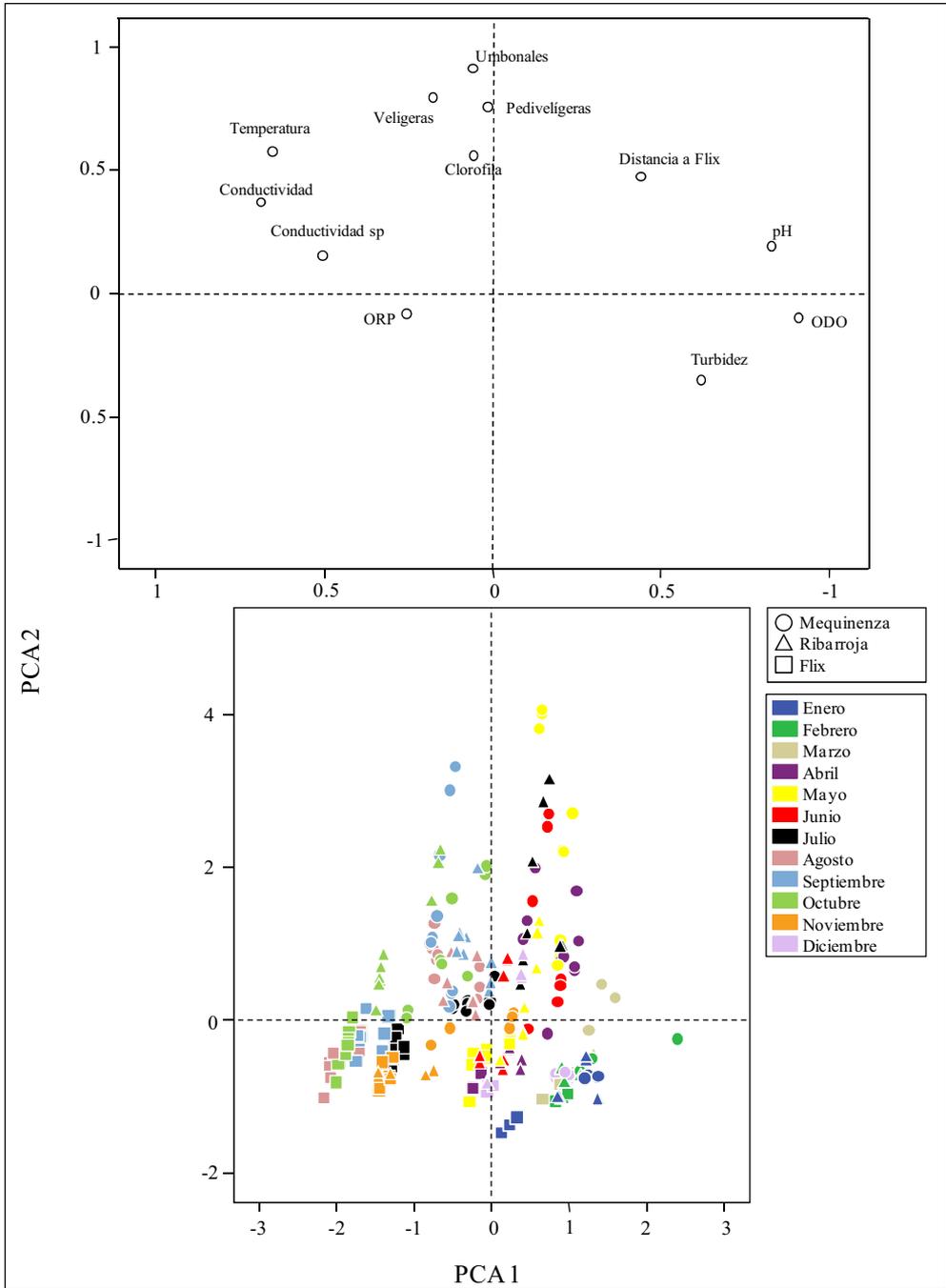


Figura 4.1: Análisis de Componentes Principales (PCA) de las variables abióticas y la densidad de larvas planctónicas de mejillón cebra. Los pesos factoriales de las variables (arriba) y las puntuaciones factoriales de los puntos y meses de muestreo (abajo) para los dos primeros componentes principales se representan gráficamente.

En el caso de los meses (Fig. 4.2), se observó una mayor abundancia de larvas en los meses cálidos. Concretamente, en Mequinenza aparecieron dos picos de abundancia de larvas, el primero y con densidades más altas a finales de primavera – principio de verano y el segundo al final del verano – principio del otoño. En Ribarroja el primer pico se situó desplazado hacia el verano y las densidades resultaron ser menores. En el caso de Flix, las densidades fueron más bajas en comparación con las de los otros dos embalses y los picos no fueron tan marcados. Se observó un gran aumento de la densidad de larvas a partir de abril, primero de las velígeras con forma de “D”, después de las umbonales y a continuación de las pedivelígeras. En agosto disminuyeron ligeramente y repuntaron después en septiembre para posteriormente disminuir paulatinamente hasta mínimos en noviembre – diciembre. En los tres embalses el repunte de larvas coincidió con el aumento de las temperaturas por encima de los 12–14 °C. En agosto, mes en el que se dieron las temperaturas máximas, los niveles de larvas en el agua fueron mínimos, a excepción de Flix, lo mismo ocurrió en los meses más fríos (enero, febrero, marzo, noviembre y diciembre). Además, se pudo apreciar que en el caso de Flix (Fig. 4.2), las temperaturas no alcanzaron valores tan altos como en los otros dos embalses.

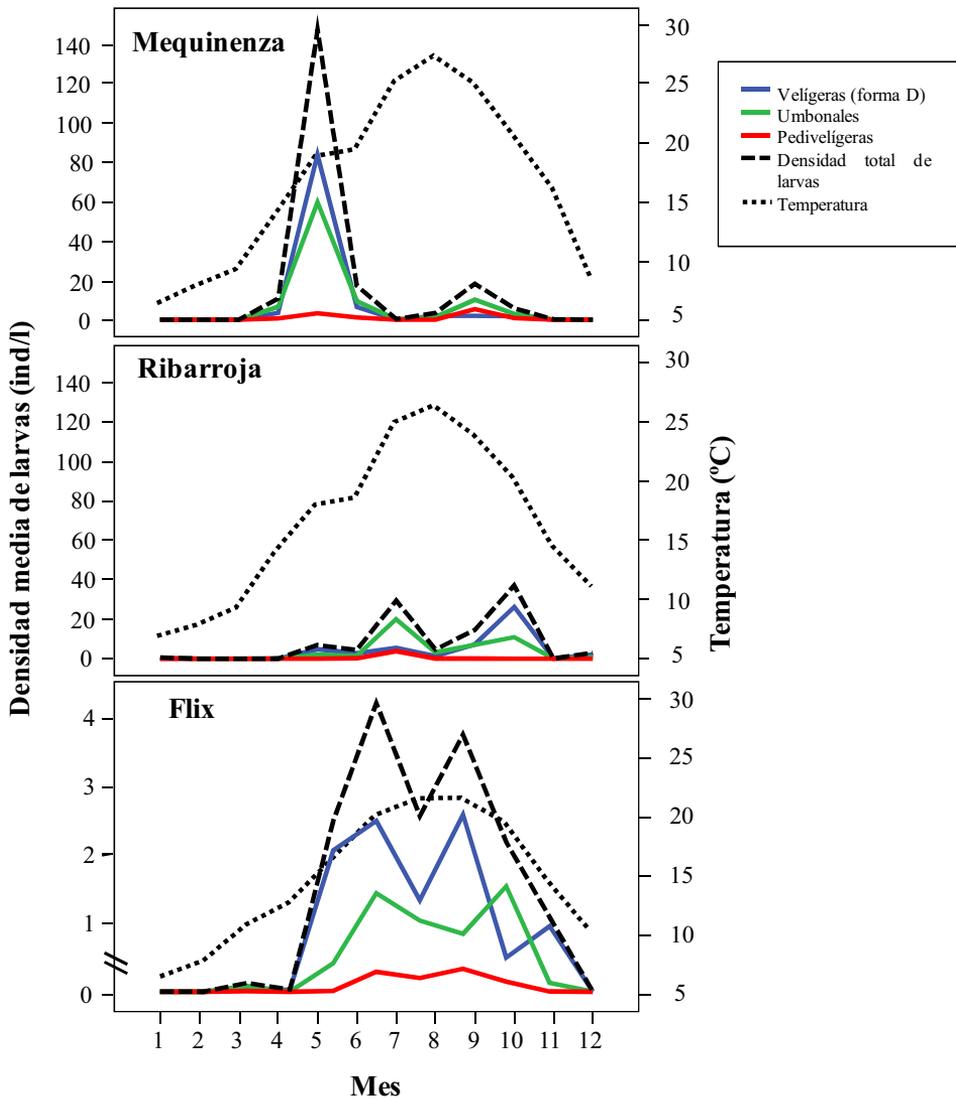


Figura 4.2: Evolución mensual de la temperatura media y la densidad media de cada uno de los estadios larvarios analizados en los tres embalses estudiados.

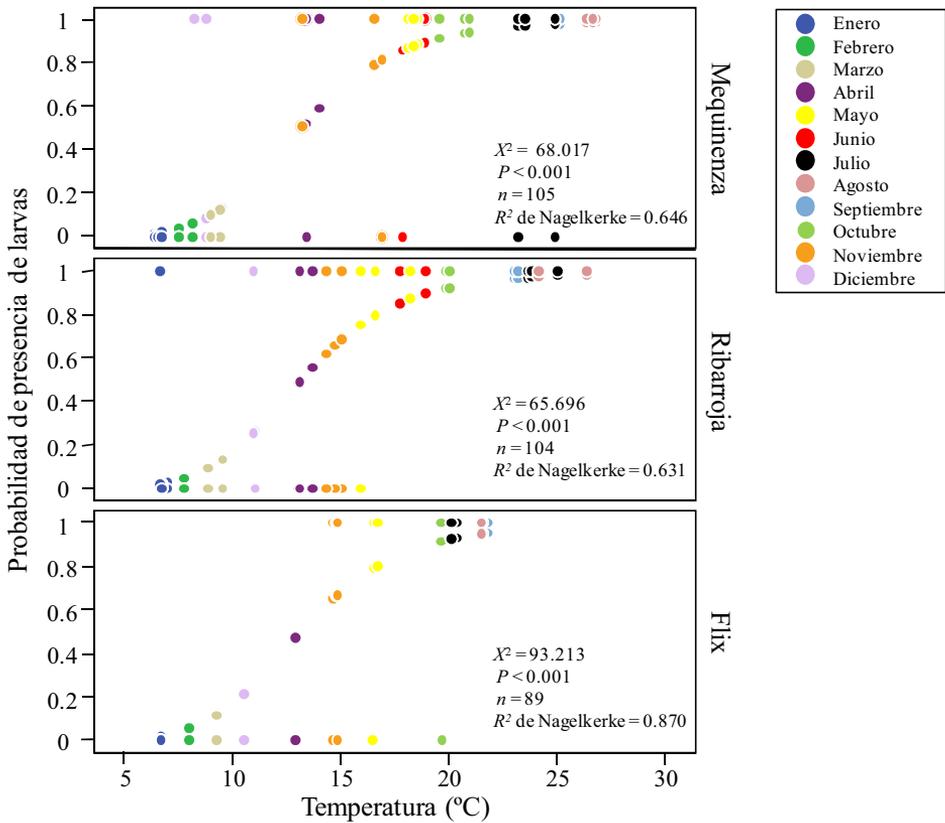


Figura 4.3: Variación en la presencia de larvas planctónicas a lo largo del año. Las líneas de puntos superior e inferior indican los sitios con presencia (1) y ausencia (0) de larvas respectivamente. La curva logística muestra la probabilidad de presencia de larvas predicha por la regresión logística

Al aplicar un modelo de Regresión Lineal Múltiple, considerando la densidad total de larvas como variable dependiente, sólo la temperatura, de todas las variables introducidas en el análisis, fue incluida en el modelo. ($R^2 = 0.313$; $P < 0.01$; ANOVA, $F_{1, 297} = 136.087$; $P < 0.01$; $\beta = 1.731$; $t_{297} = 11.666$; $P < 0.01$). La relación de la temperatura con la densidad total de larvas resultó positiva.

El modelo de regresión logística de presencia/ausencia de larvas planctónicas totales frente a la temperatura fue altamente significativo tanto al tomar los tres embalses en conjunto ($X^2 = 214.447$; $n = 298$; $P < 0.001$; R^2 de Nagelkerke = 0.691) como cada uno por separado (Fig. 4.3).

4.1.2 Estadios larvarios sésiles

La tabla 4.2 muestra las medias de individuos encontrados en los testigos situados en los embalses de Mequinenza y Ribarroja. No se encontraron larvas plantígradas en Ribarroja por lo que los siguientes análisis se realizaron únicamente con los datos obtenidos en Mequinenza.

Tabla 4.2: Media mensual y desviación estándar para la densidad (individuos/m²) de individuos sésiles presentes en los testigos de los embalses de Mequinenza y Ribarroja.

	Media \pm desv. Estándar (indv/m ²)				
	Larvas	Juveniles	Adultos	Total	
Mequinenza	jun-08	0.00 \pm 0.00	33.33 \pm 57.73	73.33 \pm 106.46	106.67 \pm 103.81
	jul-08	786.66 \pm 1195.50	1140 \pm 2164.80	253.33 \pm 548.03	2180 \pm 3335.71
	ago-08	326.66 \pm 624.68	46.67 \pm 64.98	506.67 \pm 941.45	880 \pm 1605.30
	sep-08	0.00 \pm 0.00	0.00 \pm 0.00	144.44 \pm 150.31	144.44 \pm 150.31
	oct-08	373.33 \pm 834.80	60 \pm 98.32	400 \pm 894.43	833.33 \pm 1826.20
	nov-08	620 \pm 1386.36	1320 \pm 2951.61	6.67 \pm 14.90	1946.67 \pm 4352.88
	dic-08	100 \pm 150.31	714.28 \pm 579.23	0.00 \pm 0.00	814.29 \pm 680.10
	ene-09	238.89 \pm 270.32	283.33 \pm 337.80	61.11 \pm 95.26	583.33 \pm 645.24
	feb-09	286.67 \pm 622.54	353.33 \pm 442.59	200 \pm 410.96	840 \pm 1430.31
	mar-09	0.00 \pm 0.00	113.33 \pm 132.50	86.67 \pm 123.83	200 \pm 232.14
	abr-09	822.22 \pm 1424.13	377.78 \pm 422.07	1455.56 \pm 1472.84	2655.56 \pm 3190.49
	may-09	113.33 \pm 253.42	146.67 \pm 202.21	146.67 \pm 206.29	406.67 \pm 584.24
Ribarroja	jun-08	0.00 \pm 0.00	50 \pm 100	0.00 \pm 0.00	50 \pm 100
	jul-08	0.00 \pm 0.00	8.33 \pm 16.66	0.00 \pm 0.00	8.33 \pm 16.66
	ago-08	0.00 \pm 0.00	0.00 \pm 0.00	0.00 \pm 0.00	0 \pm 0
	sep-08	0.00 \pm 0.00	0.00 \pm 0.00	0.00 \pm 0.00	0 \pm 0
	oct-08	0.00 \pm 0.00	0.00 \pm 0.00	33.33 \pm 66.66	33.33 \pm 66.66
	nov-08	0.00 \pm 0.00	0.00 \pm 0.00	0.00 \pm 0.00	0 \pm 0
	dic-08	0.00 \pm 0.00	0.00 \pm 0.00	0.00 \pm 0.00	0 \pm 0
	ene-09	0.00 \pm 0.00	61.90 \pm 163.78	0.00 \pm 0.00	61.90 \pm 163.78
	feb-09	0.00 \pm 0.00	8.33 \pm 16.66	8.33 \pm 16.66	16.67 \pm 33.33
	mar-09	0.00 \pm 0.00	0.00 \pm 0.00	0.00 \pm 0.00	0.00 \pm 0.00
	abr-09	0.00 \pm 0.00	0.00 \pm 0.00	0.00 \pm 0.00	0.00 \pm 0.00
	may-09	0.00 \pm 0.00	0.00 \pm 0.00	0.00 \pm 0.00	0.00 \pm 0.00

Se verificó que la abundancia de larvas plantígradas de mejillón cebrá en Mequinenza no varió significativamente entre meses (ANOVA, $F_{11, 58} = 0.826$; $P > 0.05$). Comparando esta misma variable entre estaciones de muestreo, tampoco se constataron diferencias significativas ($F_{3, 58} = 1.588$; $P > 0.05$). Los resultados anteriores permitieron realizar los análisis subsecuentes utilizando los valores de esta variable como siendo de la misma población estadística (Sokal & Rohlf, 1995).

El primer modelo de los tres desarrollados para predecir la presencia y abundancia de larvas plantígradas de mejillón cebrá en los sustratos artificiales en el embalse de Mequinenza corresponde al modelo de Análisis Discriminante (AD) de presencia/ausencia (Lambda de Wilks = 0.865; $F_{1, 56} = 8.722$; $P < 0.01$) (Tabla 4.3), dicho modelo clasificó bien el 70.4% de las muestras sin presencia de las larvas plantígradas y el 68.8% de aquellas con presencia, en total un 70.7% de las muestras fueron correctamente clasificadas.

Tabla 4.3: Coeficientes de las funciones de clasificación correspondientes al modelo de Análisis Discriminante de Presencia/Ausencia.

Variable	Ausencia	Presencia
Profundidad	7.191	10.635
Constante	-2.334	-4.283

El segundo modelo, también de AD, fue desarrollado para diferenciar entre densidades bajas (0-300 individuos/m²) y altas (>300 individuos/m²). El criterio empleado para establecer estos dos grupos se basó en el utilizado por Ramcharan et al. (1997) (Fig. 4.4). Este modelo (Lambda de Wilks = 0.826; $F_{1, 56} = 11.785$; $P < 0.001$) (Tabla 4.4) clasificó correctamente el

70.2% de las muestras con baja densidad y el 81.8% de las de alta densidad, en total un 72.4% de muestras bien clasificadas.

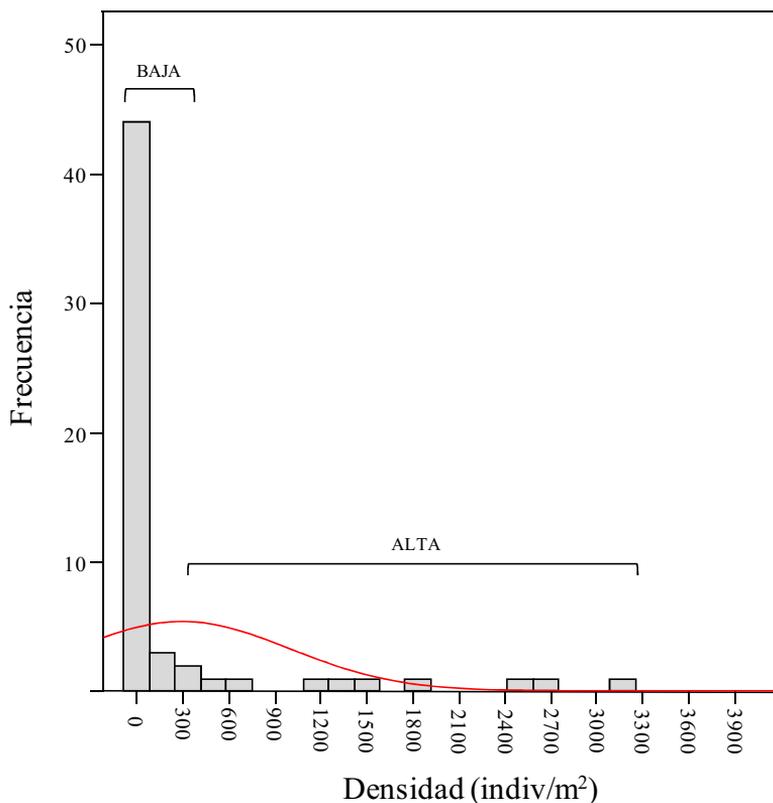


Figura 4.4: Histograma densidad – frecuencia empleado para determinar los límites de los dos grupos usados en el modelo para discriminar entre muestra con baja densidad (0-300 indiv/m²) y alta densidad (> 300 indiv/m²) de larvas sésiles en el embalse de Mequinenza.

Tabla 4.4.: Coeficientes de las funciones de clasificación correspondientes al modelo de Análisis Discriminante de densidad baja (0-300 individuos/m²) y alta (>300 individuos/m²).

Variable	0-300 (indiv/m ²)	> 300 (indiv/m ²)
Profundidad	7.641	12.311
Constante	-2.462	-5.286

El tercer y último modelo corresponde a un modelo de regresión lineal múltiple destinado a la predicción de la abundancia también de larvas plantígradas. ($R^2 = 0.189$; $P < 0.01$; ANOVA, $F_{1, 57} = 13.015$; $P < 0.01$; $\beta = 0.434$; $t_{57} = 3.608$; $P < 0.01$). La ecuación correspondiente a dicho modelo es:

$$D = -0.308 + 2.055 (Prof)$$

Siendo *Prof* el logaritmo en base de 10 de la profundidad en metros.

Como muestran los resultados obtenidos en los modelos, de todas las variables fisicoquímicas e hidromorfológicas muestreadas, la profundidad fue la única seleccionada en cada uno de los tres modelos. Dicha variable presentó una relación positiva con la densidad de larvas plantígradas fijas a sustrato en el embalse de Mequinenza indicando que ésta resulto ser mayor a 6 m que en superficie.

4.2 INFLUENCIA DE LOS FACTORES ABIÓTICOS EN LAS POBLACIONES DE MEJILLÓN CEBRA EN EL TRAMO FLUVIAL DEL BAJO EBRO

4.2.1 Los factores ambientales y la densidad de la especie

El estudio gráfico de temperatura, clorofila y velocidad indicó que dichas variables presentaron, en el momento del muestreo, una ligera tendencia a disminuir cuanto más nos alejábamos de la presa de Flix, siendo su rango de variación estrecho. Tanto para la clorofila como para la velocidad se observó una gran dispersión de los datos dentro del rango de cada una. El pH y el porcentaje de oxígeno disuelto (%ODO) aumentaron con la distancia a la presa de Flix. La salinidad se mantuvo relativamente constante en todo el tramo, únicamente en el punto E1 a 5 m de profundidad se observó un gran aumento, dato indicativo de la presencia de la cuña salina (Fig. 4.5).

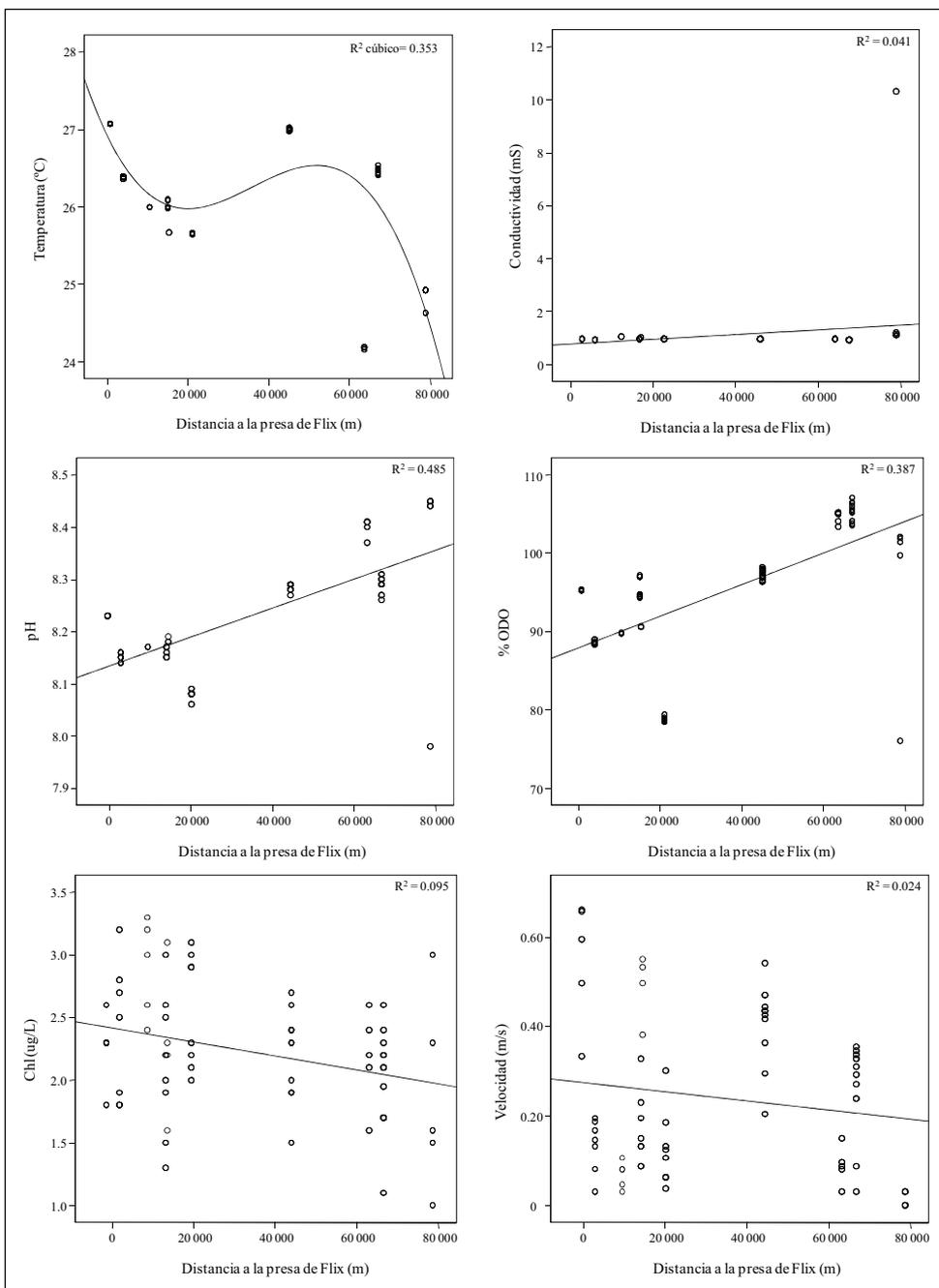


Figura 4.5: Evolución de los parámetros físico químicos, obtenidos en el muestreo puntual realizado a lo largo del tramo de río objeto de estudio, en función de la distancia a la presa del embalse de Flix.

Los resultados obtenidos evidenciaron la presencia de individuos adultos de mejillón cebra en todo el tramo fluvial muestreado en el bajo Ebro. De todos los puntos muestreados únicamente en E6, E8 y en la cara A del punto E3 la densidad de individuos fue cero a todas las profundidades, pero se pudo observar la presencia de individuos en zonas adyacentes a las muestreadas. Se verificó que la densidad de individuos adultos de mejillón cebra fue significativamente diferente entre puntos de muestreo (ANOVA, $F_{11, 219} = 4.668$, $P < 0.0001$) (Fig. 4.6 A) y también entre profundidades (ANOVA, $F_{11,219} = 4.2088$, $P < 0.001$). El análisis Post-Hoc LSD muestra las diferencias entre todos los puntos de muestreo (Tabla 4.5). A grosso modo se diferencian dos grupos dentro de los cuales los puntos son más afines entre sí: el primer grupo corresponde a los puntos de muestreo E3, E6 y E8 situados sobre sustratos artificiales, el segundo agrupa al resto de puntos, situados sobre sustrato natural. Sin embargo se ha visto que los puntos E1, E4 y E10 no presentan diferencias significativas en cuanto a densidad con los puntos E6 y E8.

Tabla 4.5: Análisis Post-Hoc LSD. Diferencias significativas en la densidad de mejillón cebra adulto (indiv/m²) entre puntos de muestreo cuando $P < 0.05$ (en rojo); Error: Entre MS= 0.680; $df = 219$.

Punto	E1 0.776	E2 1.115	E3-A 0.082	E3-B 0.409	E3-C 0.929	E4 0.695	E5 1.111	E6 0.000	E7 1.287	E8 0.000	E9 1.402	E10 0.870
E1		0.182	0.022	0.205	0.594	0.749	0.219	0.096	0.061	0.070	0.026	0.755
E2	0.182		0.000	0.003	0.436	0.032	0.983	0.011	0.431	0.005	0.206	0.334
E3-A	0.022	0.000		0.258	0.004	0.016	0.000	0.860	0.000	0.847	0.000	0.009
E3-B	0.205	0.003	0.258		0.060	0.231	0.007	0.371	0.001	0.328	0.000	0.111
E3-C	0.594	0.436	0.004	0.060		0.325	0.482	0.043	0.166	0.027	0.076	0.836
E4	0.749	0.032	0.016	0.231	0.325		0.057	0.111	0.007	0.079	0.002	0.490
E5	0.219	0.983	0.000	0.007	0.482	0.057		0.013	0.460	0.007	0.238	0.376
E6	0.096	0.011	0.860	0.371	0.043	0.111	0.013		0.004	1.000	0.002	0.062
E7	0.061	0.431	0.000	0.001	0.166	0.007	0.460	0.004		0.002	0.639	0.126
E8	0.070	0.005	0.847	0.328	0.027	0.079	0.007	1.000	0.002		0.001	0.042
E9	0.026	0.206	0.000	0.000	0.076	0.002	0.238	0.002	0.639	0.001		0.057
E10	0.755	0.334	0.009	0.111	0.836	0.490	0.376	0.062	0.126	0.042	0.057	

En relación a la profundidad, se pudo observar que las densidades más bajas se localizaron en los dos primeros metros aumentando hasta los siete metros y disminuyendo a mayores profundidades (Fig. 4.6 B). Los análisis Post-Hoc (Tabla 4.6) realizados muestran que la densidad en los dos primeros metros es significativamente diferente a la del resto de profundidades muestreadas, a excepción de las máximas profundidades (11 y 12 m). Los resultados también pusieron de manifiesto que la densidad fue mayor en sustratos naturales que en artificiales (ANOVA, $F_{1, 229} = 22.783$, $P < 0.001$) (Fig. 4.6 C). Los puntos de muestreo en los que la densidad fue cero a todas las profundidades se correspondieron con sustratos artificiales.

Tabla 4.6: Análisis Post-Hoc LSD. Diferencias significativas en la densidad de mejillón cebra adulto (indiv/m²) entre profundidades de muestreo cuando $P < 0.05$ (en rojo); Error: Entre MS=0.693; $df = 219$.

Profundidad (m)	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
	0.272	0.417	0.889	1.040	1.002	1.124	1.560	1.145	1.217	1.458	1.058	0.692
1		0.488	0.003	0.000	0.001	0.000	0.000	0.002	0.011	0.002	0.035	0.259
2	0.488		0.024	0.003	0.006	0.003	0.000	0.010	0.032	0.005	0.085	0.459
3	0.003	0.024		0.467	0.592	0.315	0.011	0.365	0.376	0.126	0.649	0.595
4	0.000	0.003	0.467		0.853	0.721	0.047	0.712	0.634	0.260	0.962	0.348
5	0.001	0.006	0.592	0.853		0.603	0.034	0.614	0.562	0.220	0.880	0.405
6	0.000	0.003	0.315	0.721	0.603		0.123	0.946	0.810	0.387	0.864	0.263
7	0.000	0.000	0.011	0.047	0.034	0.123		0.199	0.394	0.800	0.213	0.032
8	0.002	0.010	0.365	0.712	0.614	0.946	0.199		0.862	0.452	0.835	0.278
9	0.011	0.032	0.376	0.634	0.562	0.810	0.394	0.862		0.616	0.741	0.276
10	0.002	0.005	0.126	0.260	0.220	0.387	0.800	0.452	0.616		0.406	0.112
11	0.035	0.085	0.649	0.962	0.880	0.864	0.213	0.835	0.741	0.406		0.447
12	0.259	0.459	0.595	0.348	0.405	0.263	0.032	0.278	0.276	0.112	0.447	

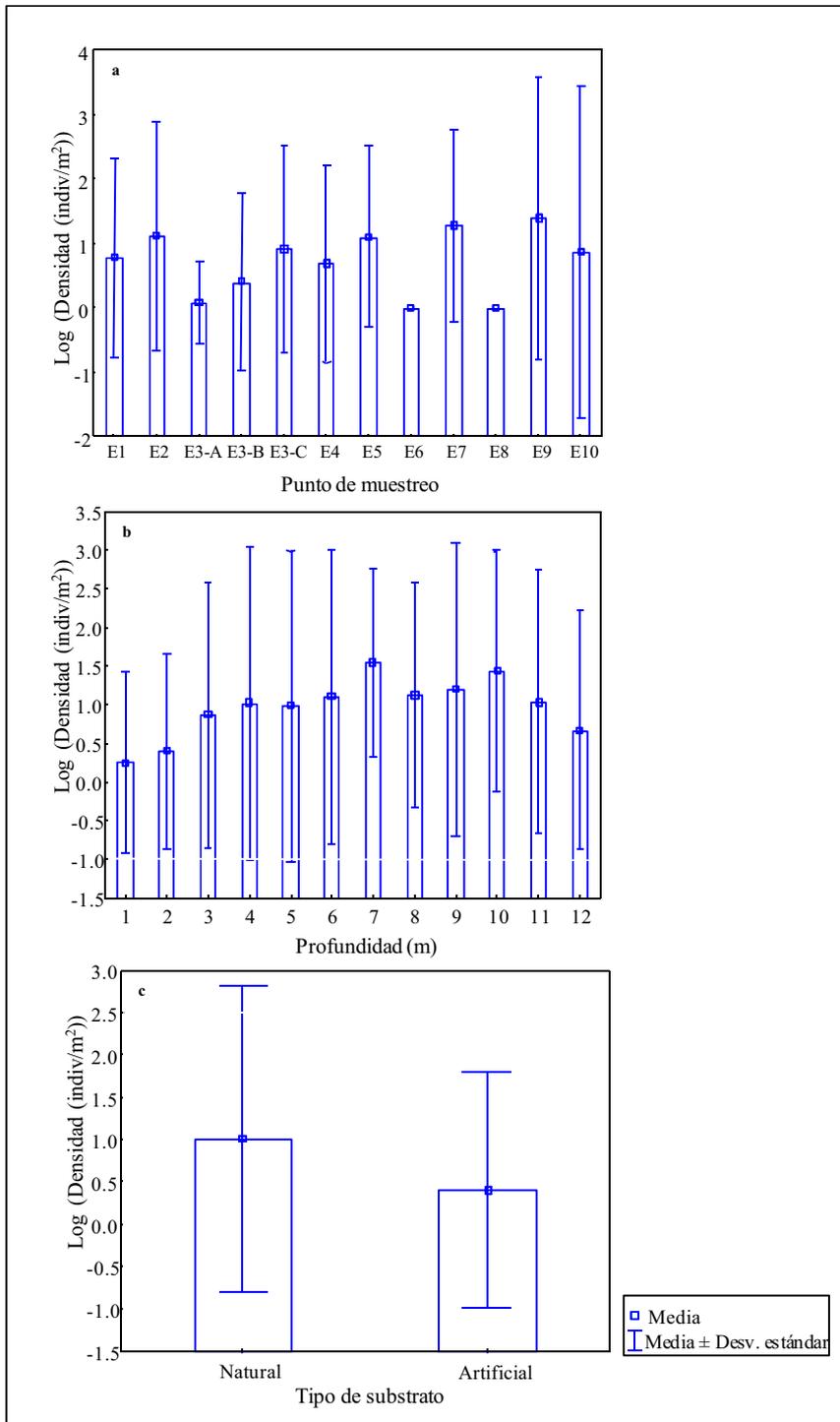


Figura 4.6: Densidad media de individuos por (a) punto de muestreo, (b) profundidad y (c) tipo de sustrato.

4.2.2 Factores que determinan la presencia de la especie

Temperatura, salinidad, pH, clorofila y velocidad del agua fueron ligeramente diferentes entre grupos (presencia/ausencia) (Tabla 4.7). Únicamente se hallaron diferencias significativas entre grupos para la profundidad (ANOVA, $F_{1, 229} = 31.012$, $P < 0.0001$) y el porcentaje de oxígeno disuelto en el agua (ANOVA, $F_{1, 229} = 5.100$, $P < 0.05$).

El modelo de Análisis Discriminante (AD) de presencia/ausencia fue estadísticamente significativo (Lambda de Wilks = 0.846, $F_{(5,225)} = 8.157$, $P < 0.00001$). Cinco variables fueron introducidas en el modelo: profundidad, porcentaje de oxígeno disuelto en el agua, clorofila, velocidad del agua y temperatura (Tabla 4.8). De todas ellas solo la profundidad resultó estadísticamente significativa. Las muestras sin mejillón cebra se encontraron con mayor frecuencia en los primeros metros de la columna de agua mientras que aquellas con presencia de la especie se situaron a mayor profundidad (Fig. 4.7). El modelo clasificó bien el 64.54% de las muestras con mejillón cebra y el 69.42% de las muestras sin individuos, en total un 67.09% de las muestras fueron bien clasificadas.

Tabla 4.7: Estadísticos descriptivos de la densidad y de cada una de las variables ambientales muestreadas (profundidad, distancia a la presa de Flix, temperatura, salinidad, pH, Clorofila, porcentaje de oxígeno disuelto y velocidad) para el total de las muestras y por grupos según los empleados en el modelo presencia/ausencia.

	Densidad (indiv/m ²)	Prof. (m)	Distancia a Flix (m)	T ^a (°C)	Salin.	pH	Chl (ug/L)	% ODO	Veloc (m/s)
Total									
Media	47.31	4.56	42288.92	25.82	0.53	8.26	2.22	96.75	0.21
Mín.	0.00	1.00	2784.00	24.16	0.43	7.98	1.00	76.00	0.00
Máx.	1344.00	12.00	78860.00	27.08	5.87	8.45	3.30	107.10	0.66
Desv. estándar	134.73	2.84	25602.91	1.04	0.62	0.12	0.47	8.59	0.17
<i>N</i>	231	231	231	231	231	231	231	231	231
Ausencia									
Media	0.00	3.66	44517.86	25.69	0.51	8.29	2.20	98.07	0.23
Mín.	0.00	1.00	2784.00	24.16	0.43	7.98	1.00	76.00	0.00
Máx.	0.00	12.00	78860.00	27.08	5.87	8.45	3.30	107.10	0.66
Desv. estándar	0.00	2.71	25506.47	1.16	0.52	0.11	0.45	7.58	0.19
<i>N</i>	110	110	110	110	110	110	110	110	110
Presencia									
Media	90.31	5.38	40262.60	25.94	0.54	8.24	2.23	95.55	0.20
Mín.	16.00	1.00	2784.00	24.16	0.43	7.98	1.00	76.00	0.00
Máx.	1344.00	12.00	78860.00	27.07	5.87	8.45	3.20	107.10	0.59
Desv. estándar	175.71	2.72	25627.21	0.90	0.69	0.12	0.49	9.27	0.15
<i>N</i>	121	121	121	121	121	121	121	121	121

Tabla 4.8: Coeficientes de las funciones de clasificación correspondientes al Análisis Discriminante de presencia/ausencia de individuos sésiles de mejillón cebra del tramo fluvial del Bajo Ebro.

Variable	Ausencia	Presencia
Profundidad	-220.5	-217.3
% ODO	193.7	193.1
Chl	202.0	200.1
Velocidad	-2823.8	-2829.8
T^a	13610.5	13627.3
Constante	-10533.4	-10551.4

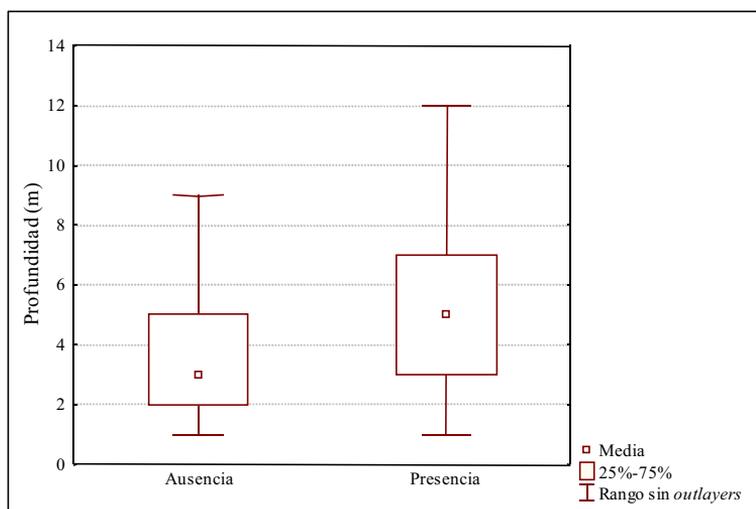


Figura 4.7: *Box plot* de la profundidad agrupada en presencia/ausencia.

El modelo desarrollado indicó, por tanto, que la profundidad es la única variable de las analizadas que influye de forma significativa en la presencia/ausencia de mejillón cebra. La capacidad discriminante del modelo entre zonas donde el mejillón está o no presente (67.09 %) no resulta buena si la comparamos por ejemplo con el modelo de presencia obtenido por Ramcharan et al., 1992 (92.7%). Esto se debe a que, como veremos a continuación, las variables muestreadas y utilizadas para la construcción del modelo no son limitantes en el tramo de estudio. En la mayoría de los casos el rango de valores entre los que fluctúan es estrecho y/o se encuentra dentro de los límites fisiológicos que permiten la supervivencia de la especie. Las variables que aparecen en el modelo pero que no son significativas (porcentaje de oxígeno disuelto, clorofila, velocidad del agua y temperatura) no son capaces de predecir por sí solas la presencia de la especie, en este caso, pero complementan dicho modelo debido a la relación que tienen unas con otras.

4.2.3 Factores que determinan la abundancia de la especie

El criterio empleado para establecer los grupos en que se dividieron las muestras para realizar el modelo de AD de abundancia se basó en el utilizado por Ramcharan et al. (1997) (Fig. 4.8). El primer grupo incluye las muestras con densidades bajas (1-160 indiv/m²) que fueron las más frecuentes, el segundo las muestras con densidad y frecuencia intermedia (160 – 500 indiv/m²) y el tercero las muestras con densidad alta (> 500 indiv/m²) que fueron las menos frecuentes.

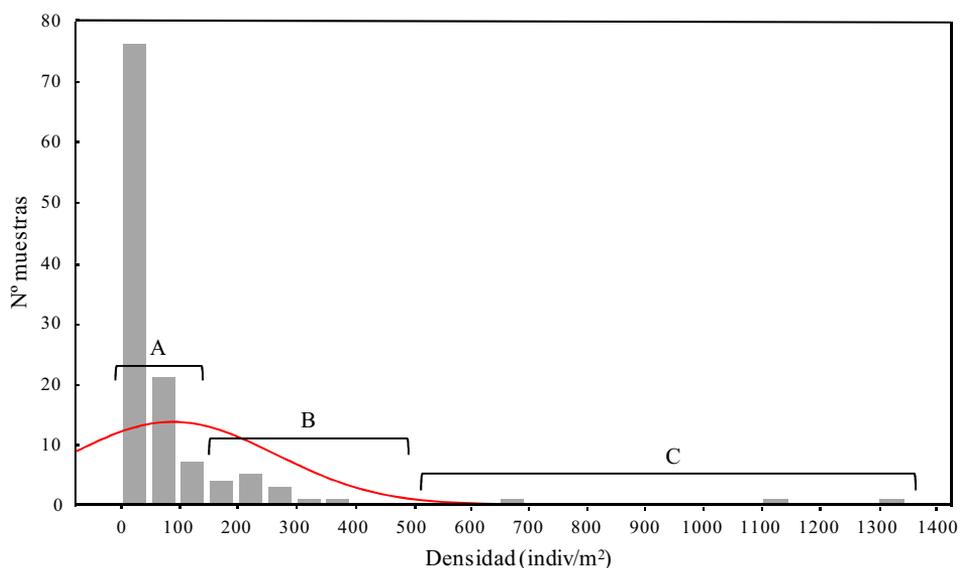


Figura 4.8: Histograma densidad – frecuencia empleado para determinar los límites de los tres grupos usados en el modelo de abundancia. A: densidad baja (1-160 indiv/m²); B: densidad intermedia (160 – 500 indiv/m²); C: densidad alta (> 500 indiv/m²).

La distancia a la presa de Flix influye de forma significativa en la abundancia de adultos de mejillón cebrado en el tramo estudiado aguas debajo de ésta (ANOVA. $F_{2,118} = 31.066$. $P < 0.0001$). La temperatura del agua se vio relacionada de forma positiva con la abundancia de la especie (ANOVA. $F_{2,118} = 4.800$. $P < 0.01$). La variación del resto de factores ambientales entre grupos no fue significativa (Tabla 4.9).

Tabla 4.9: Estadísticos descriptivos de la densidad y de cada una de las variables ambientales muestreadas (profundidad, distancia a la presa de Flix, temperatura, salinidad, pH, Clorofila, porcentaje de oxígeno disuelto y velocidad) para el total de las muestras y por grupos según los empleados en el modelo de abundancia. A: densidad baja (1-160 indiv/m²); B: densidad intermedia (160 – 500 indiv/m²); C: densidad alta (> 500 indiv/m²).

	Densidad (indiv/m²)	Prof. (m)	Dist. a Flix (m)	T^a (°C)	Salin.	pH	Chl (ug/L)	% ODO	Veloc. (m/s)
Total									
Media	90.31	5.38	40262.60	25.94	0.54	8.24	2.23	95.55	0.20
Mín.	16.00	1.00	2784.00	24.16	0.43	7.98	1.00	76.00	0.00
Máx.	1344.00	12.00	78860.00	27.07	5.87	8.45	3.20	107.10	0.60
Desv. estándar	175.71	2.72	25627.21	0.90	0.69	0.12	0.49	9.27	0.15
<i>N</i>	121	121	121	121	121	121	121	121	121
A									
Media	43.89	5.43	44270.00	25.84	0.56	8.24	2.23	95.87	0.19
Mín.	16.00	1.00	5895.00	24.16	0.43	7.98	1.00	76.00	0.00
Máx.	160.00	12.00	78860.00	27.01	5.87	8.45	3.20	107.10	0.54
Desv. estándar	33.72	2.83	23867.38	0.92	0.74	0.12	0.50	9.72	0.14
<i>N</i>	105	105	105	105	105	105	105	105	105
B									
Media	242.46	5.23	16304.77	26.49	0.44	8.19	2.22	93.58	0.22
Mín.	176.00	3.00	2784.00	25.98	0.43	8.14	1.30	88.30	0.03
Máx.	368.00	10.00	67439.00	27.07	0.45	8.29	2.80	105.30	0.60
Desv. estándar	55.37	2.01	23145.04	0.36	0.01	0.05	0.45	5.78	0.17
<i>N</i>	13	13	13	13	13	13	13	13	13

Tabla 4.9: (Continuación) Estadísticos descriptivos de la densidad y de cada una de las variables ambientales muestreadas (profundidad, distancia a la presa de Flix, temperatura, salinidad, pH, Clorofila, porcentaje de oxígeno disuelto y velocidad) para el total de las muestras y por grupos según los empleados en el modelo de abundancia. A: densidad baja (1-160 indiv/m²); B: densidad intermedia (160 – 500 indiv/m²); C: densidad alta (> 500 indiv/m²).

	Densidad (indiv/m ²)	Prof. (m)	Dist. a Flix (m)	T ^a (°C)	Salin.	pH	Chl (ug/L)	% ODO	Veloc. (m/s)
C									
Media	1056.00	4.33	3821.00	26.84	0.44	8.21	2.37	93.13	0.38
Mín.	688.00	4.00	2784.00	26.39	0.44	8.16	2.30	89.00	0.13
Máx.	1344.00	5.00	5895.00	27.07	0.45	8.23	2.50	95.20	0.50
Desv. estándar	335.24	0.58	1796.14	0.39	0.01	0.04	0.12	3.58	0.21
<i>N</i>	3	3	3	3	3	3	3	3	3

El modelo de abundancia, realizado también mediante AD, fue estadísticamente significativo (Λ de Wilks = 0.557, $F_{(8,230)} = 9.7528$, $P < 0.00001$) e incluyó cuatro variables: distancia a la presa de Flix, porcentaje de oxígeno disuelto en el agua, salinidad y velocidad del agua (Tabla 4.10). De todas ellas las dos primeras fueron estadísticamente significativas. Se observó que la densidad (Fig. 4.9) de mejillón cebrá en las muestras disminuía con el aumento de la distancia a la presa de Flix y el de oxígeno disuelto. El 87.60% del total de muestras fueron clasificadas correctamente por el modelo. En cuanto a la clasificación dentro de cada uno de los grupos de densidad, fueron clasificadas correctamente el 93.33% de las de baja densidad, el 46.15% de las de densidad media y el 66.66 % de las de densidad alta.

Tanto el porcentaje de oxígeno disuelto en el agua como el resto de variables que aparecen en el modelo (salinidad y velocidad) no son capaces de explicar por si solas la variación en la abundancia de la especie pero como en el caso de las variables del modelo de presencia/ausencia si son capaces de matizarlo y aumentar su poder de clasificación.

Tabla 4.10: Coeficientes de las funciones de clasificación correspondientes al Análisis Discriminante de abundancia de individuos sésiles de mejillón cebra del tramo fluvial del Bajo Ebro.

Variable	1-160 indiv/m²	160 – 500 indiv/m²	> 500 indiv/m²
Distancia a Flix	-37.057	-45.488	-50.948
% ODO	76.206	79.429	81.564
Salinidad	257.146	262.278	268.160
Velocidad	25.494	27.447	46.432
Constante	-676.452	-689.753	-711.101

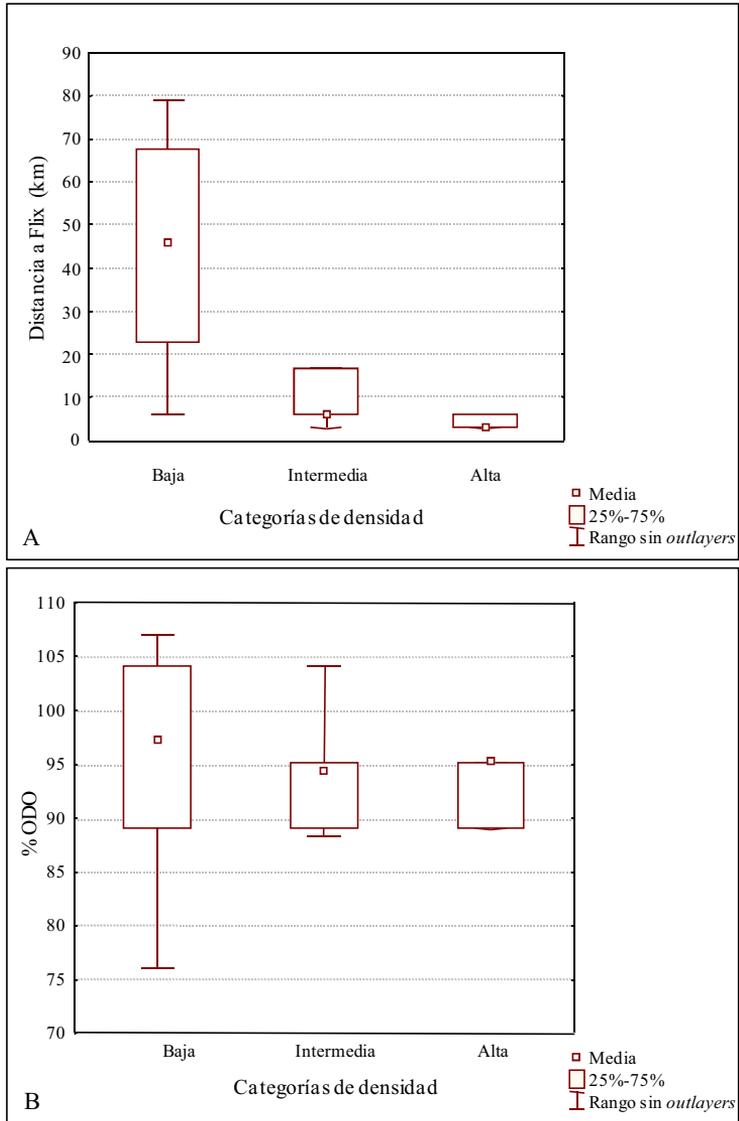


Figura 4.9: *Box plot* de la distancia a la presa de Flix (A) y del porcentaje de oxígeno disuelto en el agua (B) agrupadas ambas variables en los tres grupos empleados en la creación del modelo de AD de abundancia.

4.3 TASA DE FILTRACIÓN Y DINÁMICA POBLACIONAL DEL MEJILLÓN CEBRA EN EL BAJO EBRO

4.3.1 Tasa de filtración de mejillón cebra en el tramo bajo del Ebro

La tasa de filtración del mejillón cebra está relacionada con el tamaño y peso de los individuos como se pudo verificar en los resultados obtenidos en el análisis de correlaciones (Tabla 4.11 y Fig. 4.10). Dichos análisis muestran que la tasa de filtración individual aumenta con el tamaño (longitud total y altura) y también con el peso (peso total y peso fresco de la vianda) de los individuos. Todas las correlaciones obtenidas fueron altamente significativas y positivas. La tasa de filtración media para la población objeto del estudio fue de 10.96 ml/individ/h, la mínima es de 1.26 ml/individ/h y la máxima 28.72 ml/individ/h.

Tabla 4.11: Valores de R , R^2 y P para las correlaciones realizadas entre la tasa de filtración y cada una de las variables morfométricas.

	R	R^2	P
LONGITUD TOTAL	0.740	0.547	< 0.001
ALTURA	0.737	0.544	< 0.001
PESO TOTAL	0.682	0.465	< 0.001
PESO DE LA VIANDA	0.753	0.567	< 0.001

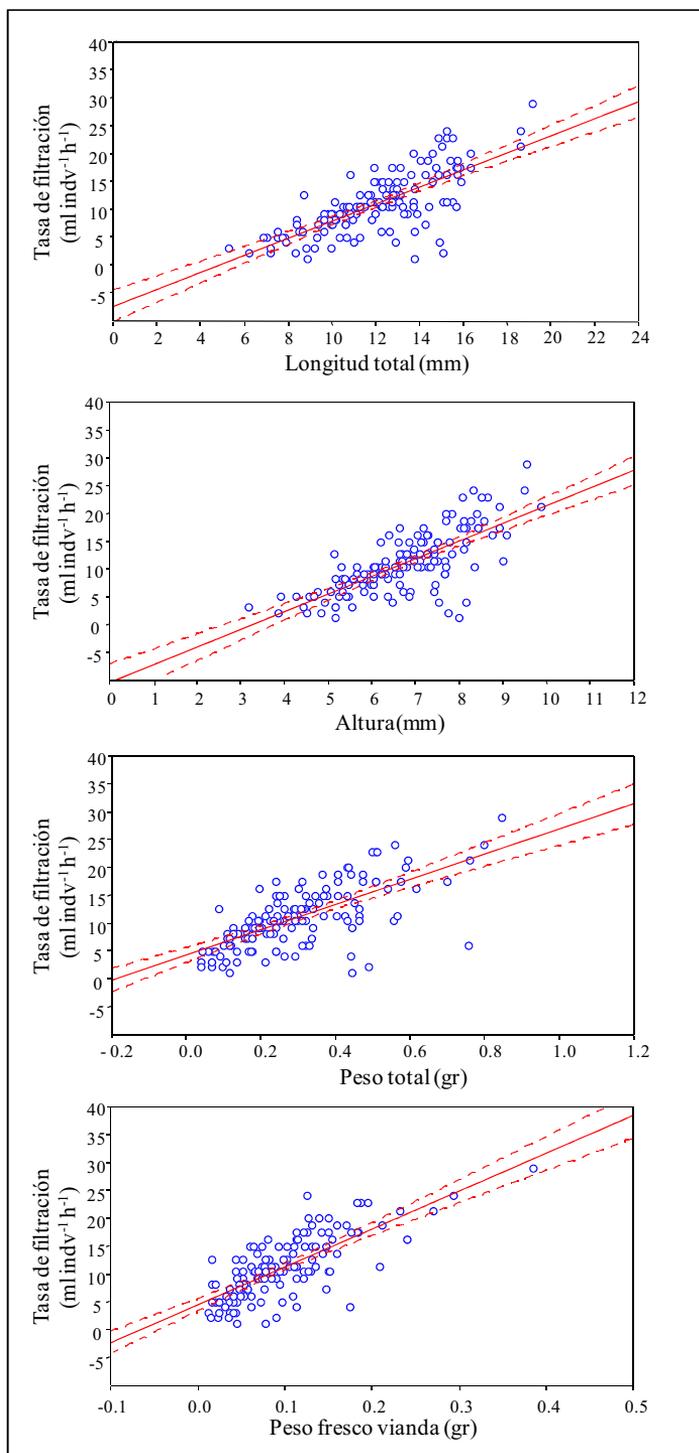


Figura 4.10: Representación gráfica de las correlaciones realizadas entre la tasa de filtración y cada una de las variables morfométricas.

4.3.2 Análisis de cohortes de poblaciones de mejillón cebra en el tramo bajo del Ebro

El análisis realizado mediante el método de Bhattacharya seguido del análisis de progresión modal, de las frecuencias de longitud de la población de individuos empleada en el experimento para determinar la tasa de filtración muestra la existencia de cuatro cohortes diferentes (Fig. 4.11). Los individuos de cada una de las cohortes corresponden a los nacidos en años consecutivos entre 2010 y 2007 (Tabla 4.12). Se pudo determinar que la tasa de filtración media fue significativamente diferente entre cohortes (ANOVA, $F_{3, 141} = 36.801$; $P > 0.001$) (Fig. 4.12).

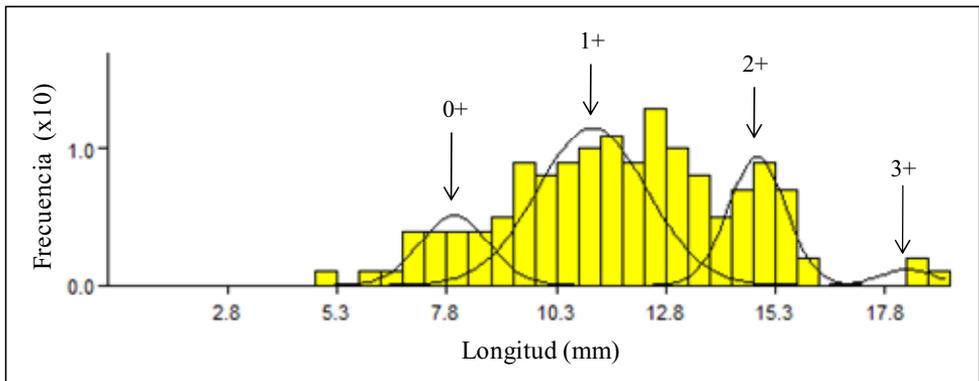


Figura 4.11: Histograma de distribución de frecuencias de longitud de mejillón cebra e identificación de las diferentes cohortes de la población.

Tabla 4.12: Características de cada una de las cohortes de mejillón cebra identificadas en el estudio: año, intervalo de longitudes y tasa de filtración media.

Cohorte	Año	Longitud (mm)	Tasa de filtración media (ml indiv ⁻¹ h ⁻¹)
0+	2010	6 - 9	4.97
1+	2009	9 - 13.5	10.09
2+	2008	13.5 - 17	14.88
3+	2007	> 17	24.74

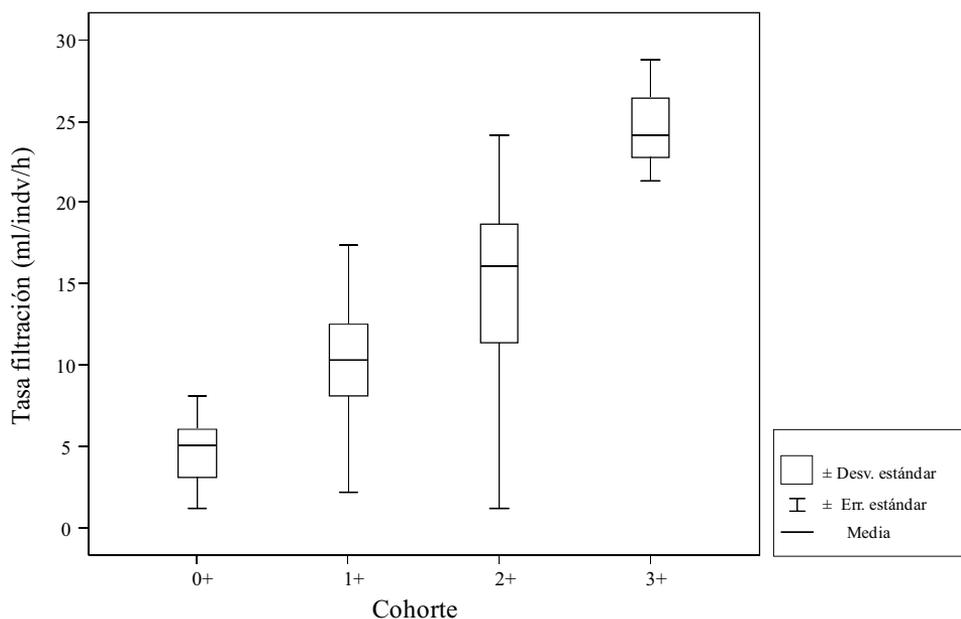


Figura 4.12: Gráfico de cajas (Media \pm Desviación estándar \pm Error estándar) de la tasa de filtración de cada una de las cohortes de la población de mejillón cebra muestreada en el estudio.

4.3.3 Modelo de dinámica poblacional

El modelo final desarrollado se muestra en la Fig. 4.13 tal y como se puede observar en el programa STELLA 9.1.3. La Fig. 4.14 muestra los resultados de la simulación de la densidad total de adultos de mejillón cebra durante 100 años tras calibrar el modelo y ajustarlo a una dinámica cíclica lo más semejante posible a la descrita en la naturaleza (ver apartado 4.1. de la presente tesis). Dicha simulación muestran el comportamiento cíclico de la población total de mejillón cebra. Lo mismo ocurre con la densidad de larvas velíferas y de adultos de cada una de las cohortes incluidas (Fig. 4.15). Además se pudo observar que la magnitud de cada uno de los estadios fue diferente y los ciclos de cada uno estaban ligeramente desplazados uno del otro en el tiempo. Durante los primeros 50 años de simulación se produjeron seis picos poblacionales cuyo valor máximo fue diferente. A partir del pico del año 50 el patrón de la población se estabilizó, alternándose en el tiempo dos picos poblacionales con valores máximos diferentes.

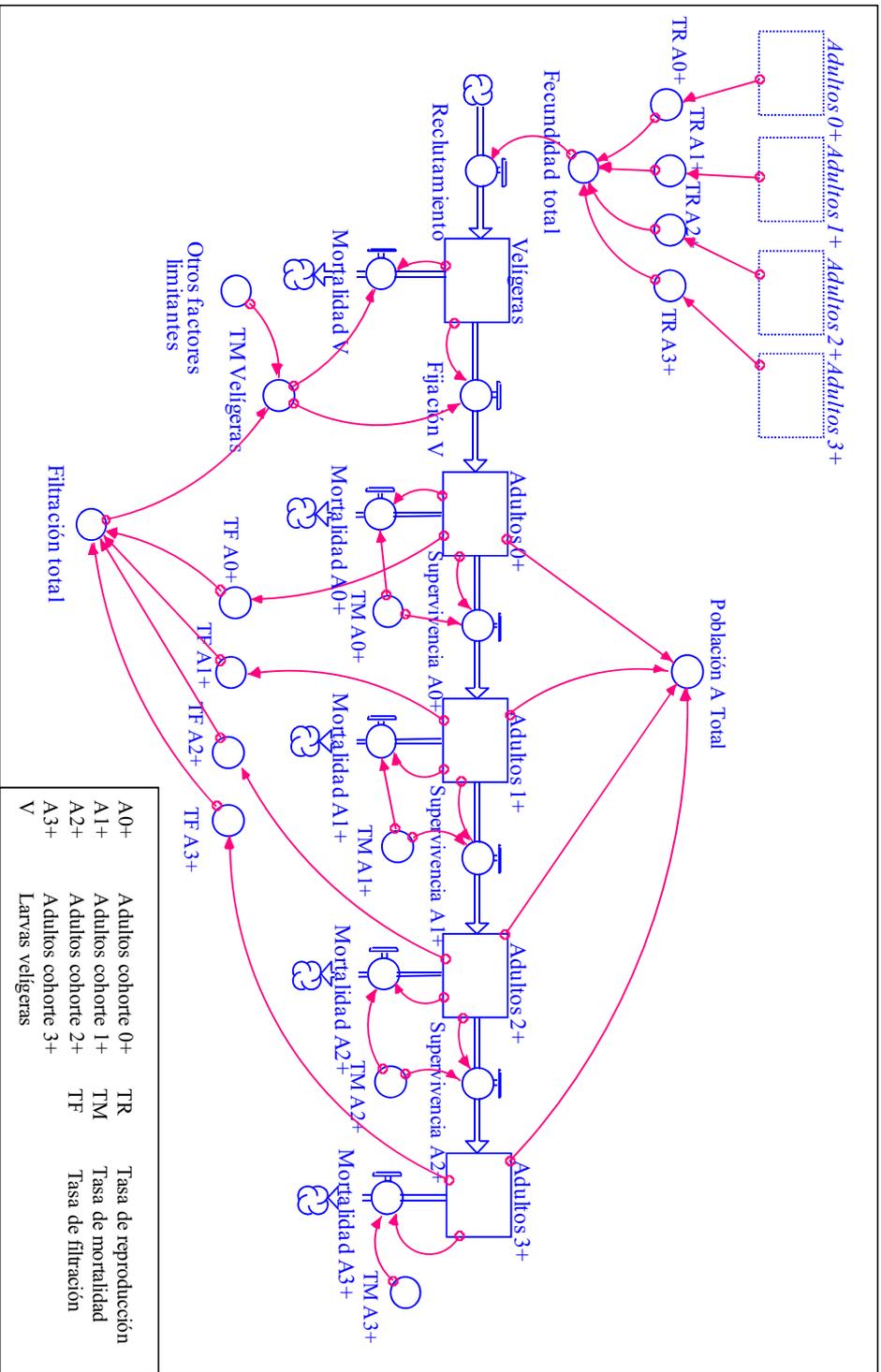


Figura 4.13.: Esquema del modelo poblacional de mejillón cebra creado con STELLA 9.1.3.

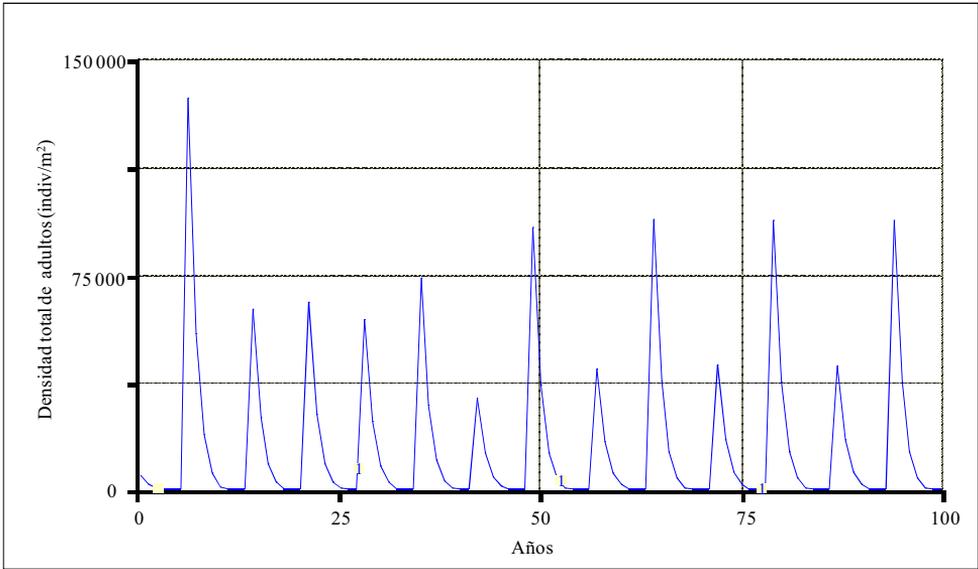


Figura 4.14: Simulación de la densidad poblacional total de adultos durante un periodo de 100 años.

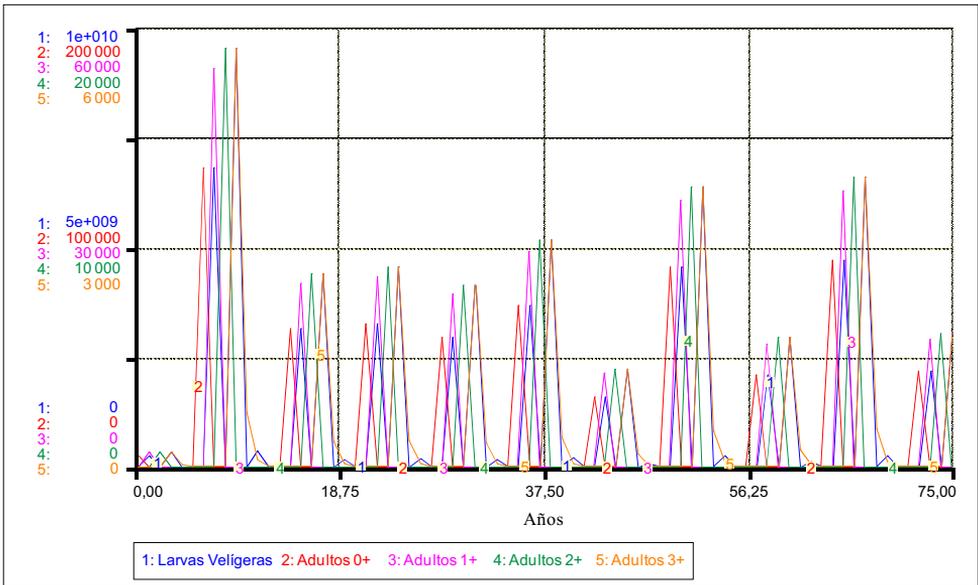


Figura 4.15: Simulación de la densidad poblacional de larvas velígeras (número de larvas producidas por cada m^2) y de cada una de las cohortes de adultos (individuos/ m^2).

Una vez construido, desarrollado y calibrado el modelo, el paso siguiente fue su validación mediante la comparación de los valores de densidades predichos por el modelo con datos reales observados en los embalses (Fig. 4.16). Como se pudo observar, para el periodo 2004-2009 los valores predichos por el modelo resultaron bastante aproximados a los observados en el embalse de Ribarroja y por tanto el modelo se comporta de forma fiable. Es importante tener en cuenta la escasez de datos disponibles para la validación del modelo, de manera que los resultados se deben tomar con precaución. Se pudo observar que tanto la falta de valores intermedios como la existencia de un valor de densidad muy alto hicieron que la recta se ajustase muy bien a los valores predichos por el modelo. El incremento de los datos disponibles haría posible validar y ajustar mejor el modelo desarrollado aumentando por tanto su fiabilidad.

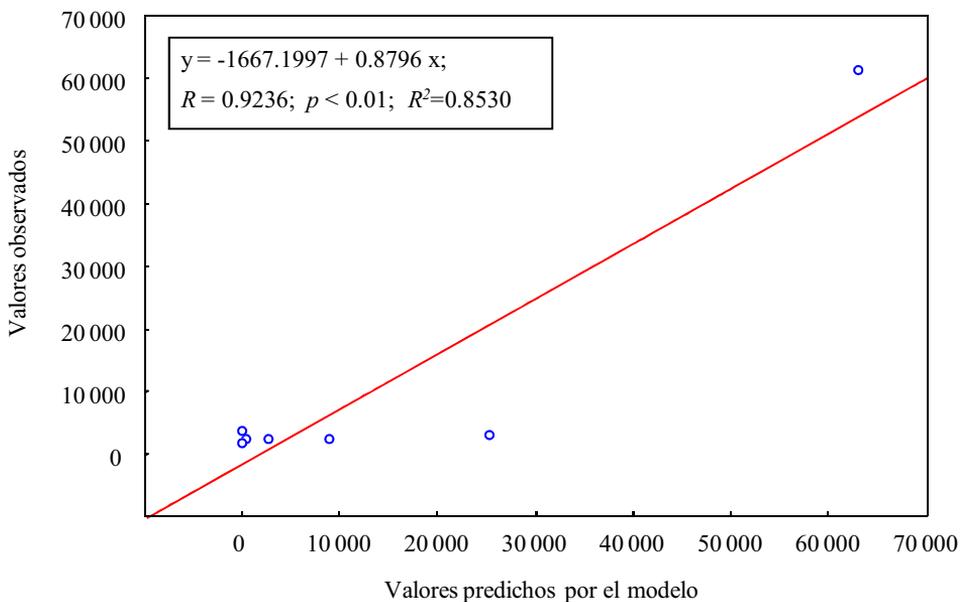


Figura 4.16: Relación entre los valores observados y los valores predichos por el modelo para el periodo 2004-2009. Los valores se expresan en densidad (indv/m^2).

5 DISCUSIÓN

5.1 EFECTO DE LOS FACTORES ABIÓTICOS SOBRE LAS POBLACIONES DE MEJILLÓN CEBRA EN LOS EMBALSES DEL BAJO EBRO

El conocimiento y estudio de los patrones de distribución y abundancia de las especies invasoras en general y en este caso del mejillón cebra en las zonas invadidas es un requisito básico a la hora de comprender el estado de la invasión y así poder llevar a cabo una buena gestión diseñando e implementando programas de control, monitorización y erradicación adecuados (Mellina & Rasmussen, 1994; Jones & Ricciardi, 2005). Tanto la distribución como la abundancia se pueden ver afectadas por factores abióticos como la temperatura, el contenido de oxígeno, la salinidad, (Karatayev et al., 1998) o la hidrodinámica de la masa de agua (Navarro et al., 2006) y por tanto su análisis resulta también de especial relevancia.

5.1.1 Estadios larvarios planctónicos

La densidad de larvas velígeras de mejillón cebra en las zonas invadidas ha sido ampliamente estudiada (ej. Lewandowski, 1982a; Martel et al., 1994; Nalepa et al., 1995; Strayer et al., 1996; Lucy, 2006) viéndose una gran variabilidad entre masas de agua e incluso dentro de una misma masa de agua (Tabla 5.1).

Tabla 5.1: Densidades máximas de larvas velíferas de mejillón cebra encontradas en diferentes masas de aguas invadidas tanto en Estados Unidos como en Europa.

Masa de agua	Región	Años tras la detección de la especie	Densidad (individuos/L)	Referencia
Saginaw Bay, Lake Huron	Grandes Lagos	3-5	10	Nalepa et al., 1995
Río Hudson (estuario)	EEUU			Strayer et al. 1996
Lago Lough Key	Irlanda			
Lago Simcoe	Grandes Lagos	5-7	1-50	Lucy, 2006 Evans et al., 2011
Lago Erie (zona oeste)	Grandes Lagos	3	200	Griffiths et al., 1991
Lago Erie	Grandes Lagos	3	360	Fraleigh et al., 1993 Leach, 1993
Masurian lakes	Polonia	D*	200-1000	Lewandowski, 1982a
Embalses	Antigua URSS	D*	400	Lewandowski, 1982a
Lago Constanza	Alemania	< 10	700	Lewandowski, 1982a

D*. Tiempo desconocido desde la invasión de la masa de agua. Estudios realizados entre 1960-1980.

Los datos plasmados en el informe realizado por la Confederación Hidrográfica del Ebro para el seguimiento de las fases larvarias de la especie en 2006 muestran que las densidades máximas muestreadas de larvas velíferas eran: 50 individuos/L en Ribarroja, 1.96 individuos/L en Flix y 0.06 individuos/L en Mequinenza (CHE, 2006a). Los datos obtenidos de los muestreos llevados a cabo en la presente tesis revelaron un aumento de la densidad de larvas velíferas, respecto al año 2006, en los tres embalses con densidades máximas de 310 individuos/L en Mequinenza, 70 individuos/L en Ribarroja y 7 individuos/L en Flix. El

orden de los embalses en cuando a densidades máximas muestreadas cambió entre 2006 y 2008, este hecho y las diferencias existentes entre Mequinenza y Ribarroja se debieron a que la dinámica poblacional del mejillón cebra presenta ciclos (ver apartados 4.3 y 5.3). En el lago Zúrich (Suiza) se han observado máximos poblacionales aproximadamente cada 5 años (Burla & Ribí, 1998), en otras masas de agua europeas (lago Pohlitzer, Masurian lakes, etc...) se han verificado disminuciones drásticas cada 3-4 años (Lewandowski, 1982a). Considerando que la especie apareció en Ribarroja en 2001 y en Mequinenza en 2004 (Durán Lalaguna & Anadón Marco 2008), esta diferencia temporal determinó que la fase del ciclo en que se encontraban las poblaciones en ambos embalses en el momento del muestreo fuera diferente. En función del tiempo transcurrido desde la invasión inicial hasta el momento del muestreo, en Ribarroja (± 8 años) la población se encontraría en disminución mientras que en Mequinenza (± 5 años) estaría en torno a un máximo poblacional. En el caso de Flix la presencia y abundancia de larvas planctónicas es menor que en los otros dos embalses. Aunque la especie está presente en dicho embalse desde las mismas fechas que en Ribarroja, en este caso las diferencias radicarón en el propio embalse, ya que éste se comporta como lo haría un tramo de río de aguas no embalsadas debido al bajo tiempo de retención del agua (Navarro et al., 2006). En el caso de los ríos o, en este caso, de una masa de agua que se comporta como tal, el mejillón cebra se ve afectado de forma negativa sobre todo por el flujo unidireccional, la perturbación producida por dicho flujo, el sedimento en suspensión y la menor disponibilidad de sustrato adecuado, normalmente determinada por la presencia de macrófitos y de otros moluscos (bivalvos y gasterópodos) (Karatayev et al., 1998).

La densidad de larvas velígeras fue mayor que la de umbonales y ésta a su vez fue mayor que la de pedivelígeras en los tres embalses (Tabla 4.1).

Estos resultados se deben a la alta tasa de mortalidad en cada uno de los estadios larvarios y a la fijación temprana de larvas (Lucy, 2006) y concuerdan con el informe realizado por la CHE en 2006a. Se estima que hay entre un 30-100% de mortalidad de larvas velígeras en lagos (Stanczykowska, 1977; Sprung, 1989) esta mortalidad puede deberse a diversos factores como la predación (peces, zooplancton y mejillón cebra adulto) (Horvath & Lamberti, 1999; Molloy et al., 1997; McIsaac et al., 1991), turbulencia del agua (Rehmann et al., 2003), infecciones bacterianas (Sprung, 1989), etcétera... Además, estudios de laboratorio han demostrado un aumento de la tasa de mortalidad en el cambio del estadio veliger con forma de D a umbonal (cuello de botella) (Stoeckel et al., 2004). Otros estudios indican que también hay mortalidad larvaria en estadios más avanzados del ciclo vital, durante las fases de metamorfosis y fijación (Stanczykowska, 1977; Lewandowski, 1982a).

Todos los resultados obtenidos indican que las fluctuaciones mensuales observadas en el reclutamiento de larvas planctónicas responden a variaciones en la temperatura del agua. Los cambios estacionales en la temperatura del agua son críticos en la regulación de la maduración gonadal. Las temperaturas bajas del invierno favorecen la sincronización de la gametogénesis, lo cual hace más eficaz la reproducción en esta especie dioica con fecundación externa. De forma general, se ha visto que cuando en primavera se alcanzan los 12 - 13°C comienza la reproducción (Burla & Ribi, 1998; Claudi & Mackie, 1994; Ram et al., 1996; Wright et al., 1996), es el caso de los Grandes Lagos (EEUU) según Ram et al. (1996) y del río Rin (Jantz & Neuman, 1998). Otros estudios difieren ligeramente de esta temperatura como en el caso del realizado por Minchin et al. (2005) en lagos de Irlanda donde las larvas aparecen a partir de los 15°C. Las variaciones en la densidad y distribución de las larvas no

responden a ninguno de los demás parámetros analizados ya que obedecen en gran medida al propio ciclo biológico de la especie.

Frecuentemente, se detecta la presencia de larvas por primera vez a finales de primavera (Abril-Mayo) con un pico a mitad de verano (Julio-Agosto) y desapareciendo en otoño (Septiembre-October) (Garton & Haag, 1993). En Mequinenza los datos pusieron de manifiesto dos periodos principales de producción de larvas uno que se inició en primavera (Marzo-Abril) y otro a finales de verano. De forma general, los juveniles del primer periodo se fijan a finales de Mayo y unos meses después (Agosto) son capaces de reproducirse a la vez que lo vuelven a hacer los individuos de generaciones anteriores (Borcherding, 1991; Jantz & Neumann, 1998). En Ribarroja se juntan varias masas de agua de densidad y temperatura diferente. Durante el verano, el agua proveniente de Mequinenza fluye por el hipolimnion y el agua más caliente del Segre (tributario del Ebro) por el epilimnion de Ribarroja (Navarro et al., 2006). En este embalse se observó un tímido aumento de larvas coincidiendo con el primer pico de Mequinenza. La mayoría de las larvas planctónicas procedentes de Mequinenza se quedan en las capas profundas del embalse (por debajo de 11 m de profundidad), de ellas las pocas muestreadas darían lugar a este pico en Ribarroja. El resto de larvas, con origen en el Segre y el propio embalse, dieron lugar a otros dos repuntes: uno centrado en el mes de julio y otro en el de octubre. Se puede decir que las poblaciones de Mequinenza y Ribarroja no tienen totalmente sincronizados sus ciclos reproductivos.

5.1.2 Estadios larvarios sésiles

La fijación de las larvas es un punto crítico del ciclo vital del mejillón cebra en el cual se produce una drástica disminución de la densidad poblacional con reducciones de hasta un 99% de los individuos debido a la alta tasa de mortalidad que se da en esta fase. Esta disminución está causada principalmente por las condiciones ambientales de las cuales la más importante es la disponibilidad de un sustrato adecuado para la fijación de las larvas (Stanczykowska, 1977; Lewandowski, 1982b) y a las fluctuaciones poblacionales intrínsecas a la especie. En el caso de Ribarroja se observó que la fijación mensual de larvas en los testigos fue cero. Este hecho se atribuye al momento del ciclo vital en que se encontraba la población de este embalse, habiendo alcanzado máximos poblacionales en años anteriores, en el momento del muestreo la población se encuentra en fase de senescencia (ver apartado 4.3.3). En Mequinenza, donde el ciclo poblacional es inverso debido al desfase temporal (este embalse fue colonizado por el mejillón cebra unos años después), la densidad de los diferentes estadios larvarios planctónicos fue mayor y se pudo observar fijación mensual en los testigos. Este resultado concuerda con estudios previos en los que se demostró que la tasa de fijación diaria de mejillón cebra está fuertemente correlacionada ($r = 0.84 - 0.85$) con las concentraciones locales de larvas planctónicas de la especie (Martel et al., 1994), lo cual es la base para explicar las fluctuaciones poblacionales intrínsecas a la especie. Lo mismo se ha visto que ocurre en poblaciones de invertebrados bentónicos marinos como por ejemplo los cirrípedos *Balanus glandula*. (Gaines et al., 1985) y *Semibalanus balanoides* (Bertness et al., 1992) o el briozoo *Membranipora membranacea* (Yoshioka, 1982) entre otros.

La densidad de larvas plantígradas fijas a sustrato en el embalse de Mequinenza resultó ser mayor a 6m de profundidad que en superficie. Este resultado concuerda con otros estudios que determinaron que la densidad de mejillón cebra aumenta con la profundidad hasta un máximo de 20 m (Jones & Ricciardi, 2005; Mitchell et al., 1996). En el año 2008, la Confederación Hidrográfica del Ebro llevó a cabo un estudio cartográfico del embalse de Mequinenza mediante técnicas acústicas en el cual se pudo determinar la presencia de una banda de densidades máximas de la especie a 6 m, resultados que concuerdan con los del presente estudio. En dicho trabajo se indica la existencia de gradientes de profundidad en la densidad de la especie (CHE, 2009d). En otras masas de agua invadidas en Europa las mayores densidades se han detectado entre los 2 m y los 12 m (Mitchell et al., 1996).

5.1.3 Monitorización de las poblaciones

Los esfuerzos de monitorización para detectar la presencia de nuevas poblaciones de mejillón cebra y determinar el estado de las ya existentes pueden ir dirigidos a estadios larvarios planctónicos o a individuos sésiles. En nuestro caso, los resultados obtenidos nos indicaron que el método de recuento de larvas planctónicas es más efectivo a la hora de determinar el estado de la invasión que el de testigos con placas de metacrilato (individuos sésiles) ya que las placas mostraron numerosos ceros en meses en los que el recuento de larvas dio positivo. Se debe tener en cuenta que las fases larvarias planctónicas, como primeros estadios ligados a la dispersión, son los primeros presentes en las masas de agua por lo que permiten una detección más temprana de la presencia de la especie. Además, dichos estadios se distribuyen más uniformemente y por tanto

cuando están presentes dan mejores estimaciones cuantitativas que el muestreo de estadios bentónicos (Johnson, 1995).

Por otro lado, el objetivo de la colocación de testigos con placas de metacrilato en estos embalses fue determinar la fijación mensual de individuos. La ventaja de este método es que el recuento de individuos se puede realizar sin necesidad de instrumentos ópticos. Pero este método a la vez presenta ciertos inconvenientes ya que la fijación mensual de individuos a las placas se ve afectada por diversos factores que por tanto afectan a los resultados obtenidos. El primer factor a tener en cuenta es el tipo de material empleado para la fabricación de las placas, este no debe ser resistente a la fijación del mejillón. En nuestro caso el metacrilato parece ser adecuado ya que la fijación a él no resulta significativamente diferente de la que se da en materiales como el PVC ampliamente usados para determinar la tasa de fijación de la especie (Tabla 5.2). Sin embargo también hay que tener en cuenta otros factores propios del comportamiento de la especie y relacionados con la fijación al sustrato. Los individuos post-veliger toman contacto con el sustrato por primera vez cuando son demasiado pesados para mantenerse en la columna de agua. Estos individuos pueden ser resuspendidos y derivar con las corrientes; se han encontrado juveniles de más de 2 mm de longitud en el plancton (Martel, 1993). Una vez contactan con el sustrato comienzan a fijarse a éste por las fibras del biso o pueden reptar durante horas o incluso días en busca de un hábitat alternativo (Marsden & Lansky, 2000). Por tanto el movimiento activo de los individuos (Toomey et al., 2002) puede implicar intercambios entre las placas y las zonas adyacentes (soporte, cadena de sujeción, etc....) (Fig. 3.4). Estos movimientos se verán influenciados a su vez por la preferencia por sustratos rugosos frente a lisos y de horizontales frente a verticales (Kilgour & Mackie, 1993; Marsden & Lansky, 2000). La exposición del testigo al agua del embalse da lugar a la formación de

biofilm sobre las diferentes superficies. La formación de biofilm se considera un prerrequisito para la fijación del mejillón cebrá (Claudi & Mackie, 1994). En nuestro caso las placas se colocaban nuevas cada mes por lo que tendría que formarse el biofilm, que el resto de la estructura ya tendría, antes de que se pudieran fijar los individuos. Todo esto explica que al sacar los testigos del agua para reemplazar las placas cada mes, se observase a simple vista una mayor densidad de individuos fijos a las zonas adyacentes a las placas que a éstas (Fig. 3.4). Además se pudo observar que la fijación comenzaba por los bordes de las placas. Según Mardsen & Lansky (2000) este comportamiento se debe a que las esquinas permiten que los individuos se fijen a dos superficies adyacentes en vez de a solo una (superficie plana), y proporciona cierto grado de protección frente a predadores y corrientes de agua.

Tabla 5.2: Intensidad de fijación de mejillón cebrá en diferentes materiales tras tres meses de exposición en el lago San Clair (Claudi & Mackie, 1994).

Material	Media de individuos/m²
Cobre	0 ^a
Acero galvanizado	548 ^b
Aluminio	2.324 ^{b,c}
Acrílico	6.896 ^{c,d}
PVC	7.471 ^{c,d}
Teflón	8.593 ^{c,d}
Vinilo	12.068 ^d
Madera tratada	15.255 ^d
Acero (sin galvanizar)	15.420 ^d
Madera de pino	16.117 ^d
Polipropileno	17.554 ^d
Amianto	21.333 ^d
Acero inoxidable	21.812

^{a-d} Las abundancias con la misma letra no son significativamente diferentes entre sí ($p < 0.05$).

Los resultados del presente estudio son útiles para la toma de decisiones sobre medidas de gestión relacionadas con el control y la monitorización de los embalses invadidos o susceptibles de ser invadidos por el mejillón cebra. La gestión de la invasión en el sistema de embalses debe plantearse de forma coordinada y teniendo en cuenta varios componentes: el espacial, el ciclo hidrológico anual, el ciclo vital del mejillón cebra y los ciclos poblacionales de la especie. En caso de aplicar medidas directas de eliminación de adultos y/o larvas, estas serán más efectivas antes de la época de reproducción. La distribución batimétrica y su relación con el nivel del embalse indican que desembalses controlados pueden ser efectivos para disminuir la densidad de mejillón cebra. Dichos desembalses deberían llegar como mínimo unos metros más abajo de la banda de densidades máximas, situada en Mequinenza a 6 m (CHE, 2009d). Teniendo en cuenta que el esfuerzo debe ser coordinado entre los embalses sería necesario conocer de forma precisa, como en Mequinenza, la distribución batimétrica de la especie en Ribarroja. Además, dado que los tres embalses se destinan a la producción hidroeléctrica es importante tener en cuenta la repercusión económica de las medidas a implementar ya que los gastos ocasionados podrían ser mayores que los causados por la invasión.

Además, los resultados obtenidos ponen de relieve la importancia de elegir bien los métodos empleados para la detección y monitorización de la especie, en este caso el muestreo de larvas planctónicas parece preferible frente al de testigos. También es conveniente resaltar la importancia de los substratos empleados y el diseño de los testigos en el caso de la monitorización de la tasa de fijación. La baja variabilidad entre los puntos de muestreo de Mequinenza en relación a la tasa de fijación en nuestros experimentos sugieren que, en el futuro, en este tipo de estudios los esfuerzos deben ir dirigidos a aumentar el número de replicas en vez del

número de puntos ya que podemos asumir que estos se sitúan en una misma masa de agua cuyas características son homogéneas como ocurre en el estudio realizado por Mardsen & Landsky (2000). Es necesario seguir trabajando con estas poblaciones a largo plazo para conocer otros posibles comportamientos que por la breve duración de este estudio y el poco tiempo transcurrido desde la invasión inicial no hayan salido a relucir.

5.2 INFLUENCIA DE LOS FACTORES ABIÓTICOS EN LAS POBLACIONES DE MEJILLÓN CEBRA EN EL TRAMO FLUVIAL DEL BAJO EBRO

La presencia de mejillón cebra se ha verificado en diferentes tipos de masas de agua tanto lénticas (lagos y embalses) como lólicas. Sin embargo, la mayoría de los estudios realizados se han centrado en sistemas lénticos (ej. Stanczykowska, 1977; Lewandowski, 1982a; Lewandowski 1982b; Griffiths et al, 1991; Burla & Ribí, 1998; Fleischer et al 2001; Karatayev et al., 2003; Burlakova et al., 2006; Evans et al., 2011) concentrándose una gran parte de ellos en los factores que afectan a la presencia y abundancia de la especie. Esto se debe a que las densidades alcanzadas en lagos y embalses son por lo general más altas y también a que suelen ser focos de la invasión (Stanczykowska, 1977; Mellina & Rasmussen, 1994; Karatayev et al., 1998; Bobeldyk et al., 2005) como se ha visto en la diversas zonas invadidas, entre ellas, la cuenca del Ebro donde el foco de invasión inicial fue el embalse de Ribarroja (Durán & Anadón, 2008).

A diferencia de una gran parte de los estudios citados en algunos de los cuales se desarrollan modelos para predecir patrones de distribución y abundancia en poblaciones de mejillón cebra en lagos y a gran escala o en masas de agua donde se conocía la existencia de importantes diferencias

ambientales, nuestro estudio se realizó a escala local, en un sistema de aguas lóaticas y sin conocimiento a priori de posibles patrones o diferencias entre los puntos muestreados. Naddafi et al. (2011) desarrollaron un modelo para la densidad de mejillón cebra con datos de 55 lagos europeos y 13 de Norte América, Ramcharan et al. (1992) se basaron en datos de 278 lagos europeos para realizar este tipo de modelos, Jones & Ricciardi (2005) lo hicieron en el río St. Lawrence en un tramo en el cual se conocía a priori la existencia de una gran variabilidad en la concentración de calcio y el tipo de sustratos. A partir de dichos modelos se obtuvieron datos de relevancia sobre los factores que determinan la presencia y densidad de la especie. La concentración de calcio, la temperatura, la salinidad, el porcentaje de saturación de oxígeno del agua, el pH y la disponibilidad de un sustrato adecuado son algunos de los factores abióticos tanto químicos como físicos que pueden limitar la presencia y abundancia del mejillón cebra en una masa de agua (Karatayev et al., 1998; Orlova & Panov, 2004). De forma general las características químicas establecen un primer umbral que determina la posibilidad de que la especie este presente. Cuando el agua es químicamente apropiada para que los individuos puedan llevar a cabo sus procesos fisiológicos los factores físicos tienden a limitar la presencia y abundancia locales (Mellina & Rasmussen, 1994). A escala local, como en el caso que nos ocupa, las variables que determinan tanto la presencia como la abundancia de la especie actúan de forma diferente sobre todo si las características abióticas son relativamente homogéneas.

Además, hay que tener en cuenta que debido a las características propias de los ríos, tanto las larvas como los adultos de mejillón cebra se ven afectados por factores como el flujo unidireccional del agua, la presencia de sedimentos en suspensión y la menor disponibilidad de sustratos adecuados para la fijación (Mellina & Rasmussen, 1994; Karatayev et al., 1998).

5.2.1 Factores que determinan la presencia de la especie

El primer modelo desarrollado indicó (ver apartado 4.2.2) que la profundidad es la única variable de las analizadas que influye de forma significativa en la presencia/ausencia de mejillón cebrá. La capacidad discriminante del modelo entre zonas donde el mejillón está o no presente (67.09 %) no resulta buena si la comparamos por ejemplo con el modelo de presencia obtenido por Ramcharan et al., 1992 (92.7%). Esto se debe a que, como veremos a continuación, las variables muestreadas y utilizadas para la construcción del modelo no son limitantes en el tramo de estudio. En la mayoría de los casos el rango de valores entre los que fluctúan es estrecho y/o se encuentra dentro de los límites fisiológicos que permiten la supervivencia de la especie. Las variables que aparecen en el modelo pero que no son significativas (porcentaje de oxígeno disuelto, clorofila, velocidad del agua y temperatura) no son capaces de predecir por sí solas la presencia de la especie, en este caso, pero complementan dicho modelo debido a la relación que tienen unas con otras.

La profundidad es la única variable capaz de predecir en parte la presencia de mejillón cebrá en el tramo de estudio porque la inestabilidad de los primeros metros de la columna de agua hace más difícil que las larvas y adultos de mejillón cebrá se fijen al sustrato debido a las fluctuaciones en el nivel del agua, la turbulencia y las corrientes (Mellina & Rasmussen, 1994). Además de influir sobre la fijación de los individuos, según Rehmann et al. (2003) el aumento de la turbulencia del agua está relacionado con una mayor tasa de mortalidad de las larvas.

Para poder decir que la temperatura no es limitante en el tramo de muestreo no es adecuado tener en cuenta los datos de nuestro muestreo ya

que se refieren a una única época del año (finales de verano) y las temperaturas limitantes son las extremas. Lo mismo ocurre con otras variables. Por eso se deben tener en cuenta datos de un periodo más largo de tiempo. Desde el descubrimiento del mejillón cebra en la cuenca en 2001 y el mes de octubre de 2011 la temperatura en el tramo muestreado presenta un mínimo de 6°C y un máximo de 29°C (www.gencat.cat/aca). Estos valores se encuentran dentro del rango en el que puede vivir la especie. Según Karatayev et al. (1998) la temperatura mínima a la que sobrevive el mejillón cebra es 0°C ya que no es capaz de sobrevivir a la congelación. El límite superior es de 30°C comenzando su inhibición a 27°C.

El rango de salinidad en el que puede vivir el mejillón cebra es amplio, desde aguas dulces hasta salinidades alrededor de 5. Sin embargo, es importante tener en cuenta que diferentes poblaciones presentan diferentes tolerancias (Karatayev et al., 1998), se han podido encontrar poblaciones de mejillón cebra a salinidades de 12 en zonas estuarinas europeas. En todo el tramo de río estudiado la salinidad es adecuada para la especie ya que se mantiene por debajo de 1 a excepción del punto E1 donde a 5 m se dispara llegando a alcanzar 5.87 debido a la cercanía de la cuña salina. Se sabe que en general, la salud y supervivencia de los individuos es mayor a salinidades alrededor de 1 porque son valores similares a las que presentan los tejidos de tal forma que el gasto energético necesario para mantener el equilibrio osmótico es mínimo. No obstante, la tolerancia a la salinidad está determinada por la temperatura, la etapa vital de los individuos y el régimen de aclimatación. Así se ha observado que diferentes estadios presentan diferentes tolerancias a la salinidad. Las larvas velígeras son el estadio más tolerante observándose aumento significativo de la mortalidad a valores de salinidad de 4.5, seguido de los adultos (4). El estadio más sensible es el post-veliger donde el aumento de mortalidad se sitúa a 2 y

por tanto es el que limita la distribución. El mejillón cebra tolera mejor la salinidad a menor temperatura. Entre 18-20°C el óptimo de salinidad es 1 y entre 3-12°C se sitúa alrededor de 2-4. Consecuentemente, el éxito en la colonización de aguas salobres es ligeramente mayor en aguas más frías (Kilgour et al., 1994).

En las muestras analizadas el pH se sitúa entre 7.98 y 8.45, siempre dentro de los límites de supervivencia de la especie y muchas veces en el óptimo. La bibliografía relativa al tema establece el límite inferior alrededor de 7.3 y el máximo de 9. Un pH 8.4-8.5 sería óptimo para el desarrollo de la especie (Ramcharan et al., 1992; Baker et al., 1993; McMahon, 1996).

El valor máximo obtenido en nuestros muestreo para el porcentaje de saturación de oxígeno en el agua fue 102.1 % y el mínimo 76 %, ambos valores son superiores al límite crítico determinado para la supervivencia de la especie situado en el 25 % (Karatayev et al., 1998).

Aunque no pudimos tomar datos para determinar la concentración de calcio en el agua se debe tener en cuenta a la hora de analizar la distribución del mejillón cebra ya que se sabe que es uno de los factores limitantes más importante para la especie. Es una variable capaz de predecir la presencia de mejillón cebra en diferentes masas de agua, sin embargo, no suele serlo para zonas diferentes de una misma masa de agua. Además, por si solo el calcio no es un buen indicador de la densidad (Mellina & Rasmussen, 1994; Naddafi et al., 2011). En el caso del tramo de estudio el calcio no es un factor limitante ya que los valores se sitúan muy por encima de los límites citados por trabajos anteriores. El umbral inferior de calcio para la supervivencia de larvas de mejillón cebra según Sprung (1987) es de 12 mg/L. los datos obtenidos por Vinogradov et al. (1993) mostraron que concentraciones de calcio por debajo de 10-12 mg/L no son adecuadas para el metabolismo normal del calcio en mejillón cebra.

Neary & Leach (1992) establecen el límite para la supervivencia de adultos en 3-8 mg/L y de larvas velígeras en 13 mg/L. Entre 2001 y octubre de 2011 el valor medio de la concentración de calcio en el tramo del Ebro aguas abajo de la presa de Flix fue de 114.34 mg/L con un mínimo de 77.00 mg/L y un máximo de 158.40 mg/L durante el periodo de muestreo los valores se situaron entre 102.90 – 109.00 mg/L (www.gencat.cat/aca).

Otro de los principales factores que afectan a la distribución del mejillón cebra es la disponibilidad de un sustrato adecuado para su fijación (Karatayev et al., 1998; Orlova & Panov, 2004). Cuando las características químicas del agua son adecuadas en muchos sistemas la supervivencia del mejillón cebra depende de la existencia de sustratos adecuados para su fijación (Stanczykowska, 1977; Lewandowski, 1982b). En nuestro estudio no hemos podido determinar si limita la presencia de la especie, ya que debido a la limitación técnica de los muestreos sólo se pudo diferenciar entre sustratos naturales y artificiales, pero no se pudo diferenciar entre los diversos tipos de sustratos naturales. Sería necesario realizar un estudio más exhaustivo de los sustratos de la zona de estudio aumentando el número de puntos de muestreo, ya que el tipo de sustrato puede ser uno de los principales factores limitantes para la especie en la zona fluvial.

5.2.2 Factores que determinan la abundancia de la especie

Según el modelo obtenido (ver apartado 4.2.3), el factor principal que explica la variación de la abundancia, de individuos adultos de mejillón cebra en el tramo fluvial del bajo Ebro es la distancia a la presa de Flix. Varios estudios han analizado el comportamiento del mejillón cebra en sistemas lóticos centrándose la mayoría en explicar la disminución de la

densidad de larvas durante el transporte. Este parece ser el factor clave que estructura dichas poblaciones (Horvath et al., 1996; Welker & Walz, 1998; Horvath & Lamberti, 1999; Stoeckel et al., 2004; Bodelydyk et al., 2005). La observación de poblaciones de mejillón cebrá en grandes ríos como el Illinois sugiere que éstas se estructuran como metapoblaciones que requieren de una fuente de larvas para sobrevivir (Rehmann et al., 2003). En muchos casos son los embalses los que actúan como fuente de larvas. Aguas arriba de la zona de muestreo tenemos un sistema formado por los embalses de Mequinenza, Ribarroja y Flix, todos ellos invadidos por la especie. Este sistema de embalses actúa como fuente de larvas por lo que cuanto más nos alejamos de ellos (aguas abajo) la densidad de larvas debe ser menor y por tanto también la de individuos adultos, patrón que muestran nuestros resultados. Esta dinámica de fuente/sumidero es la que mejor encaja con la distribución del mejillón cebrá en este tipo de sistemas (Horvath et al., 1996; Stoeckel et al., 2004; Bobelydyk et al., 2005; Lucy et al., 2008).

Al igual que ocurre con la distribución, el sustrato, es un factor de importancia a la hora de predecir la abundancia de mejillón cebrá. El tamaño de partícula se sabe que influye sustancialmente en la densidad que pueden alcanzar las poblaciones (Mellina & Rasmussen, 1994; Karatayev et al., 1998; Orlova & Panov, 2004; Jones & Ricciardi, 2005). En algunos sistemas incluso se ha visto que la disponibilidad de un sustrato adecuado es el factor que domina la densidad por encima del resto (Mellina & Rasmussen, 1994) por lo que se recomienda su análisis en posteriores estudios, dado que presumimos que puede ser un factor de gran importancia en el tramo bajo del río Ebro.

Aunque la proliferación del mejillón cebrá puede ser explicada parcialmente por las propiedades físico – químicas del ecosistema receptor

(Naddafi et al., 2011), hay otro tipo de variables que pueden influir sobre las poblaciones. Existen trabajos como el realizado por Naddafi et al. (2010) en el lago Erken (Suecia) que indican que además de las variables físico-químicas, la presión que ejercen los depredadores sobre el mejillón cebra contribuye a las diferencias en la densidad poblacional a escala local. En Europa, la depredación por parte de la ictiofauna se considera alta (Molloy et al., 1997), por ejemplo, la densidad de carpa se mostró como una de las variables más importantes que afectaban negativamente a la densidad de mejillón cebra en el lago Erken (Naddafi et al., 2010). En el río Spree (Alemania) se ha atribuido parte de la mortalidad de larvas de la especie a la depredación por parte de bivalvos bentónicos incluyendo uniónidios y el propio mejillón cebra (Welker & Walz, 1998). Teniendo en cuenta sólo la población de peces, en el tramo de estudio están presentes al menos seis especies que en otras zonas de Europa se ha demostrado que son depredadoras de mejillón cebra. Algunas como el alburno y la carpa depredan tanto sobre larvas planctónicas como sobre individuos fijos al sustrato. El rutilo, el gardí y la sandra o lucioperca se ha visto que lo hacen solo sobre larvas planctónicas, mientras que el pez sol o perca sol sólo depreda individuos bentónicos (Molloy et al, 1997). Teniendo en cuenta todo esto sería conveniente analizar el efecto que tiene la depredación sobre las poblaciones de mejillón cebra en el Bajo Ebro.

Entender el papel que juegan las aguas lóaticas en el proceso de invasión es crucial para la gestión y prevención ya que la dispersión a través de ríos y canales es un factor importante en la propagación de las especies exóticas dulceacuícolas (Bobeldyk et al., 2005). Modelos predictivos como los que hemos presentado pueden ser muy efectivos como base científica para el desarrollo de programas de control y monitorización al indicar las áreas más susceptibles de ser invadidas y permitiendo evaluar el grado de infección (Mellina & Rasmussen, 1994). Además, la realización de dichos

modelos pone de manifiesto la necesidad de estudiar otros factores no incluidos en ellos y que pudieran influir sobre la distribución y abundancia del mejillón cebra como son la disponibilidad y tipo de sustrato, la distribución, densidad, reclutamiento y mortalidad de larvas, la hidrodinámica del tramo o la densidad de depredadores. Se deben realizar más estudios para mejorar los modelos y comprender mejor la distribución de la especie en el bajo Ebro.

5.3 TASA DE FILTRACIÓN Y DINÁMICA POBLACIONAL DEL MEJILLÓN CEBRA EN EL BAJO EBRO

Desde que el mejillón cebra comenzó la colonización de nuevos territorios como especie invasora se ha visto que produce un gran número de impactos tanto a nivel ecológico como económico (ver pág. 36 de la presente tesis). La magnitud de dichos impactos depende en gran medida de la densidad que la población pueda alcanzar. Uno de los impactos más ampliamente estudiados es el producido por la gran capacidad filtradora de la especie. Se ha visto que debido a su actividad filtradora aumenta la transparencia del agua, disminuye la cantidad de fitoplancton en la columna de agua y alteran la estructura y composición de sus comunidades, etcétera... (MacIsaac et al., 1992; Horgan & Mills, 1997; 1999). La alta tasa de filtración de la especie unida a las grandes densidades poblacionales que puede alcanzar juega un papel importante en el movimiento, circulación y eliminación de partículas presentes en la columna de agua (Fanslow et al., 1995). Además, la actividad filtradora de los individuos adultos afecta a la población de larvas planctónicas de la propia especie ya que también son filtradas y por tanto eliminadas de la

columna de agua (MacIsaac et al., 1991). Por todo ello el conocimiento de la tasa de filtración de las poblaciones, como ya se ha citado, es necesario para poder predecir mediante la creación de modelos las densidades poblacionales y sus fluctuaciones en el tiempo. La modelización de las poblaciones de mejillón cebra resulta de gran utilidad a la hora de poder predecir los efectos y comportamientos de las especie en el medio y así llevar a cabo una gestión adecuada de la invasión.

5.3.1 Tasa de filtración de mejillón cebra en el tramo bajo del Ebro

Como se ha dicho en numerosas ocasiones la actividad filtradora y por tanto la tasa de filtración del mejillón cebra puede tener grandes repercusiones sobre las masas de agua colonizadas por este bivalvo. La tasa de filtración de esta especie es un parámetro que ha sido estimado y analizado en numerosos estudios (Kryger & Riisgard, 1988; Reeders et al., 1989; MacIsaac et al., 1992; Bunt et al., 1993; Fanslow et al., 1995; Roditi & Caraco, 1996; Horgan & Mills, 1997; Ackerman, 1999; Horgan & Mills, 1999; Rajagopal et al., 2002). La variación de dicho parámetro entre estudios es amplia y posiblemente resultado de un gran número de factores como la temperatura del agua, el tipo de alimento o la disponibilidad de éste (Reeders et al., 1989; Bunt et al., 1993), la dinámica de fluidos de la masa de agua (Ackerman, 1999) y también el método de experimentación (Kryger & Riisgard, 1988; Riisgard, 2001). En el caso del río Ebro no se conoce ningún estudio relativo a este parámetro. Tanto las características de las masas de agua como los métodos empleados en estudios anteriores son diferentes de los de éste por lo que los datos absolutos de tasa de filtración no son comparables (Riisgard, 2001). Sin embargo si se pueden establecer paralelismos, uno de ellos es el objeto de este trabajo: establecer

la relación entre la tasa de filtración del mejillón cebra adulto en el bajo Ebro y las características morfológicas de los individuos de mejillón cebra.

Según los resultados obtenidos en nuestro estudio y trabajos anteriores, la tasa de filtración está proporcionalmente relacionada con las dimensiones y peso de los individuos de mejillón cebra. Los individuos más grandes y de mayor peso presentan una tasa de filtración mayor (Bunt et al., 1993; Horgan & Mills, 1997; Ackerman, 1999; Rajagopal et al., 2002). Esta relación permite la estima de la tasa de filtración a partir de variables más fáciles de obtener como la longitud de la concha o el peso de los individuos. Aparte de con la tasa de filtración, se ha visto que la longitud de la concha está correlacionada con otras variables más difícilmente cuantificables relacionadas con la morfología de la especie y su alimentación. El área de la superficie del sifón exhalante o la velocidad de la pluma exhalante también están correlacionadas positivamente con la longitud de la concha y relacionadas con la tasa de filtración (Bunt et al., 1993).

Lo expuesto anteriormente indica que el conocimiento de la tasa de filtración y de su relación con las características morfológicas de los individuos adultos de mejillón cebra crea las bases para el análisis de los efectos de la actividad filtradora del mejillón cebra en las aguas del bajo Ebro, de tal forma que puedan ser de utilidad a la hora de gestionar la invasión y su repercusión sobre el medio.

5.3.2 Modelo de dinámica poblacional

Uno de los factores clave a la hora de determinar los efectos de una especie invasora es el tamaño de su población, el cual puede variar tanto en el espacio como en el tiempo. La variación espacial de la densidad de poblaciones de mejillón cebra ha sido modelada usando diversas variables independientes: la probabilidad de colonización, el tamaño de partícula del sustrato y las variables físico - químicas del agua (ej. Mellina & Rasmussen, 1994; Karatayev et al., 1998; Lewandowski, 2001). Sin embargo, aunque existen trabajos sobre ello (ej. Casagrandi et al., 2007), se ha prestado menos atención a la descripción o predicción de las variaciones de las poblaciones de mejillón cebra en el tiempo y a escala local. Una de las finalidades del modelo desarrollado es precisamente esa, entender los mecanismos subyacentes a la dinámica poblacional del mejillón cebra en los embalses del bajo Ebro a largo plazo.

Se ha visto que existen cinco tipos posibles de variación de la dinámica poblacional a largo plazo tanto del mejillón cebra como de otras especies invasoras (Strayer & Malcom, 2006) (Fig. 5.1). La dinámica con altibajos es una de las consideradas más comunes en las poblaciones de mejillón cebra, con grandes densidades de la especie al principio de la colonización, seguido de densidades mucho menores durante un largo periodo de tiempo (Stanczykowska, 1977; Burla & Ribí, 1998). Este escenario da ciertas esperanzas a las poblaciones nativas afectadas ya que si superan la fase en la que las densidades son muy altas seguramente serán capaces de sobrevivir. Las poblaciones de mejillón cebra pueden también seguir una dinámica de ciclos estables fuertemente dependiente de las clases de edad. Este tipo de dinámica puede ir desdibujándose con el tiempo, pero ante una perturbación en el sistema es capaz de reiniciarse. El periodo de cada ciclo

depende del tiempo de vida de las clases de edad dominantes. Los datos obtenidos de algunas poblaciones sugieren este tipo de comportamiento (Stanczykowska, 1977; Burla & Ribi, 1998). Aunque no es tan común, las poblaciones de esta especie pueden seguir una trayectoria relativamente estable a lo largo de los años, con pequeñas fluctuaciones (Stanczykowska, 1977; Lewandowski, 2001). Por último las poblaciones podrían expandirse después de un periodo de baja densidad, aunque esta hipótesis no ha sido examinada en profundidad (Strayer & Malcom, 2006). La trayectoria de la población de mejillón cebra obtenida con el modelo creado (Fig. 4.14) se adapta a una dinámica cíclica, siendo durante los primeros 50 años relativamente irregular. Los patrones temporales de la densidad total de adultos obtenidos mediante simulación son consistentes tanto con la evidencia empírica (Fig. 5.2) como con las simulaciones obtenidas por otros modelos (Fig. 5.3). De acuerdo con estos modelos, el efecto de la población de adultos y su actividad filtradora sobre la mortalidad de las larvas velígeras es determinante en la auto-regulación de las poblaciones de mejillón cebra (MacIsaac et al., 1991; Casagrandi et al., 2007), como ocurre en el modelo desarrollado.

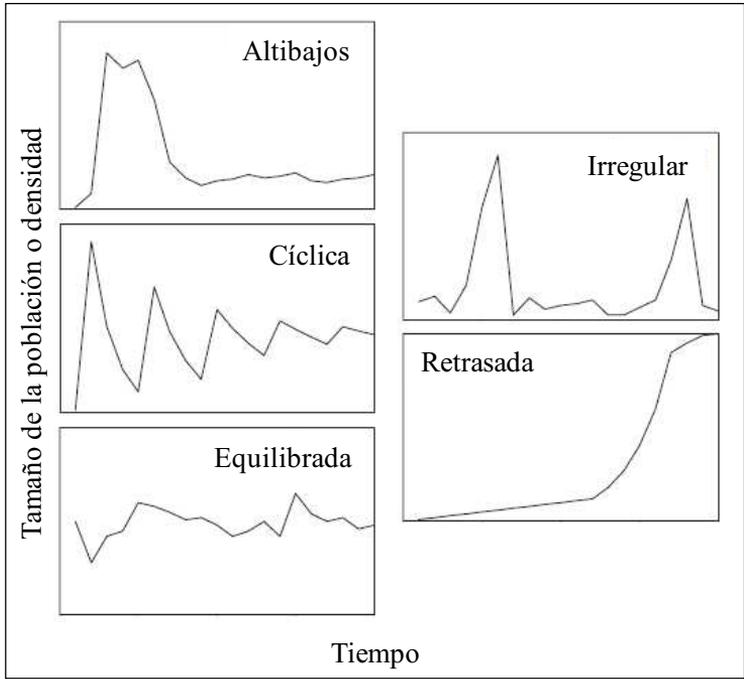


Figura 5.1: Cinco posibles trayectorias seguidas por las poblaciones de mejillón cebra y otras especies invasoras (Strayer & Malcom, 2006).

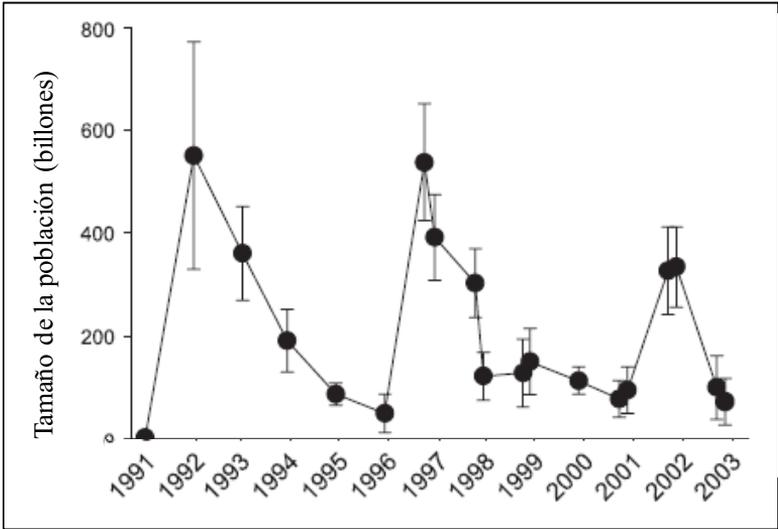


Figura 5.2: Evolución de la densidad poblacional de mejillón cebra en el estuario del río Hudson entre 1991 y 2003 (Strayer & Malcom, 2006).

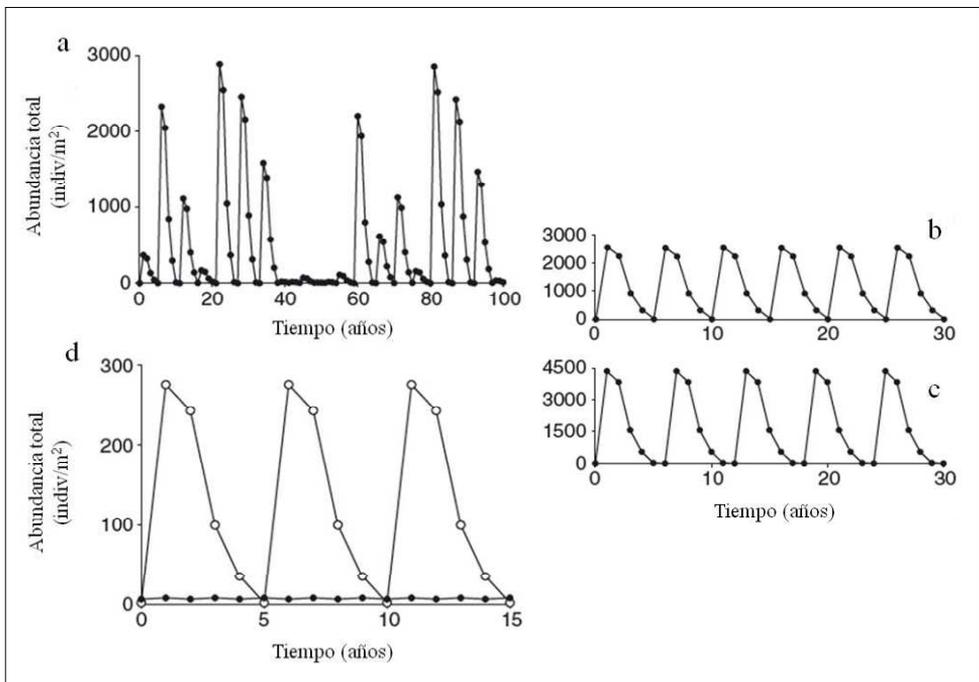


Figura 5.3: Ejemplos de patrones temporales generados con el modelo desarrollado por Casagrandi et al., 2007. El gráfico (a) muestra un régimen caótico, el (b) ciclos estables de 5 años, el (c) ciclos estables de 6 años y el (d) muestra también una dinámica cíclica de 5 años.

La dinámica poblacional que es posible simular con dicho modelo presenta estructura de edades (larvas velíferas, adultos 0-3+) y es denso-dependiente. Este modelo ha demostrado ser capaz de simular la dinámica poblacional de la especie teniendo en cuenta que para que la población sea viable es necesario que su reproducción tenga éxito y que suficientes individuos jóvenes alcancen la madurez. También se plasman en él las características que la especie comparte con muchas especies invasoras exitosas: crecimiento rápido, reproducción prolífica en estadios jóvenes (0-1+) y un periodo de vida relativamente corto. Esto da lugar a que la población tenga el potencial necesario para crecer rápida y

exponencialmente dentro de las masas de agua colonizadas (Ehrlich, 1989; McMahon, 1992; Nichols, 1996), como ocurre en el caso analizado.

Aunque los datos relativos a la densidad de adultos en el Ebro son escasos y el periodo desde la invasión relativamente corto, con el aumento de las series de datos será posible obtener un mejor conocimiento de la dinámica de la especie en estas aguas. El modelo creado sienta la base para el desarrollo de modelos más completos y complejos que incluyan otros factores que pueden afectar con diferente intensidad a la densidad y dinámica poblacional de la especie. Las características físico químicas de la masa de agua, la depredación por peces y aves, la disponibilidad de espacio para la fijación de los individuos, y la disponibilidad de alimento, son algunos de estos factores.

6 CONCLUSIONES

- Se ha comprobado que en el tramo bajo del río Ebro el mejillón cebra es capaz de vivir tanto en ecosistemas lénticos como lóticos, incluso en aquellos con cierta influencia marina debido a la presencia esporádica de la cuña salina.
- La dinámica poblacional interanual del mejillón cebra en los embalses del bajo Ebro se ajusta a un modelo de carácter cíclico y denso-dependiente, condicionado directamente por la densidad poblacional de la propia especie y el efecto de la depredación de los individuos adultos sobre las propias larvas planctónicas.
- Las poblaciones de mejillón cebra en los embalses de Mequinenza y Ribarroja no se encuentran sincronizadas, se hallan en fases diferentes del ciclo poblacional; la de Mequinenza en torno a un máximo y la de Ribarroja en fase de descenso.
- La densidad larvaria de la especie tanto en la fase planctónica como en la fase sésil fue mayor en el embalse de Mequinenza que en el de Ribarroja. Las densidades en Flix son marcadamente menores que en los otros dos embalses.
- En los tres embalses del bajo Ebro el mejillón cebra presenta un ciclo reproductivo bivoltino, con dos periodos de reproducción bien diferenciados: el primero centrado en primavera y el segundo a principios del otoño.
- Tanto la presencia como la densidad de individuos sésiles en las masas de agua estudiadas, incluyendo aguas lénticas y lóticas, están fuertemente afectadas por la profundidad. En los dos primeros metros tanto la densidad como la presencia de la especie presentaron valores mínimos, y estos dos parámetros poblacionales aumentaron con la profundidad produciéndose los valores máximos en torno a los 6-7 m de profundidad.

- En el tramo fluvial del bajo Ebro, la densidad de mejillón cebra se ve afectada por el sistema de embalses situado aguas arriba (Mequinenza – Ribarroja - Flix), el cual actúa como fuente emisora de larvas de la especie. El efecto de esta fuente de larvas sobre el reclutamiento de mejillón cebra aguas abajo se evidencia por que la densidad de adultos es menor cuanto más lejos del sistema de embalses se encuentre la población.
- Factores como la depredación sobre el mejillón cebra por parte de aves y peces, la disponibilidad de sustrato y el tamaño de partícula de éste deben ser estudiados en profundidad en el bajo Ebro, para poder predecir con mayor exactitud la distribución y abundancia de las poblaciones de mejillón cebra y sus efectos tanto ecológicos como económicos.
- La tasa de filtración individual del mejillón cebra en el bajo Ebro está fuertemente relacionada con el tamaño de los individuos; los individuos de mayor tamaño (clase de edad 3+) presentan una tasa de filtración que puede ser hasta 5 veces mayor que la de individuos de menor envergadura (clase 0+).
- A la hora de realizar el seguimiento de la invasión en los embalses de Mequinenza, Ribarroja y Flix se recomienda el método de recuento de larvas planctónicas ya que se ha mostrado más efectivo que el de testigos con placas de metacrilato (monitorización de individuos sésiles).
- La gestión global y las medidas concretas a implementar para hacer frente a la invasión deben plantearse de forma coordinada, nunca aislada, entre las masas de agua interconectadas entre sí o incluso entre las de una misma cuenca hidrográfica ya que masas de agua colonizadas por el mejillón cebra, como son los embalses de Mequinenza y Ribarroja, pueden actuar como fuente de larvas aguas abajo.
- Las medidas que puedan llevarse a cabo para controlar o eliminar poblaciones de mejillón cebra serán más efectivas antes de la época de

reproducción y en la fase del ciclo poblacional en la cual las densidades son próximas al mínimo.

7 BIBLIOGRAFÍA

Ackerman JD, Sim B, Nichols SJ & Claudi R. 1994. A review of the early life history of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*): comparisons with marine bivalves. *Canadian Journal of Zoology*. 72: 1169-1179.

Ackerman JD. 1999. Effect of velocity on the filter feeding of dreissenid mussels (*Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis*): implications for trophic dynamics. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 56: 1551-1561.

Adrobau Ros E. 2007. *Aedes albopictus* [En línea] InvasIber, 2007. <http://hidra.udg.es/invasiber/fitxa_details.php?taxonomic=4&id_fitxa=89> [Consulta: 3 de diciembre de 2008]

Akcakaya R & Baker P. 1998. Zebra Mussel Demography and Modeling: Preliminary Analysis of Population Data from Upper Midwest Rivers. Washington, DC: US Army Corps of Engineers.

Akmentins MS & Cardozo DE. 2010. American bullfrog *Lithobates catesbeianus* (Shaw, 1802) invasion in Argentina. *Biological Invasions*. 12(4): 735-737.

Al-Barwami SM, Arshad A, Nurul Amin SM, Japar SB, Siraj SS & Yap CK. 2007. Population dynamics of the green mussel *Perna viridis* from the high spat-fall coastal water of Malacca, Peninsula Malaysia. *Fisheries Research*. 84: 147-152.

Alcaraz C. 2006. Ecological interactions between an invasive species (*Gambusia holbrooki*) and native cyprinidonts: the role of salinity. PhD thesis, University of Girona.

Alcaraz C, Caiola N & Ibáñez C. 2011. Bioaccumulation of pollutants in the zebra mussel from hazardous industrial waste and evaluation of spatial distribution using GAMs. *Science of the Total Environment*. 409: 898–904.

Aldridge DC, Elliott P & Moggridge G D. 2004. The recent and rapid spread of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in Great Britain. *Biological Conservation*. 119:253-261.

Allendorf FW & Lundquist LL. 2003. Introduction: population biology, evolution, and control of invasive species. *Conservation Biology*. 17, 24–30.

Amaral OC, Otero R, Grimalt JO & Albaiges J. 1996. Volatile and semi-volatile organochlorine compounds in tap and riverine waters in the area of influence of a chlorinated organic solvent factory. *Water Research*. 30(8):1876-1884.

Araujo R, Bragado D & Ramos MA. 2001. Identification of the river blenny, *Salaria fluviatilis*, as a host to the glochidia of *Margaritifera auricularia*. *Journal of Molluscan Studies*. 67:128–129.

Arenillas-Parra M & Sáenz Ridruejo C. 1987. *Guía Física de España*. 3. Los Ríos. Madrid: Alianza Editorial. 386 pp.

Baker P, Baker S & Mann R. 1993. Criteria for predicting zebra mussel invasions in the Mid-Atlantic region. En: *Zebra Mussels and the Mid-Atlantic*. Maryland Sea Grant Publication: Maryland; 5–18.

Baker SM & Levinton JS. 2003. Selective feeding by three native North American freshwater mussels implies food competition with zebra mussel. *Hydrobiologia* 505: 97-105.

Bañares, A., Blanca, G., Güemes, J. & Moreno, J.C., eds. 2007. Atlas y Libro Rojo de la Flora Vasculare Amenazada de España: Taxones Prioritarios. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid.

Bhattacharya CG. 1967. A simple method of resolution of a distribution into Gaussian components. *Biometrics*. 23: 115-135.

Batalla RJ, Gomez CM & Kondolf GM. 2004. Reservoir-induced hydrological changes in the Ebro River basin (NE Spain). *Journal of Hydrology*. 290: 117–136.

Benejam L, Benito J & García-Berthou. 2010. Decrease in the Condition and Fecundity of Freshwater Fishes in a Highly Polluted Reservoir. *Water Air and Soil Pollution*. 210:231-242.

Benson AJ & Boydstun CP. 1995. Invasion of the zebra mussel into the United States. En: Pimentel, D., McNair, S., Janecka, J., Wightman, J., & Simmonds, C., O’Connell, C., Wong, E., Russel, L., Zern, J., Aquino, T., & Tsomondo, T. 2001. Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasions. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 84: 1–20.

Bertness MD, Gaines SD, Stephens FG & Yund PO, 1992 Components of recruitment in populations of the acorn barnacle *Semibalanus balanoides* (Linnaeus). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 156: 199-215.

Binelli A, Provini A & Galassi S. 1997. Trophic modifications in lake Como (N.Italy) caused by the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*). *Water, Air and Soil Pollution*. 99: 633-640.

Binimelis R, Monterroso I & Rodríguez-Labajos B. 2005. Assessing “global invaders”—Two participatory analyses. Paper presented in the 6th

International Conference of the European Society for Ecological Economics, Lisbon, June 14–17, 2005.

Bobeldyk AM, Bossenbroek JM, Evans-White MA, Lodge DM & Lamberti GA. 2005. Secondary spread of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in coupled lake-stream systems. *Écoscience*. 12(3): 339-346.

Boix Masafret D. 2004. *Ficopomatus enigmaticus*. [En línea] InvasIber, 2004

<http://hidra.udg.es/invasiber/fitxa_detalls.php?taxonomic=6&id_fitxa=68>
> [Consulta: 2 de diciembre de 2008]

Borcherding J. 1991. The annual reproductive cycle of the freshwater mussel *Dreissena polymorpha* Pallas in lakes. *Oecologia*. 87: 208-218.

Bossenbroek JM, Johnson LE, Peters B & Lodge DM. 2007. Forecasting the expansion of zebra mussels in the United States. *Conservation Biology*. 21: 800–810.

Bunt CM, MacIsaac HJ & Sprules WG. 1993. Pumping Rates and Projected Filtering Impacts of Juvenile Zebra Mussels (*Dreissena polymorpha*) in Western Lake Erie. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 50: 1017-1022.

Burla H & Ribí G. 1998. Density variation of the zebra mussel *Dreissena polymorpha* in Lake Zürich, from 1976 to 1988. *Aquatic Sciences*. 60: 145–156.

Burlakova LE, Karatayev AY & Padilla DK. 2000. The Impact of *Dreissena polymorpha* (PALLAS) Invasion on Unionid Bivalves. *International Review of Hydrobiology*. 85: 529-541.

Burlakova LE, Karatayev AY & Padilla DK. 2006. Changes in the distribution and abundance of *Dreissena polymorpha* within lakes through time. *Hydrobiologia*. 571: 133–146.

Burlakova LE, Karatayev AY, Padilla DK, Cartwright LD & Hollas DN. 2009. Wetland restoration and invasive species: applesnail (*Pomacea insularum*) feeding on native and invasive aquatic plants. *Restoration Ecology*. 17(3): 433-440.

Cabezas A, Garcia M, Gallardo B, Gonzalez E, Gonzalez-Sanchis M & Comín FA. 2009. The effect of anthropogenic disturbance on the hydrochemical characteristics of riparian wetlands at the Middle Ebro River. *Hydrobiologia*. 617: 101-116.

Caiola N. 2006. Towards the conservation of Iberian Cyprinidontiform fishes: Ecological strategy and competition with the introduced Eastern mosquitofish. PhD thesis, University of Barcelona.

Caiola N & Sostoa A. 2002 First record of the Asiatic cyprinid *Pseudorasbora parva* in the Iberian Peninsula. *Journal of Fish Biology*. 61: 1058-1060.

Caiola N & Sostoa A. 2005. Possible reasons for the decline of two native toothcarps in the Iberian Peninsula: evidence of competition with the introduced Eastern mosquitofish. *Journal of Applied Ichthyology*. 21: 358-363.

Casadevall Masó M. 2004. *Myocastor coypus* [En línea] InvasIber, 2004<http://hidra.udg.es/invasiber/fitxa_detalls.php?taxonomic=11&id_fitxa=47> [Consulta: 1 de diciembre de 2008]

Casagrandi R, Mari L & Gatto M. 2007. Modelling the local dynamics of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*). *Freshwater Biology*. 52: 1223-1238.

Castro-Díez P, Valladares F & Alonso A. 2004. La creciente amenaza de las invasiones biológicas. *Ecosistemas*. 13(3): 1-9.

CBD. 2000: Global strategy on invasive alien species. – Convention on Biological Diversity, UNEP/CBD/SBSTTA/6/INF/9: 1-52.

Chase ME & Bailey RC. 1999. The Ecology of the Zebra Mussel (*Dreissena polymorpha*) in the Lower Great Lakes of North America: I. Population Dynamics and Growth. *Journal of Great Lakes Research*. 25(1): 107-121.

CHE. 2004. Confederación Hidrográfica del Ebro: operaciones de prospección y ensayos de extracción manual y mecánica de mejillón cebra en los embalses de Mequinenza y Ribarroja. 14-20 de septiembre de 2004. [En línea]

<<http://www.chebro.es/contenido.streamFichero.do?idBinario=9436>>

[Consulta: 30 de Abril de 2012]

CHE, CICAP S.L. 2006a. Informe técnico sobre el seguimiento de la fase larvaria de mejillón cebra en el Bajo Ebro, realizado de abril a septiembre de 2006. 51 pp.

CHE, Infraeco. 2006b. Ejecución de trabajos relacionados con los requisitos de la Directiva Marco (2000/60/CE) en el ámbito de la Confederación Hidrográfica del Ebro referidos a: elaboración del registro de zonas protegidas, determinación del potencial ecológico de los embalses, desarrollo de programas específicos de investigación. Embalse de Mequinenza. Confederación Hidrográfica del Ebro, Zaragoza, 49 pp.

CHE, Infraeco. 2006c. Ejecución de trabajos relacionados con los requisitos de la Directiva Marco (2000/60/CE) en el ámbito de la Confederación Hidrográfica del Ebro referidos a: elaboración del registro de zonas protegidas, determinación del potencial ecológico de los embalses, desarrollo de programas específicos de investigación. Embalse de Ribarroja. Confederación Hidrográfica del Ebro, Zaragoza, 44 pp.

CHE, Ecohydros. 2008a. Aplicación de tecnologías acústicas en la detección y evaluación de poblaciones de peces y mejillón cebra en los embalses de la cuenca del Ebro. Tomo I: Estudio censal de las comunidades de peces en el embalse de Ribarroja. Confederación hidrográfica del Ebro, Zaragoza. 41 pp.

CHE, Ecohydros. 2008b. Aplicación de tecnologías acústicas en la detección y evaluación de poblaciones de peces y mejillón cebra en los embalses de la cuenca del Ebro. Tomo II: Estudio censal de las comunidades de peces en el embalse de Mequinzenza. Confederación hidrográfica del Ebro, Zaragoza. 36 pp.

CHE, UTE Red Biológica del Ebro. 2009a. Informe final del embalse de Mequinzenza. Confederación Hidrográfica del Ebro, Zaragoza. 23 pp.

CHE, UTE Red Biológica del Ebro. 2009b. Informe final del embalse de Ribarroja. Confederación Hidrográfica del Ebro, Zaragoza. 15 pp.

CHE, UTE Red Biológica del Ebro. 2009c. Informe final del embalse de Flix. Confederación Hidrográfica del Ebro, Zaragoza. 15 pp.

CHE, Ecohydros .2009d. Aplicación de tecnologías acústicas en la detección y evaluación de poblaciones de peces y mejillón cebra en los embalses de la cuenca del Ebro. Tomo II: Cartografía del mejillón cebra. Confederación hidrográfica del Ebro, Zaragoza. 52 pp.

CHE. 2011. Control del Estado de las Masas de Agua (CEMAS). Informe de situación año 2010. Confederación hidrográfica del Ebro, Zaragoza. 320 pp.

Cid N, Ibáñez C & Prat N. 2008. Life history and production of the burrowing mayfly *Ephoron virgo* (Olivier, 1791) (Ephemeroptera: Polymitarcyidae) in the lower Ebro river: a comparison after 18 years. *Aquatic insects*. 30(3): 163-178.

Cid N, Ibáñez C, Palanques A & Prat N. 2010. Patterns of metal bioaccumulation in two filter-feeding macroinvertebrates: exposure distribution, inter-species differences and variability across developmental stages. *Science of the Total Environment*. 408: 2795–2806.

Cid N. 2010. Ecology of the benthic macroinvertebrates in the lower Ebro River: community characterization, population dynamics and bioaccumulation of pollutants in response to environmental factors. Tesis doctoral. Universidad de Barcelona. 259 pp. Barcelona, España.

Claudi R & Mackie GL. 1994. Practical Manual for Zebra Mussel Monitoring and Control. Lewis: Boca Raton, FL. 227 pp.

Clavero M., Blanco-Garrido F. & Prenda J. 2004. Fish fauna in Iberian Mediterranean river basins: biodiversity, introduced species and damming impacts. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. 14: 575–585.

Clavero M & Hermoso V. 2011. Reservoirs promote the taxonomic homogenization of fish communities within river basins. *Biodiversity and Conservation*. 20: 41–57.

Connelly NA, O'Neill CR, Knuth BA & Brown TL. 2007. Economic impacts of zebra mussels on drinking water treatment and electric power generation facilities. *Environmental Management*. 40: 105–112.

Coughlan J. 1969. The estimation of filtering rate from the clearance of suspensions. *Marine Biology*. 2: 356-358.

DAISIE European Invasive Alien Species Gateway, 2008. *Dreissena polymorpha*. [En línea] <<http://www.europe-alien.org/speciesFactsheet.do?speciesId=50169#>> [Consulta: 18 de Abril de 2012]

Dukes JS & Mooney HA. 1999. Does global change increase the success of biological invaders?. *Trends in Ecology and Evolution*. 14: 135-139.

Durán Lalaguna C & Anadón Marco A. 2008. The zebra mussel invasion in Spain and navigation rules. *Aquatic Invasions*. 3: 315-324.

Durán Lalaguna C, Viamonte A, Bernat Y, Diez-Antoñanzas Jimenez C & Anadón Marco A. 2007. Mejillón cebra en aguas de la cuenca del Ebro. *Ambienta*. Diciembre 2007 44-50.

Durán C, Lanao M, Anadón A & Touyá V. 2010. Strategy of management of the zebra mussel invasion in the Ebro River basin. *Aquatic Invasions*. 5: 309–316.

Ehrlich PR. 1989. Attributes of invaders and invading processes: vertebrates. Pages 315-328 in J.A. Drake, E DiCastrì, R.H. Groves, E.J. Kruger, H.A. Mooney, M. Rejmdnek, and M.H. Williamson, editors. *Biological invasions: a global perspective*. Wiley, New York, New York, USA.

Elvira B & Almodovar A. 2001. Freshwater fish introductions in Spain: facts and Figures at the beginning of the 21st century. *Journal of Fish Biology*. 59 (Supplement A), 323–331.

Escalona Llanas M & Martínez Antonio ME (2007) La problemática del mejillón cebra en sistemas de riego. *Agricultura*. 396-397.

Evans DO, Skinner AJ, Allen R & McMurtry. 2011. Invasion of zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, in Lake Simcoe. *Journal of Great Lakes Research*. 37: 36-45.

Fauna Europaea. 2009. *Dreissena polymorpha*. [En línea]
<http://www.faunaeur.org/full_results.php?id=337878> [Consulta: 18 de Abril de 2012]

Falk-Petersen J, Bøhn T & Sandlund OT. 2006. On the numerous concepts in invasion biology. *Biological Invasions*. 8:1409–1424.

Fahnenstiel GL, Bridgeman TB, Lang GA, McCormick MJ & Nalepa TF. 1995. Phytoplankton productivity in Saginaw Bay, Lake Huron: effects of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) colonization. *Journal of Great Lakes Research*. 21: 465–475.

Fanslow DL, Nalepa TF & Lang GA. 1995. Filtration Rates of the Zebra Mussel (*Dreissena polymorpha*) on Natural Seston from Saginaw Bay, Lake Huron. *Journal of Great Lakes Research*. 21(4): 489-500.

Fleischer GW, Desorcie TJ & Houszko JD. 2001. Lakewide distribution of *Dreissena* in Lake Michigan, 1999. *Journal of Great Lakes Research*. 27: 252–257.

Fraleigh PC, Klerks PL, Gubanich G, Matisoff G & Stevenson RC. 1993. Abundance and settling of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) veligers

in western and central Lake Erie. En: Nalepa, T.F., Schloesser, D.W. (Eds.), *Zebra Mussels: Biology, Impact and Control*. CRC Press, Boca Raton, Fl, pp. 129–142.

GAE- SEO/BirdLife. “Situación y medidas de acción sobre las aves exóticas introducidas en España” [En línea] Grupo de Aves Exóticas (SEO/BirdLife), 2007. <www.seo.org/?grupodeavesexoticas> [Consulta: 4 de diciembre de 2008]

Gaines S, Brown S & Roughgarden J. 1985. Spatial variation in larval concentrations as a cause of spatial variation in settlement for the barnacle *Balanus glandula*. *Oecologia*. 67: 267-272.

Garcia-Berthou E, Alcaraz C, Pou-Rovira Q, Zamora L, Coenders G & Feo C. 2005. Introduction pathways and establishment rates of invasive aquatic species in Europe. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*. 62: 453–463

Garton DW & Haag WR. 1993. Seasonal reproductive cycles and settlement patterns of *Dreissena polymorpha* in western Lake Erie. In *Zebra mussels: biology, impacts, and control*. Edited by T.F. Nalepa and D. Schloesser. Lewis Publishers, Boca Raton. pp. 111–128.

Gasith A & Resh VH. 1999. Streams in Mediterranean Climate Regions: Abiotic Influences and Biotic Responses to Predictable seasonal Events. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 30: 51-81.

Gayanilo FC Jr, Sparre P & Pauly D. 2005. FAOICLARM stock assessment tools II (FiSAT II). Revised version. User’s guide. FAO Computerized Information Serie (Fisheries). No 8, FAO, Roma, Italia.

GEIB. 2006. TOP 20: Las 20 especies exóticas invasoras más dañinas presentes en España. GEIB, Serie Técnica N.2. 116 pp.

Gil Olcina A. 1988. Precipitaciones y regimens pluviales en la vertiente mediterránea española. Boletín de la Asociación de Geógrafos españoles. 7: 1-12.

Global Invasive Species Database, 2009. *Dreissena polymorpha*. [En línea] <
<http://www.issg.org/database/species/ecology.asp?si=50&fr=1&sts=&lang=EN>> [Consulta: 7 de junio de 2012].

Gordon DR. 1998. Effects of invasive, non-indigenous plant species on ecosystem processes: lessons from Florida. Ecological Applications. 8: 975–989.

Gozlan E, Andreou D, Asaeda T, Beyer K, Bouhadad R, Burnard D, Caiola N, Cakic P, Djikanovic V, Esmaeili H, Falka I, Golicher D, Harka A, Jeney G, Kovac V, Musil J, Nocita A, Povz M, Poulet N, Virbickas T, Wolter C, Tarkan A, Tricarico E, Trichkova T, Verreycken H, Witkowski A, Zhang C, Zweimueller I & Britton J. 2010. Pan-continental invasion of *Pseudorasbora parva*: towards a better understanding of freshwater fish invasions. Fish and Fisheries. 11: 315-340

Griffiths RW, Schloesser DW, Leach JH & Kovolak WP. 1991. Distribution and dispersal of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in the Great Lakes region. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 48: 1381-1388.

Gros M, Petrović M & Barceló, D. 2007. Wastewater treatment plants as a pathway for aquatic contamination by pharmaceuticals in the Ebro river basin (Northeast Spain). Environmental Toxicology and Chemistry. 26: 1553–1562.

- Guillén J & Palanques A. 1992. Sediment dynamics and hydrodynamics in the lower course of a river regulated by dams: the Ebro River. *Sedimentology*. 39: 567–579
- Gutiérrez F. 2006. Estado de conocimiento de especies invasoras. Propuesta de lineamientos para el control de los impactos. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, D.C. - Colombia. 156 pp.
- Hagg WR, Berg DJ & Garton DW. 1993. Reduced Survival and Fitness in Native Bivalves in Response to Fouling by the introduced Zebra Mussel (*Dreissena polymorpha*) in Western Lake Erie. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 50: 13-19.
- Hamilton DJ, Ankney D & Bailey RC. 1994. Predation of zebra mussels by diving ducks: An enclosure study. *Ecology*. 75: 521-531.
- Hebert PDN, Muncaster BW & Mackie G L. 1989. Ecological and genetic studies on *Dreissena polymorpha* (Pallas): a new mollusc in the Great Lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 48: 1381-1388.
- Hermoso V, Clavero M, Blanco-Garrido F & Prenda F. 2011. Invasive species and habitat degradation in Iberian streams: an explicit analysis of their role and interactive effects on freshwater fish biodiversity loss. *Ecological Applications*. 21: 175–188.
- Hildebrandt A, Guillamon M, Lacorte S, Tauler R & Barcelo D. 2008. Impact of pesticides used in agriculture and vineyards to surface and groundwater quality (North Spain). *Water Research*. 42: 3315-3326.
- Hincks SS & Mackie GL. 1997. Effects of pH, calcium, alkalinity, hardness, and chlorophyll on the survival, growth, and reproductive

- success of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in Ontario lakes. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 54: 2049–2057.
- Horgan MJ & Mills EL. 1997. Clearance rates and filtering activity of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*): implications for freshwater lakes. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 54: 249–255.
- Horgan MJ & Mills EL. 1999. Zebra mussel filter feeding and food-limited production of *Daphnia*: recent changes in lower trophic level dynamics of Oneida Lake, New York, U.S.A. Hydrobiologia. 411: 79-88.
- Horvath TG, Lamberti GA, Lodge DM & Perry WL. 1996. Zebra Mussel Dispersal in Lake-Stream Systems: Source-Sink Dynamics?. Journal of the North American Benthological Society. 15(4): 564-575.
- Horvath, T.G., & Lamberti, G.A. 1999. Mortality of zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, veligers during downstream transport. Freshwater Biology. 42: 69–76.
- Hughes, B., *Oxyura jamaicensis*. [En línea] Global Invasive Species Database, 2006.
<<http://www.issg.org/database/species/ecology.asp?si=152&fr=1&sts> >
[Consulta: 1 de diciembre de 2008]
- Ibáñez, C. 1993 Dinámica hidrológica i funcionament ecològic del tram estuarií del riu Ebre. Ph.D. Thesis, University of Barcelona, 198 p. Barcelona, Spain.
- Ibáñez C, Rodrigues-Capitulo A & Prat N. 1995. The combined impacts of river regulation and eutrophication on the dynamics of the salt wedge and the ecology of the lower Ebro River (North-East Spain). Ecological basis for River Management (Harper, D. M. & Ferguson, A., eds). John Wiley & Sons, Chichester, England.

- Ibáñez C, Prat N, & Canicio A. 1996. Changes in the Hydrology and Sediment Transport Produced by Large Dams on the Lower Ebro River and Its Estuary, Regulated Rivers: Research and Management. 12: 51–62.
- Ibáñez C & Prat N. 2003. The environmental impact of the Spanish Hydrological Plan on the lower Ebro river and delta. International Journal of Water Resources Development. 19(3): 485–500.
- Ibáñez C, Prat N, Durán C, Prados M, Munné A, Andreu R, Caiola N, Cid N, Hampel H, Sanchez R & Trobajo R. 2008. Changes in dissolved nutrients in the lower Ebro river: Causes and consequences. Limnetica. 27: 131–142.
- Ibáñez C, Alcaraz C, Caiola N, Rovira A, Trobajo R, Alonso M, Durán C, Jiménez PJ, Munné A & Prat N. 2012. Regime shift from phytoplankton to macrophyte dominance in a large river: Top-down versus bottom-up effects. Science of the Total Environment. 416: 314-322.
- Jaksic FM, Iriarte JA, Jiménez JE & Martínez, DR. 2002. Invaders without frontiers: cross-border invasions of exotic mammals. Biological Invasions. 4, 157–173.
- Jantz B & Neumann D. 1998. Growth and reproductive cycle of the zebra mussel in the River Rhine as studied in a river bypass. Oecologia, 114: 213- 225.
- Johnson LE. 1995. Enhanced early detection and enumeration of zebra mussel (*Dreissena* spp.) veligeras using cross-polarized light microscopy. Hydrobiologia. 312: 139-146.
- Jokela A & Ricciardi A. 2008. Predicting zebra mussel fouling on native mussels from physicochemical variables. Freshwater Biology. 53: 1845-1856.

Jones LA & Ricciardi A. 2005. Influence of physiochemical factors on the distribution and biomass of invasive mussels (*Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 62: 1953–62.

Karatayev AY, Burlakova LE & Padilla DK. 1998. Physical factors that limit the distribution and abundance of *Dreissena polymorpha* (PALL.). Journal of Shellfish Research. 4: 1219-1235.

Karatayev AY, Burlakova LE & Padilla DK & Johnson LE. 2003. Patterns of spread of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha* (Pallas)): the continuing invasion of Belarussian lakes. Biological Invasions. 5: 213–221.

Karatayev AY, Burlakova LE & Padilla DK. 2006. Growth rate and longevity of *Dreissena polymorpha* (Pallas): a review and recommendations for future study. Journal of shellfish research. 25: 23-32.

Kerney MP & Morton BS. 1970. The distribution of *Dreissena polymorpha* (Pallas) in Britain. Journal of Conchology. 27: 97-100.

Kilgour BW & Mackie GL. 1993. Colonization of different construction materials by the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*). In T. F. Nalepa and D. W. Schloesser (eds.), Zebra mussels. Biology, impacts, and control, pp. 167—173. Lewis Publishers, Boca Raton, Florida.

Kilgour BW, Mackie GL, Baker MA & Keppel R. 1994. Effects of Salinity on the Condition and Survival of Zebra Mussels (*Dreissena polymorpha*). Estuaries. 17 (2): 385-393.

Kryger J & Riisgard HU. 1988. Filtration rate capacities in 6 species of European freshwater bivalves. Oecologia. 77: 34-38.

Kock WC & Bowmer CT. 1993. Bioaccumulation, Biological Effects, and Food Chain Transfer of Contaminants in the Zebra Mussel (*Dreissena polymorpha*). In T. F. Nalepa and D. W. Schloesser (eds.), Zebra mussels. Biology, impacts, and control, pp. 503—533. Lewis Publishers, Boca Raton, Florida.

Kolar C & Lodge DM. 2000. Freshwater non- indigenous species: interactions with other global changes. See Mooney & Hobbs 2000, pp. 3-30

Kottelat M & Freyhof J. 2007. Handbook of European freshwater fishes. Kottelat, Cornol, Switzerland y Freyhof, Berlin, Alemania. 646 pp.

Leach JH. 1993. Impacts of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) on water quality and fish spawning reefs in Western Lake Erie. En: Nalepa, T.F., Schloesser, D.W. (Eds.), Zebra Mussels: Biology, Impact and Control. CRC Press, Boca Raton, Fl, pp. 381–397.

Lever C. 2003. Naturalized Reptiles and Amphibians of the World. Oxford University Press, Oxford, UK. 344 pp.

Lewandowski K. 1982a The role of early developmental stages in the dynamics of *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia) populations in lakes I. Occurrence of larvae in the plankton. Ekologia Polska. 30(1-2): 81-109.

Lewandowski K. 1982b The role of early developmental stages in the dynamics of *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia) populations in lakes II. Settling of larvae and the dynamics of number of settled individual. Ekologia Polska. 30(3-4): 223-289.

Lewandowski K. 2001. Development of populations of *Dreissena polymorpha* (Pall.) in lakes. Folia Malacologia. 9(4): 171-216.

Lionello P, Malanotte-Rizzoli P, Boscolo R et al. 2006. The Mediterranean climate: an overview of the main characteristics and issues. En: Lionello P, Malanotte-Rizzoli P & Boscolo R. (Eds.), Mediterranean Climate Variability. Elsevier, Amsterdam, pp. 1–26.

Lockwood JL, Cassey P & Blackburn T. 2005. The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology and Evolution*. 20(5): 223-228.

Loope LL, Mueller-Dombois D. 1989. Characteristics of invaded islands, with special reference to Hawaii. In *Biological Invasions: a Global Perspective*, ed. JA Drake, F DiCasti, RH Groves, FJ Kruger, HA Mooney, M Rejmanek, MH Williamson. Chichester, UK: John Wiley & Sons, Ltd. pp. 257-80.

Lowe S, Browne M, Boudjelas S & De Poorter M. 2004. 100 of the World's Worst Invasive Alien Species A selection from the Global Invasive Species Database. Published by The Invasive Species Specialist Group (ISSG) a specialist group of the Species Survival Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN), 12 pp.

Lucy F. 2006. Early life stages of *Dreissena polymorpha* (zebra mussel): the importance of long-term datasets in invasion ecology. *Aquatic Invasions*. 1: 171-182.

Lucy F, Minchin D & Boelens R. 2008. From lakes to rivers: downstream larval distribution of *Dreissena polymorpha* in Irish river basins. *Aquatic Invasions*. 3(3): 297-304.

MacIsaac Hj, Sprules WG, Johannsson OE & Leach JH. 1992. Filtering impacts of larval and sessile zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) in western Lake Erie. *Oecologia*. 92: 30-39.

- MacIsaac HJ .1996. Potential Abiotic and Biotic Impacts of Zebra Mussels on the Inland Waters of North America. *American Zoologist*. 36: 287–299.
- Mackie GL. 1991. Biology of the exotic zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, in relation to native bivalves and its potential impact in Lake St. Clair. *Hydrobiologia*. 219: 251-268.
- Mackie GL & Schloesser DW. 1996. Comparative Biology of Zebra Mussels in Europe and North America: An Overview. *American Zoologist*. 36: 244–258.
- Maldonado A.1975. Sedimentation, Stratigraphy, and Development of the Ebro Delta, Spain, Deltas—Models for Exploration. *Houston, Houston Geol. Soc*, 1975. pp. 311–338.
- Mardsen JE. 1991. Standard protocols for monitoring and sampling zebra mussels. Illinois Natural History Survey. Aquatic Ecology Technical Report 91/4. pp 10-15.
- Marsden JE & Lansky DM. 2000. Substrate selection by settling zebra mussels, *Dreissena polymorpha*, relative to material, texture, orientation and sunlight. *Canadian Journal of Zoology*. 78: 787– 793.
- Martel A. 1993. Dispersal and recruitment of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in a nearshore area in west-central Lake Erie: The significance of postmetamorphic drifting. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 50: 3-12.
- Martel A, Mathieu A, Findlay S, NepszyJ & Leach H. 1994. Daily settlement rates of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, on artificial substrate correlate with veliger abundance. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 51(4): 856-861.

MacIsaac, HJ, Sprules WG & Leach JH. 1991. Ingestion of small-bodied zooplankton by zebra mussels (*Dreissena polymorpha*): can cannibalism on larvae influence population dynamics? Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 48: 2051–2060.

MacIsaac HJ. 1996. Potential Abiotic and Biotic Impacts of Zebra Mussels on the Inland Waters of North America. American Zoologist. 36: 287-299.

McMahon RF. 1992. The zebra mussel – the biological basis of its macrofouling and potential for distribution in North America. Corrosion 92, NACE Annual Conference and Corrosion Show. Houston

McMahon RF. 1996. The physiological ecology of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, in North America and Europe. American Zoologist. 36: 339-363.

Mellina E. & Rasmussen JB. 1994. Patterns in the distribution and abundance of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) in rivers and lakes in relation to substrate and other physicochemical factors. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 51: 1024–1036.

Mills EL, Dermott RM, Roseman EF, Dustin D, Mellina E, Conn DB & Spidel A. 1993. Colonization, ecology, and population structure of the “quagga mussel” in the lower Great Lakes. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 50: 2305–2314.

Minchin D, Lucy F & Sullivan M. 2005. Ireland: a new frontier for the zebra mussel *Dreissena polymorpha* (Pallas). Oceanological and Hydrobiological Studies. 34: 19-30

Mitchell J Bailey RC & Knapp R W. 1996. Abundance of *Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis* in a warmwater plume: effects of

depth and temperature. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 53: 1705 – 1712.

Molloy D.P., Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Kurandina D.P. & Laruelle F. (1997) Natural enemies of zebra mussels: predators, parasites, and ecological competitors. *Reviews in Fishery Science*. 5: 27–97.

Morton B. 1997. The aquatic nuisance species problem: a global perspective and review. Lewis Publishers. *Zebra mussels and aquatic nuisance species*. Chapter1, pp 1-54.

Naddafi R, Pettersson K & Eklöv P. 2010. Predation and physical environment structure the density and population size structure of zebra mussels. *Journal of the North American Benthological Society*. 29: 444–453.

Naddafi R, Blenckner T, Eklöv P & Petterson K. 2011 Physical and chemical properties determine zebra mussel invasion success in lakes. *Hydrobiologia*. 669: 227-236.

Nalepa TF, Hartson DJ, Gostenik GW, Fanslow DL & Lang GA. 1996. Changes in Freshwater Mussel Community of Lake St. Clair: from Unionidae to *Dreissena polymorpha* in Eight Years. *Journal of Great Lakes Research*. 22: 354-369.

Nalepa TF, Wojcik JA, Fanslow DL & Lang GA. 1995. Initial colonization of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in Saginaw Bay, Lake Huron: population, recruitment, density and size structure. *Journal of Great Lakes Research*. 21(4): 417-434.

Navarro E, Bacardit M, Caputo L, Palau T & Armengol J. 2006. Limnological characterization and flow patterns of a three-coupled reservoir system and their influence on *Dreissena polymorpha* populations

and settlement during the stratification period. *Lake and Reservoir Management*. 22: 293-302.

Navarro E, Caputo L, Marcé R, Carol J, Benejam L, Garcia-Berthou & Armengol J. 2009. Ecological classification of a set of Mediterranean reservoirs applying the EU Water Framework Directive: A reasonable compromise between science and management. *Lake and Reservoir Management*. 25: 364-376.

Neary BP & Leach JH. 1992. Mapping the potential spread of the zebra mussel in Ontario. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 49: 406-415.

Nebra A, Caiola N & Ibáñez C. 2011. Community structure of benthic macroinvertebrates inhabiting a highly stratified Mediterranean estuary. *Scientia Marina*. 75(3): 577-584.

Nehring S & Klingenstein F. 2005. Alien species in the Wadden Sea—A challenge to act. *Wadden Sea Newsl*. 31: 13–16.

Neumann D, Borcharding J & Jantz B. 1993. Growth and seasonal reproduction of *Dreissena polymorpha* in the Rhine River and adjacent waters. En: Nalepa, T.F., Schloesser, D.W. (Eds.), *Zebra Mussels: Biology, Impact and Control*. CRC Press, Boca Raton, Florida. pp 95-109.

Nichols SJ & Black MG. 1994. Identification of larvae: the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*), quagga mussel (*Dreissena rostriformis bugensis*), and Asian clam (*Corbicula fluminea*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 72: 406-417.

Nichols SJ. 1996. Variations in the reproductive cycle of *Dreissena polymorpha* in Europe, Russia and North America. *American Zoologist*. 36: 311-325.

- Ollero Ojeda A. 1996. El curso medio del Ebro: geomorfología fluvial, ecogeografía y riesgos. Consejo de Protección de la Naturaleza de Aragón, Zaragoza. 311 pp.
- Orlova MI & Panov VE .2004. Establishment of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha* (Pallas), in the Neva Estuary (Gulf of Finland, Baltic Sea): distribution, population structure and possible impact on local unionid bivalves. *Hydrobiologia* 514: 207–217.
- Palau A .2009. Ecología básica del musculo zebra. Vulnerabilitat de les masses d'aigua enfront l'espècie. *L'Atzavara*. Núm.: 18.
- Parinet B, Lhote A & Legube B. 2004. Principal component analysis: an appropriate tool for water quality evaluation and management - application to a tropical lake system. *Ecological Modeling*. 178: 295-311.
- Pérez-Quintero JC. 2007. Diversity, habitat use and conservation of freshwater molluscs in the lower Guadiana River basin (SW Iberian Peninsula). *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. 17: 485-501.
- Pérez-Quintero JC. 2008. Revision of the distribution of *Corbicula fluminea* (Müller 1744) in the Iberian Peninsula. *Aquatic Invasions*. 3(3): 355-358.
- Postigo C, López de Alda MJ & Barceló D. 2010. Drugs of abuse and their metabolites in the Ebro River basin: Occurrence in sewage and surface water, sewage treatment plants removal efficiency, and collective drug usage estimation. *Environment International*. 36: 75–84.
- Prats J, Dolz J & Armengol J. 2009. Variabilidad temporal en el comportamiento hidráulico del curso inferior del río Ebro. *Ingeniería del Agua*. 16(4):. 259-272.

Prats J, Armengol J, Marcé R, Sánchez-Juny M y Dolz J. 2010a. Dams and reservoirs in the Lower Ebro River and Its Effects on the River Thermal Cycle. En: D. Barceló and M. Petrovic (eds.). 2011. The Ebro River Basin. The Handbook of Environmental Chemistry. 13: 77-95.

Prats J, Val R, Armengol J & Dolz J. 2010b. Temporal variability in the thermal regime of the lower Ebro River (Spain) and alteration due to anthropogenic factors. Journal of Hydrology. 387: 105–118.

Rahel FJ. 2002. Homogenization of freshwater faunas. Annual Review of Ecology and Systematics. 33: 291–315.

Rajagopal S, Van Der Velde G, Van Der Gaag M & Jenner HA. 2002. Sublethal Responses of Zebra Mussel, *Dreissena polymorpha* to Low-level Chlorination: an Experimental Study. Biofouling. 18(2): 95-104.

Rajagopal S, Pollux BJA, Peters JL, Cremers G, Moon-van der Staay SY, van Alen T, Eygensteyn J, van Hoek A, Palau A, de Vaate A & van der Velde G. 2009. Origin of Spanish invasion by the zebra mussel, *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) revealed by amplified fragment length polymorphism (AFLP) fingerprinting. Biological Invasions. 11: 2147–2159.

Ramcharan CW, Padilla DK & Dodson SI. 1992. Models to predict potential occurrence and density of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 49: 2611–2620.

Ram JL, Fong PP & Garton DW. 1996. Physiological aspects of zebra mussel reproduction: Maturation, spawning and fertilization. American Zoologist. 36: 326-338.

- Reeders HH, Bij de Vaate A & Slim FJ. 1989. The filtration rate of *Dreissena polymorpha* (Bivalvia) in three Dutch lakes with reference to biological water quality management. *Freshwater Biology*. 22: 133-141.
- Rehmann CR, Stoeckel JA and Schneider DW 2003. Effect of turbulence on the mortality of zebra mussel veligers. *Canadian Journal of Zoology*. 81: 1063-1069.
- Reino L. 2005. Variation partitioning for range expansion of an introduced species: the common waxbill *Estrilda astrild* in Portugal. *Journal of Ornithology*. 146: 377–382.
- Ribeiro F, Elvira B, Collares-Pereira MJ. & Moyle PB. 2007. Life-history traits of non-native fishes in Iberian watersheds across several invasion stages: a first approach. *Biological Invasions*. 10: 89–102.
- Ricciardi A, Whoriskey FG & Rasmussen JB. 1996. Impact of the *Dreissena* invasion on native unionid bivalves in the upper St. Lawrence River. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 53: 1434-1444.
- Ricciardi A, Neves RJ & Rasmussen JB. 1998. Impending extinctions of North American freshwater mussels (Unionoida) following the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) invasion. *Journal of Animal Ecology*. 67: 613–619.
- Richardson DM & Pysek P. 2006. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography*. 30: 409-431.
- Riisgard HU. 2001. On measurement of filtration rates in bivalves – the stony road to reliable data: review and interpretation. *Marine Ecology Progress Series* 211: 275-291.

Rincon P, Correas A, Morcillo F, Risueno P & Lobon-Cervia J. 2002: Interaction between the introduced eastern mosquitofish and two autochthonous Spanish toothcarps. *Journal of Fish Biology*. 61: 1560-1585.

Rodda GH & Savidge JA. 2007. Biology and impacts of Pacific Island invasive species. 2. *Boiga irregularis*, the Brown Tree Snake (Reptilia: Colubridae). *Pacific Science*. 61: 307-324.

Roditi HA & Caraco NF. 1996. Filtration of Hudson River Water by the Zebra Mussel (*Dreissena polymorpha*). *Estuaries*. 19(4): 824-832.

Rodríguez Jaume MJ & Mora Catalá R. 2001. Análisis de varianza simple (o con un factor), factorial y multivariable. En: Rodríguez Jaume MJ & Mora Catalá R. 2001. *Estadística informática: casos y ejemplos con el SPSS*. Publicaciones de la Universidad de Alicante, Alicante. pp. 179-211

Roiz D, Eritja R, Escosa R, Lucientes J, Marquès E, Melero-Alcíbar R, Molina R. & Ruiz S. 2006. Detección y estudio de las primeras poblaciones introducidas del Mosquito tigre asiático (*Aedes albopictus*) en España. 2º Congreso nacional sobre especies exóticas invasoras. 33 pp.

Romaní AM, Sabater S & Muñoz I. 2010. The Physical Framework and Historic Human Influences in the Ebro River. En: D. Barceló and M. Petrovic (eds.). 2011. *The Ebro River Basin. The Handbook of Environmental Chemistry*. 13: 121–138.

Roura M, Armengol J, Jaime F & Dolz J. 2008. Incidencia de los embalses de Mequinenza y Ribarroja en el transporte sólido en suspensión del río Ebro. *Ingeniería del Agua*. 15(4): 221-229.

Roy S. *Mustela vison* [En línea] Global Invasive Species Database, 2006. <<http://www.issg.org/database/species/search.asp?sts=sss&st=sss&fr=1&x>

=21&y=5&sn=&rn=Spain&hci=19&ei=-1&lang=EN> [Consulta: 3 de diciembre de 2008].

Sabater S & Muñoz I. 1990. Successional dynamics of the phytoplankton in the lower part of the River Ebro. *Journal of Plankton Research*. 12: 573-592.

Sabater S, Artigas J, Durán C, Pardos M, Romaní AM, Tornés E & Ylla I. 2008. Longitudinal development of chlorophyll and phytoplankton assemblages in a regulated large river (the Ebro River). *Science of the Total Environment*. 404: 196–206.

Sabater S, Muñoz I, Artigas J, Romaní AM, Pérez M & Durán C. 2010. Aquatic and Riparian Biodiversity in the Ebro Watershed: Prospects and threats. En: D. Barceló and M. Petrovic (eds.). 2011. *The Ebro River Basin. The Handbook of Environmental Chemistry* 13: 121–138.

Sakai AK, Allendorf FW, Holt JS, Lodge DM, Molofsky J, With KA et al. 2001. The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 32: 305–332.

Sánchez, R. & Ibáñez. 2008. Estudi de valoració i determinació del règim de cabals ambientals al tram baix del riu Ebre al seu pas per Catalunya. [En línia] Agència Catalana de l'Aigua. http://aca-web.gencat.cat/aca/document/ca/planificacio/cabals/cabals_ambientals_baix_ebre_2008.pdf [Consulta: 30 de enero de 2011]

Santos DM. 2005. *Myiopsitta monachus*. [En línia] Fichas de aves introducidas en España. Grupo de Aves Exóticas (SEO/BirdLife), 2005. http://www.seo.org/media/docs/F_Myiopsitta_monachus.html [Consulta: 1 de diciembre de 2008]

Sanz Montero ME, Avendaño Salas C & Cobo Rayán R. 2001. Influencia del complejo de embalses Mequinenza-Ribarroja-Flix (río Ebro) en la morfología del cauce situado aguas abajo. *Revista de la Sociedad Geológica de España*. 14(1-2): 3-17.

Simberloff D. 2000. Nonindigenous species: a global threat to biodiversity and stability. In: P. Raven and T. Williams, editors, *Nature and human society: the quest for a sustainable world*. National Academy Press, Washington, DC. pp 325–334.

Sokal RR & Rohlf FJ. 1995. *Biometry*, 3d ed. WH Freeman, New York.

Sostoa A & Lobón-Cervian J. 1989. Fish and Fisheries of the River Ebro: actual state and recent history. En: Petts, G.E. (Ed.), *Historical Change of Large Alluvial Rivers: Western Europe*. John Wiley and Sons Ltd. pp. 233-247.

Sprung M. 1987. Ecological requirements of developing *Dreissena polymorpha* eggs. *Archiv für Hydrobiologie*. 79: 69-86.

Sprung M. 1989. Field and laboratory observations of *Dreissena polymorpha*: Abundance, growth, mortality and food demands. *Archiv für Hydrobiologie*. 115(4): 537-561.

Stanczykowska A. 1977. Ecology of *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia) in lakes. *Polskie Archiwum Hydrobiologii*. 24: 461–530.

Steward TW & Garcia JE. 2002. Environmental Factors Causing Local Variation Density and Biomass of the Snail *Leptoxis carinata*, in Fishpond Creek, Virginia. *The American Midland Naturalist*. 148(1): 172-180.

Stoeckel JA, Padilla DK, Schnieder DW & Rehmann CR. 2004. Laboratory culture of *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) larvae:

spawning success, adult fecundity, and larval mortality patterns. *Canadian Journal of Zoology*. 84: 436-1443.

Strayer DL. 1991. Projected distribution of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, in North America. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 48: 1389-1395.

Strayer DL & Smith LC. 1996. Relationships between zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) and unionid clams during the early stages of the zebra mussel invasion of the Hudson River. *Freshwater Biology*. 36: 771-779.

Strayer DL & Malcom HM. 2006. Long-term demography of a zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) population. *Freshwater Biology*. 51: 117-130.

Toomey MB, McCabe D & Marsden JE. 2002. Factors affecting the movement of adult zebra mussels (*Dreissena polymorpha*). *Journal of the North American Benthological Society*. 21: 468–475.

USGS. 2011. Current Zebra Mussel Sightings Distribution [En línea:] <http://nas.er.usgs.gov/taxgroup/mollusks/zebramussel/>. [Acceso: 25 de Enero de 2011]

ZMIS.2008. Zebra Mussel Information System: Life Cycle [En línea:] http://el.erdc.usace.army.mil/zebra/zmis/zmishelp4/juvenile_and_adult_stages.htm. [Acceso: 18 de Abril de 2012]

Van der Velde G, Rajagopal S & bij de Vaate A. 2010. From zebra mussels to quagga mussels: an introduction to the Dreissenidae. En: Van der Velde G, Rajagopal S & bij de Vaate A (Eds.). *The Zebra Mussel in Europe*. Backhuys Publishers. Leiden, Países Bajos. 490 pp.

Vega M, Pardo R, Barrado E & Debán L. 1998. Assessment of seasonal and polluting effects on the quality of river water by exploratory data analysis. *Water Research*. 32(12): 3581-3592.

Vericat D & Batalla RJ. 2006. Sediment transport in a large impounded River: The lower Ebro, NE Iberian Peninsula. *Geomorphology*. 79:72-92.

Vinogradov GA, Smirnova NF, Sokolov VA & Bruznitsky AA. 1993. Influence of chemical composition of the water on the mollusk *Dreissena polymorpha*. En: Nalepa, T.F., Schloesser, D.W. (Eds.), *Zebra Mussels: Biology, Impact and Control*. CRC Press, Boca Raton, Florida. pp. 283–293.

Vitousek PM, D'Antonio CM, Loope LL, Rejmánek M. & Westbrooks R. 1997. Introduced species: a significant component of human caused global change. *New Zealand Journal of Ecology*. 21: 1–16.

Walker B & Steffen W. 1997. An overview of the implications of global change of natural and managed terrestrial ecosystems. *Conservation Ecology*. 1(2): 2

Wangkulangkul K & Lheknim V. 2008. The occurrence of an invasive alien mussel *Mytilopsis adamsi* Morrison, 1946 (Bivalvia: Dreissenidae) in estuaries and lagoons of the lower south of the Gulf of Thailand with comments on their establishment. *Aquatic Invasions*. 3(3): 325-330.

Welker M & Walz N. 1998. Can mussels control the plankton in rivers? – a planktological approach applying a Lagrangian sampling strategy. *Limnology and Oceanography*. 43(5): 753-762.

Whittier TR, Ringold PL, Herlihy AT, and Pearson SM. 2008. A calcium-based invasion risk assessment for zebra and quagga mussels (*Dreissena* spp). *Frontiers in Ecology and the Environment*. 6: 180–84.

Wormington A. & Leach JH. 1992. Concentrations of migrant ducks at Point Pelee National Park, Ontario, in response to invasion of zebra mussels, *Dreissena polymorpha*. Canadian field-naturalist. 106: 376-380.

Wright DA, Setzler-Hamilton EM, Magee JA, Kennedy VS & McIninch SP. 1996. Effect of salinity and temperature on survival and development of young zebra (*Dreissena polymorpha*) and quagga (*Dreissena bugensis*) mussels. Estuaries. 19: 619–628.

Wunderlin DA, Díaz MP, Valeria AM, Pesce SF, Hued AC & Bistoni MA. 2001. Pattern recognition techniques for the evaluation of spatial and temporal variations in water quality. A case study: Suquía river basin (Córdoba-Argentina). Water Research. 35(12): 2881-2894.

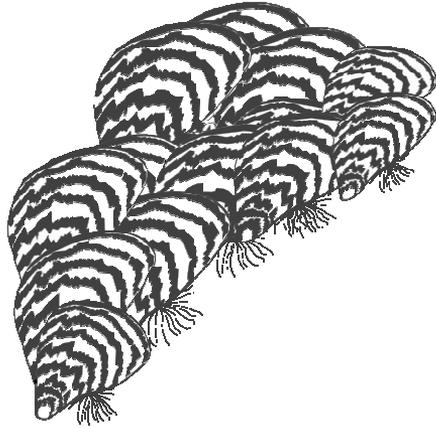
Yoshioka PM. 1982. Role of planktonic and benthic factors in the population dynamics of the bryozoan *Membranipora membranacea*. Ecology. 63: 457-468.

Zapater Galve M & Blanco Barlés JL. 2010. Los Peces de Aragón. Consejo de Protección de la Naturaleza de Aragón. Zaragoza. 145 pp.

Zebra Mussel Information System [En línea]

<http://el.erdc.usace.army.mil/zebra/zmis/zmishelp.htm> [Consulta: 30 de enero de 2012].

Zuur AF, Ieno EN & Smith GM. 2007. Analysis Ecological Data. Springer Science. New York. 672 pp.



gloriamcamarillo@gmail.com