

EFFECTO DE LA INTRODUCCIÓN DE PECES EN LA CONSERVACIÓN DE ANFIBIOS Y CRUSTÁCEOS DE LAGOS DE ALTA MONTAÑA

VENTURA, MARC¹, TERESA BUCHACA¹, DANILO BUÑAY¹, THOMAS LARSEN², SERGI PLA-RABES³, IBOR SABAS¹, MARIA VILA-COSTA⁴, ALEXANDRE MIRÓ¹

RESUMEN

La introducción de especies invasoras es un aspecto determinante relacionado con el cambio global que incide en la conservación de los ecosistemas. Actualmente, la gestión para la conservación (e.g., Parques Nacionales) se enfrenta a las incertidumbres creadas con la aparición de nuevas especies introducidas por el hombre, sobre todo las que pasan a desarrollar un papel clave en los ecosistemas. Para poder tomar políticas de gestión correctas es necesario conocer con detalle cuál es el impacto de estas especies y su papel en el ecosistema. Los lagos del Parque Nacional de Aigüestortes y Estany de Sant Maurici han sufrido la introducción de peces llegando a tener en la actualidad un 62% de lagos afectados. El objetivo general del proyecto fue estudiar el efecto de la introducción de peces en las comunidades planctónicas y bentónicas de los lagos de alta montaña del Parque Nacional. Para llevar a cabo tal objetivo nos centramos en el estudio de dos grupos de organismos indicadores, los crustáceos del plancton y los anfibios. Los resultados obtenidos nos muestran que los peces son el factor principal que explica la presencia de la mayor parte de las especies de anfibios en los lagos. En cambio el efecto de los peces sobre la presencia de crustáceos planctónicos se limita a las especies de mayor tamaño, afectando principalmente la biodiversidad y especialmente la abundancia de los crustáceos, que disminuye con la presencia de peces. La desaparición de los anfibios en los lagos con peces provoca un efecto en cascada cambiando biomasa y composición de las algas y procariotas (bacterias y arqueas) que viven en la superficie de las piedras del litoral de los lagos.

Palabras clave: Especies invasoras, peces introducidos, crustáceos, anfibios, lagos, alta montaña, Pirineos.

¹ Center for Advanced Studies of Blanes, Spanish Research Council (CEAB-CSIC), Integrative Freshwater Ecology Group, Blanes 17300, Girona, Catalonia, Spain, ventura@ceab.csic.es, buch@ceab.csic.es, dbunay@ceab.csic.es, isabas@ceab.csic.es, alexestany@gmail.com

² Leibniz-Labor, CAU, Max-Eyth-Str. 11-13, 24118 Kiel, Germany, natursyn@gmail.com

³ Centre de Recerca Ecològica i Aplicacions Forestals (CREAF), Biodiversity and Biogeodynamics Group Cerdanyola del Vallès, 08193, Barcelona, Catalonia, Spain, sergiplarabes@gmail.com

⁴ Department of Environmental Chemistry, IDAEA-CSIC, Jordi Girona 18-24, Barcelona, 08034, Catalunya, Spain; maria.vila@idaea.csic.es

EFFECTS OF FISH INTRODUCTIONS ON THE CONSERVATION OF AMPHIBIANS AND CRUSTACEANS FROM HIGH MOUNTAIN LAKES

SUMMARY

The introduction of invasive species is a fundamental cause of global change that affects ecosystem conservation. At present, conservation management (e.g. National Parks) has to face the consequences of the arrival of new species, especially those that take a strong role in structuring ecosystems. To be able to develop correct management policies is basic to know in detail the impact of introduced species and their role in the ecosystem. The lakes of the Aigüestortes and Estany de Sant Maurici National Park have suffered the introduction of non-native fish species reaching nearly 62% of the lakes at present. The general objective of the project was to study the effect of fish introductions to planktonic and benthic communities of the National Park lakes and ponds. For practical reasons we focussed on two key groups of organisms, planktonic crustaceans and amphibians. We found that the presence of fish is the main factor explaining the presence of all but one species of amphibians naturally occurring in high mountain lakes. On the other hand the effect on the occurrence of planktonic crustaceans is limited to few species of bigger size. The effects on the plankton are mainly on species abundance, and as a result on biodiversity. Amphibian disappearance from these lakes has as a consequence a trophic cascading effect changing the algal and prokaryotic (bacteria and archaea) biomass and composition that live on the surface of littoral stones.

Key words: Invasive species, non-native fish, crustaceans, amphibians, lakes, high mountains, Pyrenees.

INTRODUCCIÓN

En Europa, los peces de agua dulce son uno de los grupos de animales con un número más elevado de especies invasoras (HULME *et al.* 2009). La introducción de peces de agua dulce está estrechamente relacionada con actividades humanas (GIDO *et al.* 2004; MARCHETTI *et al.* 2004) y especialmente con la pesca en el caso de los salmónidos (CAMBRAY 2003; COWX & GERDEAUX 2004; GRANEK *et al.* 2008). Las circunstancias y tiempo de llegada recientes de las diferentes especies se han documentado a escala mundial (FAO 2003) y en algunos lagos particularmente bien estudiados (PRINGLE 2005; VILLWOCK 1994; VOLTA & JEPSEN 2008). En otros casos ha sido posible describir las introducciones que han sufrido distintos lagos utilizando reconstrucciones históricas (EMERY 1985; GARCIA-BERTHOU & MORENO-AMICH 2000). En general los estudios previos muestran que la introducción de peces de agua dulce puede tener

consecuencias ecológicas catastróficas (VITULE *et al.* 2009).

En lagos de alta montaña, la introducción de especies de peces está principalmente relacionada con la pesca recreacional y promocionada desde diferentes administraciones (PISTER 2001; SCHINDLER & PARKER 2002). Existe información detallada de las causas de la dispersión de salmónidos en algunas áreas de alta montaña del oeste de los Estados Unidos (BAHLS 1992; CHRISTENSON 1977; KNAPP 1996; WILEY 2003) y de las Montañas Rocosas Canadienses (SCHINDLER 2000). En estas áreas, las introducciones se han descrito cronológicamente entre el final del s. XIX y principio del s. XX, fueron realizadas inicialmente por pescadores a título individual, y unas décadas más tarde por la administración de pesca (CHRISTENSON 1977; SCHINDLER 2000). Contrastando con la situación en América del Norte, el proceso de colonización en cordilleras de alta montaña Europeas se conoce con menor detalle

(ALMODÓVAR & ELVIRA 2000; BUCHET 1990; GLIWICZ & ROWAN 1984; PECHLANER 1984; SOSTOA & LOBÓN-CERVIÁ 1989) con la excepción de la cordillera de los Pirineos, donde recientemente hemos descrito en detalle el proceso histórico de introducción tanto de salmónidos (MIRÓ & VENTURA 2013) como ciprínidos (MIRÓ & VENTURA 2015). Las especies de salmónidos introducidos en los Pirineos incluyen *Salmo trutta* L 1758, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum 1792) y *Salvelinus fontinalis* (Mitchill 1814) en los Pirineos españoles (MIRÓ & VENTURA 2013) a los que se añaden *Salvelinus alpinus* (L 1758) y *Salvelinus namaycush* (Walbaum 1792) en los Pirineos franceses (DELACOSTE *et al.* 1997). El ciprínido *Phoxinus* sp. presenta también una amplia distribución en todo el Pirineo (MIRÓ & VENTURA 2015). A escala mundial *S. trutta* y *O. mykiss* se han incluido dentro de la lista de las 100 especies alóctonas más invasivas (LOWE *et al.* 2000).

Los efectos de la introducción de peces en lagos de alta montaña están poco estudiados en comparación con el resto de ecosistemas acuáticos, sobre todo debido a su ubicación remota y la dificultad de acceso. Los lagos se encuentran habitualmente aislados de ríos más bajos por barreras físicas que han evitado la colonización natural de peces (KNAPP *et al.* 2001b; MIRÓ & VENTURA 2004;2013; PECHLANER 1984). Las consecuencias de la introducción de peces en lagos de alta montaña derivan principalmente del hecho que pasan a constituir un eslabón trófico superior que antes no existía. Los impactos concretos descritos incluyen la alteración del ciclo de nutrientes, la transformación de la estructura y de las relaciones tróficas, y finalmente la disminución y eliminación de especies nativas. El aumento de la recirculación de nutrientes también implica un aumento de la producción de las algas que viven en el agua (SARNELLE & KNAPP 2005; SCHINDLER *et al.* 2001; TORO *et al.* 2000). Los impactos más destacables son los que afectan directamente a la fauna autóctona.

En el caso particular de los anfibios, todavía faltan por comprender las causas y determinar las posibles soluciones al declive que se esta produciendo a escala global, con el fin de elaborar políticas adecuadas para su conservación y

recuperación. En zonas de alta montaña se cree que uno de los problemas principales que explicarían su retroceso, es la disminución de su hábitat natural relacionada con la introducción de peces (KNAPP *et al.* 2001a). Otros factores que también pueden haber tenido un papel relevante en los cambios de las poblaciones de anfibios son las infecciones por hongos (quitridiomycosis) (BOSCH *et al.* 2007; DAVIDSON & KNAPP 2007), el cambio climático con el consiguiente aumento de temperatura y disminución de la precipitación que puede desecar las masas de agua durante el verano y modificar los regímenes de humedad ambiental (BOSCH *et al.* 2007) o el aumento de la radiación ultravioleta por la disminución de la capa de ozono (ADAMS *et al.* 2005).

La diversidad actual de anfibios en los lagos de alta montaña de los Pirineos es baja, con la presencia mayoritaria y generalizada de la rana bermeja (*Rana temporaria* L 1758). En algunos lagos dispersos por toda la cordillera y mayoritariamente en distribución alopátrica, pueden encontrarse dos especies de tritones, el tritón palmeado (*Lissotriton helveticus* (Razoumowsky 1789)) y el tritón pirenaico (*Calotriton asper* (Dugès 1852)), siendo esta última especie endémica de los Pirineos (CARRANZA & AMAT 2005), así como la salamandra (*Salamandra salamandra* (L 1758)). En algunas lagunas de poca altitud pueden aparecer ocasionalmente el sapo común (*Bufo spinosus* (Daudin 1803)) y en lagos y lagunas permanentes el sapo partero común (*Alytes obstetricans* (Laurenti 1768)). Para poder interpretar adecuadamente el posible efecto de las introducciones de peces sobre la presencia de anfibios y debido a su dependencia térmica externa, se hace necesario conocer previamente los límites que la temperatura impone en su distribución. La introducción de peces en el Pirineo se ha venido realizando preferentemente en los lagos de menor altitud (MIRÓ & VENTURA 2013) coincidiendo por tanto con aquellos rangos térmicos óptimos para el desarrollo de los anfibios. Por este motivo es interesante conocer la distribución potencial de rana bermeja para determinar con detalle el efecto de la introducción de peces en la distribución de anfibios. Otros factores como la quitridiomycosis no se espera que tengan un papel muy relevante

debido a la baja afectación de estos hongos sobre rana bermeja (J. Bosch, comunicación personal).

En lagos de alta montaña se ha descrito el efecto de cascada trófica que tiene la depredación de peces sobre los herbívoros planctónicos (e.g. *Daphnia*), cambiando la estructura y abundancia de productores primarios (BUCHACA 2009; SARNELLE & KNAPP 2005). También se ha descrito el efecto de los peces sobre las comunidades de anfibios y macroinvertebrados del litoral (p.e. KNAPP *et al.* 2001a), muchos de los cuales también son herbívoros. En cambio, en este tipo de lagos, no existen estudios sobre el efecto en cascada que pueda tener la ausencia de herbívoros para los productores primarios del litoral. Por este motivo en el presente estudio queremos poner especial énfasis en investigar cómo cambia la comunidad litoral bentónica en presencia o ausencia de anfibios.

El Parque Nacional de Aigüestortes i Estany de Sant Maurici es conocido por su extraordinaria riqueza en masas de agua siendo dichas masas de agua uno de sus principales activos turísticos. Al igual que ha ocurrido en otros distritos lacustres de alta montaña, los lagos del Parque Nacional también han sufrido la introducción de peces. Este estudio se propone investigar cuál ha sido el efecto de la introducción de peces en la estructura trófica de los lagos del Parque Nacional centrándose en los anfibios y los crustáceos que son los dos grupos de organismos indicadores de mayor tamaño en los principales hábitats lacustres, el bentos y el plancton, respectivamente. Los resultados derivados del estudio permitirán definir su impacto y así poder valorar las políticas de gestión que se podrían implementar para mejorar la conservación de las especies autóctonas del Parque Nacional.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio

Se han muestreado los lagos del Parque Nacional de Aigüestortes y Estany de Sant Maurici en dos intensidades de muestreo. Por un lado se ha realizado un muestreo extensivo de las masas de agua del Parque dónde se cuantificaron las densidades

y la presencia de anfibios (puntos blancos en la Fig. 1). Por otro lado se escogieron un subgrupo de 53 lagos y lagunas con diferentes densidades de anfibios, incluyendo con lagunas sin anfibios debido a la presencia de peces u otros factores como temperatura o depredación en los cuales se realizó un muestreo intensivo para estudiar la composición de crustáceos del plancton y el efecto en cascada trófica de los peces sobre la comunidad de productores primarios epilíticos (puntos lila en la Fig. 1). Finalmente para poder estimar la temperatura de todos los lagos y lagunas estudiados instalamos termómetros automáticos en distintos lagos con características morfométricas y de altitud contrastadas (asteriscos en la Fig. 1) durante tres años, para poder generar un modelo estadístico de temperatura del agua a partir de la temperatura del aire, la altitud y varios parámetros morfométricos.

Toma de datos y análisis de las muestras

El conteo de anfibios se ha realizado siguiendo métodos estandarizados para este tipo de ecosistema basados en el muestreo de encuentro visual de las larvas y adultos (KNAPP *et al.* 2007). El de los crustáceos del plancton se ha realizado a partir

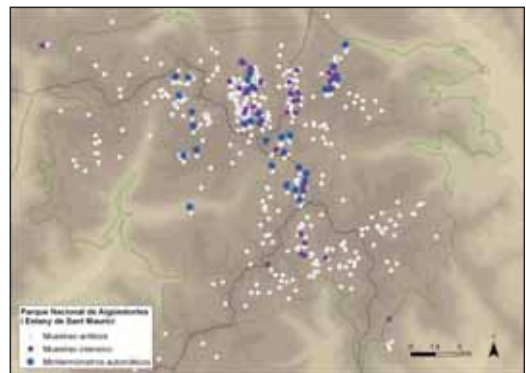


Figura 1. Distribución de los lagos y lagunas muestreados dentro el Parque Nacional de Aigüestortes i Estany de Sant Maurici (la línea verde indica el límite del Parque). Se distinguen los puntos del muestreo de anfibios extensivo, de los muestreados intensivamente.

Figure 1. Distribution of sampled lakes and ponds inside the Aigüestortes and estany de Sant Maurici National Park (green line indicates the border of the Park). White circles correspond to amphibian sampling localities, purple circles those of the intensive sampling and blue crosses the points where the automatic thermistors were deployed during three consecutive years.

de muestras recogidas en el punto central del lago con una red de 160µm en el caso de los lagos y con un tubo transparente de 1.5m de longitud en el caso de las lagunas. Las muestras se fijaron con formol para ser identificadas y contadas posteriormente en el laboratorio, o en alcohol para los análisis genéticos. Hemos utilizado el análisis del DNA mitocondrial (12S, COI) y nuclear (ITS2 y 28S) para la identificación filogenética de *Daphnia longispina* Müller 1776 (sólo el DNA mitocondrial) y *Cyclops abyssorum* Sars 1863 en los lagos y lagunas muestreados (KRAJICEK *et al.* 2016) y elaborar una reconstrucción de la historia de colonización. También en el caso de *D. longispina* hemos utilizado el análisis de los microsátélites (DNA nuclear) para describir el grado de diferenciación genético entre poblaciones (VENTURA *et al.* 2014).

Para poder cuantificar la biomasa del biofilm de las piedras hemos utilizado la clorofila-a para estimar la biomasa total, también medimos la cantidad total de materia orgánica y la composición elemental de C, N y P (HILLEBRAND & KAHLERT 2001). Mediante el análisis de la composición de pigmentos orgánicos hemos podido estimar la composición de los grupos algales (resolución de División/Clase) de algas eucarióticas y cianobacterias del biofilm (BUCHACA *et al.* 2005). También hemos identificado la composición taxonómica de la comunidad de diatomeas (BATTARBEE *et al.* 2001) y la estructura de la composición procariótica (bacterias y arqueas). La diversidad de la comunidad procariótica fue analizada amplificando la región intergénica (ITS) entre los genes 16S y 23S con cebadores específicos universales utilizando la técnica ARISA (automated ribosomal intergenic spacer analysis) (BROWN *et al.* 2005). Varios estudios han demostrado que los picos de los cromatogramas ARISA corresponden a grupos taxonómicos que tienen un 98% de similitud a los obtenidos con la secuenciación del gen 16S rDNA, por lo tanto, cada pico representa una unidad taxonómica operativa (OTU). Así mismo, el nivel resolutivo de ARISA es tal que las abundancias relativas de las unidades taxonómicas operativas son proporcionales a las abundancias bacterianas y de arqueas (BROWN *et al.* 2005). Resultados de nuestro estudio muestran un alto grado de semejanza entre las matrices de abundancias de bacterias y arqueas, y las unidades taxonómicas operativas obtenidos

($r=0.57$; test de Mantel). La abundancia de procariotas se cuantificó separando las células de una submuestra de 4ml de biofilm con 3 sonicaciones consecutivas de 2 minutos a 40 KHz. El sobrenadante se diluyó con agua miliQ filtrada por 0.2 µm (1:70) y la biomasa se recogió en filtros de policarbonato de 0.2-µm de diámetro de poro. La abundancia de procariotas fue determinada por tinción DAPI (6-diamino-2-fenilindol, concentración final 10 µg/ml) y contajes en el microscópio de epifluorescencia.

Para contrastar los efectos de presencia / ausencia de anfibios en las comunidades del biofilm realizamos un experimento de exclusión de anfibios utilizando mesocosmos. Realizamos un experimento cruzado en dos lagos, uno con la presencia de una población estable del anfibio *R. temporaria* dónde el tratamiento consistió en la exclusión de renacuajos y el otro en un lago con peces en el cual en estos momentos no hay poblaciones de anfibios, y donde el tratamiento fue la inclusión de renacuajos (Fig. 2). En los dos casos se realizó un control idéntico al lago y además se tomaron muestras del lago para compararlas con el control y poder evaluar el efecto de los mesocosmos.

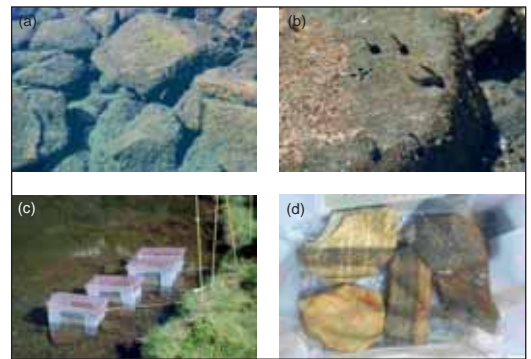


Figura 2. Detalle de las comunidades epilíticas que se encuentran encima de las piedras de los lagos con peces y por tanto sin herbívoros como los anfibios (a) o con anfibios (b). Experimento de exclusión de anfibios (c, d) con una visión general de los mesocosmos (c) y (d) detalle de la disposición de las piedras utilizadas para una de las réplicas.

Figure 2. Close view of epilithic communities found above stones of lakes with fish and therefore without grazers such as amphibians (a) or with amphibians (b). Experiment of amphibian exclusion (c, d) with a general overview of the mesocosms (c) and (d) detail of the stones used in one of the replicates.

RESULTADOS

Factores que explican la distribución de los peces

En el año 1900 había un 26.5% de los más de quinientos lagos mayores de 0.5ha de los Pirineos Argoneses y Catalanes con truchas introducidas en siglos anteriores en relación a actividades tradicionales (MIRÓ 2011; MIRÓ & VENTURA 2013). Las primeras introducciones modernas utilizando estocs de juveniles de trucha procedentes de piscifactorías no tuvieron lugar hasta la década de 1950-1960, resultando en la situación actual, en que un 52.5% de los lagos de alta montaña de los Pirineos españoles presentan truchas que han sido introducidas. En el caso particular del Parque Nacional la introducción de peces ha ocurrido básicamente en los lagos (un 61% de los que tienen más de 0.5 ha tienen peces introducidos, tanto salmónidos como *Phoxinus* sp.; Fig. 3) mientras que la mayor parte de las lagunas y charcas están libres de peces (Tabla 1). El análisis del proceso de introducción de los salmónidos en los lagos de alta montaña de los Pirineos nos ha mostrado que los factores antropogénicos son los más importan-

tes para explicar su introducción (MIRÓ & VENTURA 2013). Respecto al análisis del proceso de invasión del ciprínido *Phoxinus* sp. en los lagos de los Pirineos esta muestra claras evidencias de que su introducción ha sido debida a su uso como

Tamaño (ha)	# lagos o lagunas	Peces introducidos (%)
0-0.1	469	8
0.1-0.25	144	12
0.25-0.5	71	16
0.5-1	55	30
1-2.5	63	51
2.5-5	30	89
5-10	29	90
>10	18	94
Total	879	

Tabla 1. Número de lagos (>0.5 ha) o lagunas (<0.5 ha) del Parque Nacional de Aigüestortes i Estany de Sant Maurici inventariados hasta el momento distribuidos por distintos grupos de tamaño, con el porcentaje de peces introducidos.

Table 1. Number of lakes (>0.5 ha) or ponds (<0.5 ha) from Aigüestortes i Estany de Sant Maurici National Park inventoried until present grouped in different size classes, with the percentage of introduced fish.

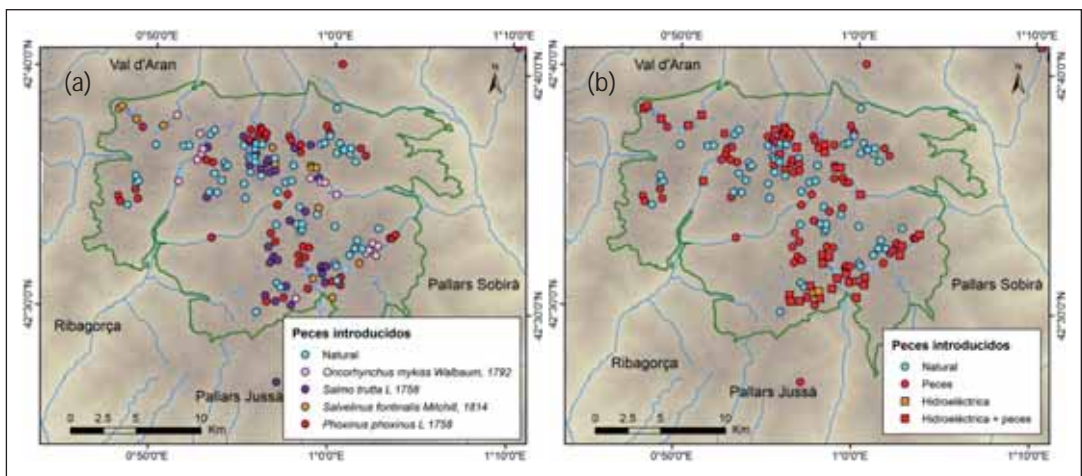


Figura 3. Mapa de la presencia de peces introducidos en los lagos del Parque Nacional de Aigüestortes i Estany de Sant Maurici (a) y del estado de conservación de los mismos lagos frente a los principales efectos antropogénicos: la presencia de peces introducidos y la regulación hidroeléctrica (b).

Figure 3. Introduced fish map in the lakes of Aigüestortes i Estany de Sant Maurici National Park (a) and the conservation status of the same lakes regarding the two main anthropogenic effects on the lakes: the presence of introduced fish and the hydroelectric regulation (b).

cebo vivo, a pesar de ser una práctica ilegal en los Pirineos Españoles (Miró & Ventura 2015). Hemos analizado también el papel de la gestión de la Pesca en el Parque Nacional y la eficacia de la prohibición de la pesca para frenar la expansión de los salmónidos y del ciprínido comparando las zonas dónde la pesca está permitida con aquellas donde está prohibida. Llegamos a conclusiones importantes para la gestión del Parque, ya que encontramos que la prohibición de la pesca ha sido la una medida eficaz para parar la tasa de introducción de salmónidos y *Phoxinus sp.* (Fig. 4).

Distribución de los anfibios y efecto de los peces

A partir de los muestreos realizados por la práctica totalidad de lagos y lagunas del Parque se han elaborado mapas de distribución de los anfibios en cuadrículas UTM 1x1 km. En la Figura 5 se muestra la distribución y frecuencia por cuadrículas UTM 1x1 km de las tres especies que hemos encontrado en los lagos del Parque. Se puede observar que la única especie con una amplia distribución es *Rana temporaria* L 1758 debido a su capacidad de reproducirse en charcas temporales. En cambio de las seis especies que se

encuentran en los lagos de los Pirineos solo *C. asper* (3 localidades) y *A. obstetricans* (1 localidad) se han encontrado en lagos del Parque. Esto es debido mayoritariamente a la introducción masiva de peces, pero también en algunos casos a los requerimientos ecológicos de cada especie así como las restricciones de la metodología de muestreo utilizada.

Hemos encontrado que la presencia de peces es el factor más importante para explicar la distribución de las tres especies más abundantes de anfibios del Parque (Fig. 6). Es significativamente más probable encontrar cualquiera de las especies de anfibios consideradas en lagos sin peces que en aquellos con peces a excepción de *B. spinosus* especie que genera una toxina para evitar la depredación (Fig. 6). Por otro lado, la presencia de anfibios en algunos lagos con peces se explica por la existencia en el lago de refugios de depredación a los cuales no pueden acceder los peces, como por ejemplo zonas someras y/o con densidades altas de macrófitos. Este resultado confirma que en el conjunto de lagos y lagunas con temperaturas suficientes para el desarrollo del ciclo vital de *R. temporaria* la presencia de peces sea el factor principal que explique la ausencia de anfibios. El

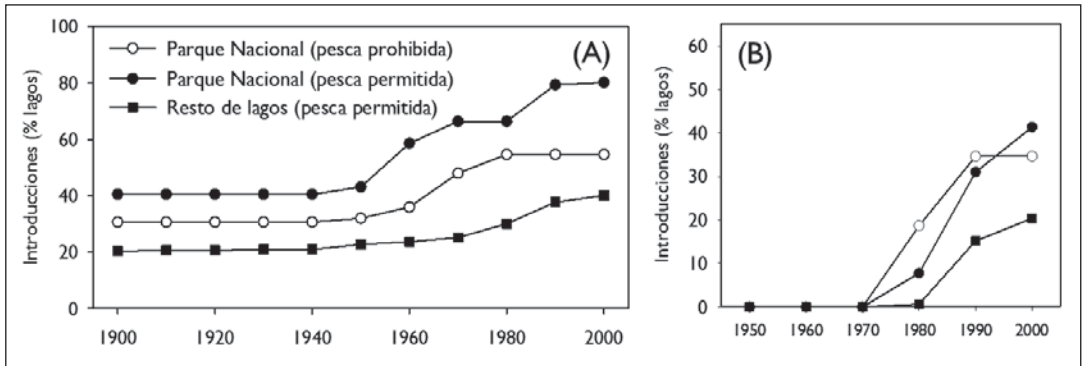


Figura 4. Numero de lagos con introducciones de (A) salmónidos y (B) *Phoxinus sp.* a lo largo del siglo veinte separadas según lagos en la zona de protección estricta del Parque Nacional donde no se puede pescar desde el año 1989 (círculos blancos), la zona periférica del Parque Nacional donde se autoriza la pesca (círculos negros) y otras áreas de los Pirineos Españoles donde la pesca está permitida (cuadrados negros). Figuras de (A) MIRÓ & VENTURA (2013) y (B) MIRÓ & VENTURA (2015).

Figure 4. Effect of *Aigüestortes i Estany de Sant Maurici* National Park on the introduction of non-native trout species (A) and *Phoxinus sp.* (B) in high mountain lakes of the Pyrenees. Circles are the lakes within the National Park, and squares are lakes outside the National Park. White circles are the area of the National Park where fishing is not allowed and black circles or squares are the lakes in fishing allowed areas. Figures redrawn from (A) MIRÓ & VENTURA (2013) and (B) MIRÓ & VENTURA (2015).

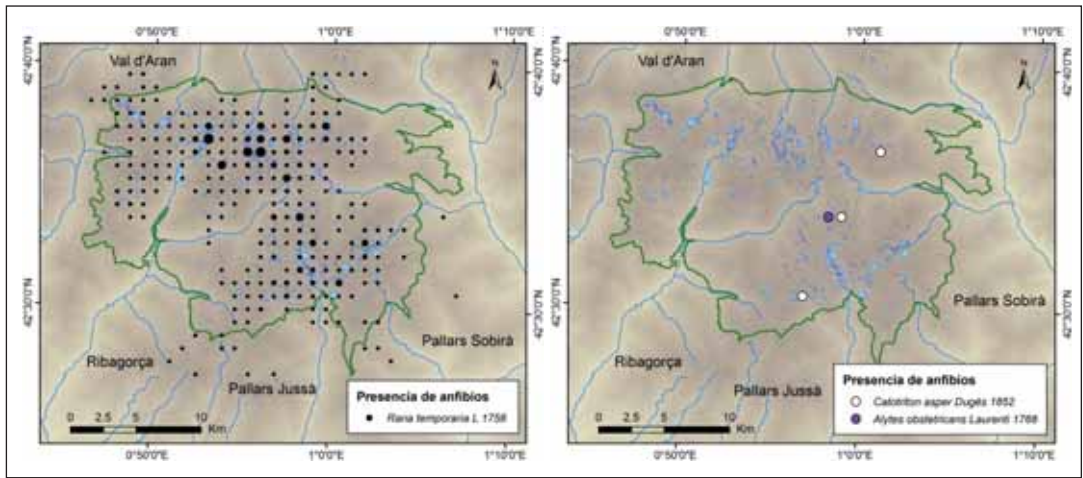


Figura 5. Presencia de anfibios en los lagos y lagunas del Parque Nacional de Aiguestortes i Estany de Sant Maurici. Cada punto representa la presencia de las especies en cuadrículas 1x1 km² y su tamaño es proporcional al número de lagos o lagunas en que se han encontrado en cada cuadrícula.

Figure 5. Amphibian presence in lakes and ponds of Aiguestortes i Estany de Sant Maurici National Park. Each point represents whether each species is present at 1x1 square km grid, and their size is proportional to the number of lakes and ponds where the species was found in each grid.

resultado de la modelización de la temperatura de los lagos ha mostrado que de los 72 lagos mayores de 0.5ha que no tienen peces introducidos un 69% son demasiado fríos para que *R. temporaria* pueda completar su ciclo vital.

Efecto de los peces en los crustáceos del plancton

A diferencia de los resultados encontrados con los anfibios, el efecto de los peces en la ocurrencia de los crustáceos es mucho menor en el plancton de

los lagos. Sólo tres de las 12 especies estudiadas de crustáceos planctónicos tienen una probabilidad mayor de ser encontradas en lagos sin peces que en lagos con peces. Son las especies de mayor tamaño o pigmentación más marcada lo que nos sugiere que la depredación por parte de los peces puede ser la causa de este resultado. Estas especies son el anfípodo *Gammarus lacustris* Sars 1864, el cladócono *Daphnia pulicaria* Forbes 1893 y el copepodo calanoide *Diaptomus cyaneus* Gurney 1909. Por otro lado si nos fijamos en el efecto sobre la biodiversidad o la abundancia el efecto

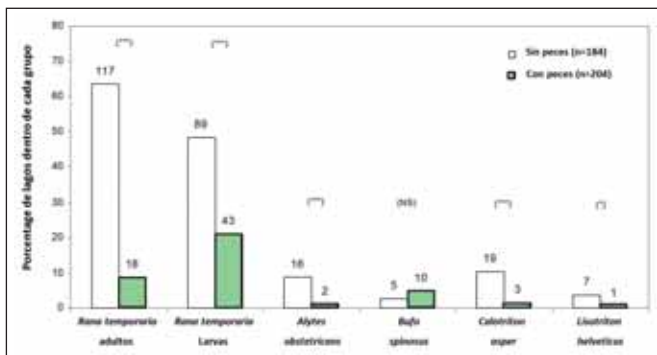


Figura 6. Ocurrencia relativa de las especies de anfibios de los lagos de los Pirineos en relación a la presencia o ausencia de peces en el lago. Los asteriscos son las especies con una probabilidad significativamente diferente de la esperada en los análisis chi cuadrado.

Figure 6. Relative occurrence of amphibian species from the Pyrenean lakes depending on the presence or absence of non-native fish. Asterisks indicate a probability significantly different from expected in the analyses of chi squared.

es mucho más marcado. La abundancia de crustáceos disminuye un orden de magnitud en presencia de peces (Fig. 7).

Hemos completado el estudio de la estructura genética y filogeográfica del cladóceros *D. longispina* en el Parque (VENTURA *et al.* 2014). Los resultados obtenidos muestran que esta especie colonizó los Pirineos por la parte oriental de la cordillera en una época próxima al final del retroceso de los glaciares, hace unos 10.000 años. También hemos hallado una extraordinaria diversidad genética comparable a la de toda Europa y partes de Asia y África que se explica por un fuerte efecto fundador persistente (Fig. 8). También encontramos un alto grado de endemidad haplotípica, tanto a nivel de valles como de lagos concretos. Incluso lagos interconectados no compartían haplotipos, sugiriendo una fuerte discrepancia entre dispersión y flujo génico. Nuestros resultados también indican que toda la diversidad excepto dos haplotipos limitados a un solo lago, emergen de una sola colonización ocurrida a principios del Holoceno, seguido de una expansión espacial a lo largo del este de los Pirineos, corroborada por una progresiva disminución de la diversidad genética de este a oeste (Fig. 9). Cambios de hábitat entre lagos y lagunas han ocurrido varias veces independientemente (Fig. 8 insert). Esto sugiere que efectos prioritarios y adaptación local (monopolización) son los responsables mayoritarios de la estructura genética a varias escalas espaciales. No hemos encontrado

ninguna relación entre la diversidad genética y la presencia de peces en los lagos que creemos se puede explicar por la alta capacidad adaptativa de la especie.

Cascada trófica de los peces hasta el epilíton

Los resultados muestran que los lagos con ausencia de renacuajos debido a la presencia de peces tienen una biomasa algal en las comunidades epilíticas significativamente mayor que los lagos con renacuajos o los que no tienen renacuajos ni peces (Fig. 10a). A esta mayor biomasa algal contribuyen mayoritariamente diatomeas y cianobacterias (Fig. 10b). La densidad de procariotas se ha podido cuantificar en las comunidades epilíticas comparándolas con las que hay en el sedimento, encontrando que la densidad procariótica es substancialmente mayor encima de las piedras (Fig. 10c). La riqueza de especies de diatomeas, bacterias y arqueas es mayor en los lagos con peces que los naturales, en cambio encontramos que las comunidades son más homogéneas en los lagos con peces. Por otro lado los resultados obtenidos del experimento de exclusión de renacuajos de o exclusión de peces confirman los resultados obtenidos en los distintos lagos, de forma que el experimento de exclusión de anfibios no se traduce en un cambio en la comunidad algal debido a la presencia de otros herbívoros (larvas de insectos). En cambio al introducir renacuajos la biomasa y la comunidad algal disminuye significativamente (Fig. 11).

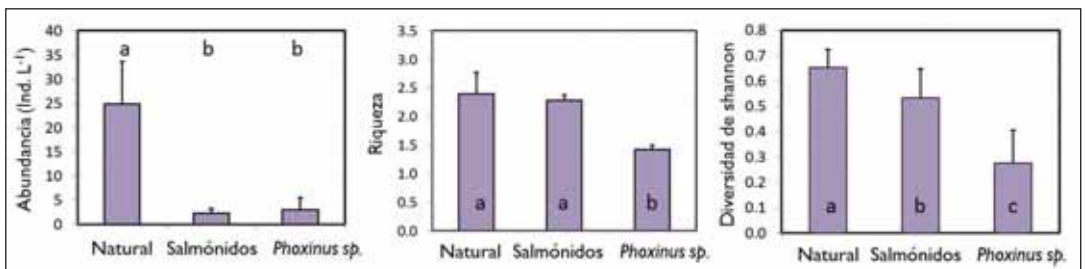


Figura 7. Abundancia, riqueza y diversidad de Shannon en los crustáceos planctónicos de lagos y lagunas del Parque Nacional de Aigüestortes i Estany de Sant Maurici. Las letras son los grupos significativamente diferentes en los análisis Tukey post-hoc en una ANOVA univariante.

Figure 7. Abundance, richness and diversity of planktonic crustaceans at lakes and ponds of Aigüestortes i Estany de Sant Maurici National Park. Letters indicate significantly different groups at the one-way ANOVA Tukey post-hoc analyses.

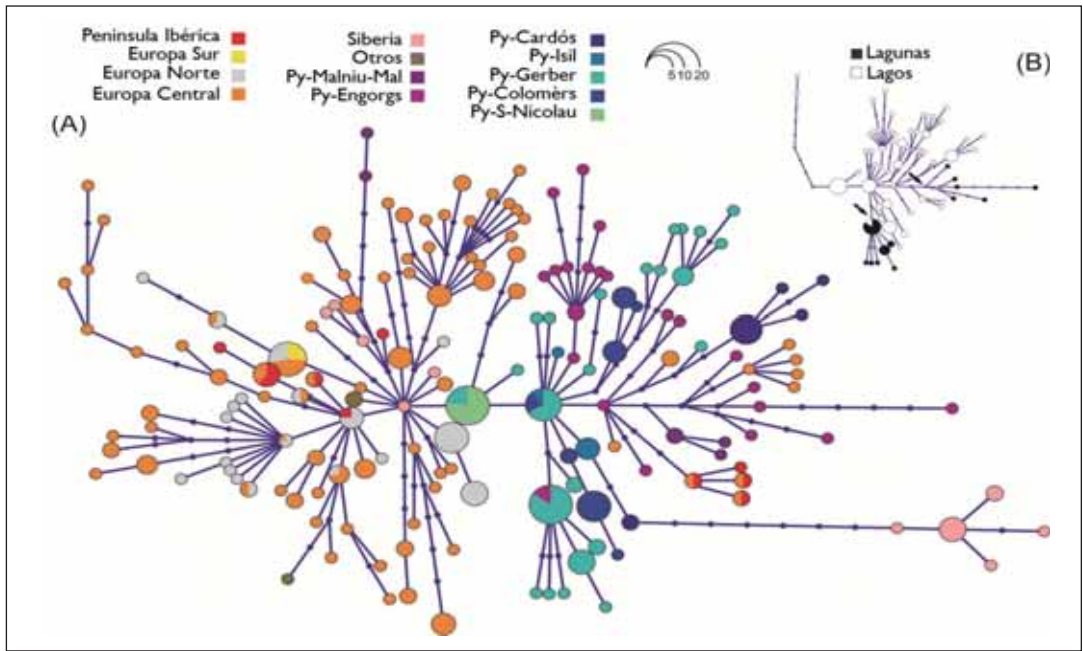


Figura 8. Red haplotípica del gen mitocondrial 12S rRNA de *Daphnia longispina* Müller 1776. Cada círculo representa un único haplotipo, siendo su tamaño proporcional al número de individuos compartiendo un haplotipo específico. Los círculos azules pequeños representan un salto mutacional. (A) Las cuencas Pirenaicas están indicadas con un color distinto cada una, siendo los colores verdes y azules los del Parque, y distinguidas de las poblaciones Europeas de PETRUSEK et al. (2008). El pequeño gráfico insertado (B) es una red simplificada mostrando si un haplotipo fue encontrado en un lago (círculo blanco) o una laguna (círculo negro). Indica qué cambios de lagos a lagunas ocurrieron como mínimo dos veces en los Pirineos, el de la parte inferior tuvo lugar en el Parque. Obtenido con permiso de VENTURA et al. (2014).

Figure 8. Network of haplotypes of the mitochondrial gene for 12S rRNA for *Daphnia longispina* Müller 1776. Each circle represents a unique haplotype, and its size is proportional to the number of individuals sharing that specific haplotype. Each branch with more than one mutational step is labelled. (A) Pyrenean catchments are indicated by different colours, as well as haplotypes from the rest of the species' range. The small insert (B) is a simplified network showing whether the haplotype was found in a lake (white circle) or a pond (black circle) or both (mixed); related haplotypes from the same water body or catchment were collapsed into an ancestral haplotype. Shifts from lake to pond or vice versa have occurred at least two times in the Pyrenees (black arrows). Reprinted with permission from VENTURA et al. (2014).

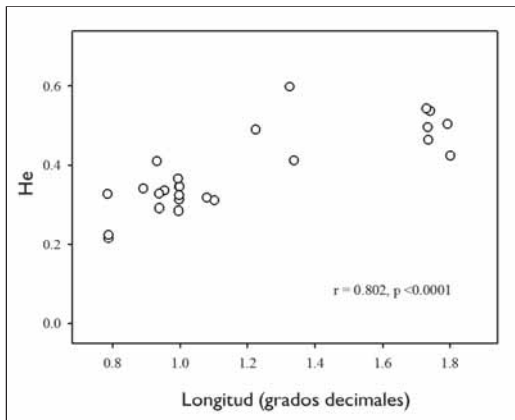


Figura 9. Figura del cambio de diversidad nuclear de *microsatélites* (He) en *Daphnia longispina* Müller, 1776 respecto a la longitud de los lagos o lagunas en los Pirineos. Los lagos con menor diversidad genética son los del Parque. El coeficiente de correlación de Pearson está incluido en la figura. Obtenido con permiso de VENTURA et al. (2014).

Figure 9. Plot of eastern Pyrenean *Daphnia longispina* nuclear gene diversity (He) vs. lake or pond longitude. Pearson's correlation coefficient is given in the figure. Reprinted with permission from VENTURA et al. (2014).

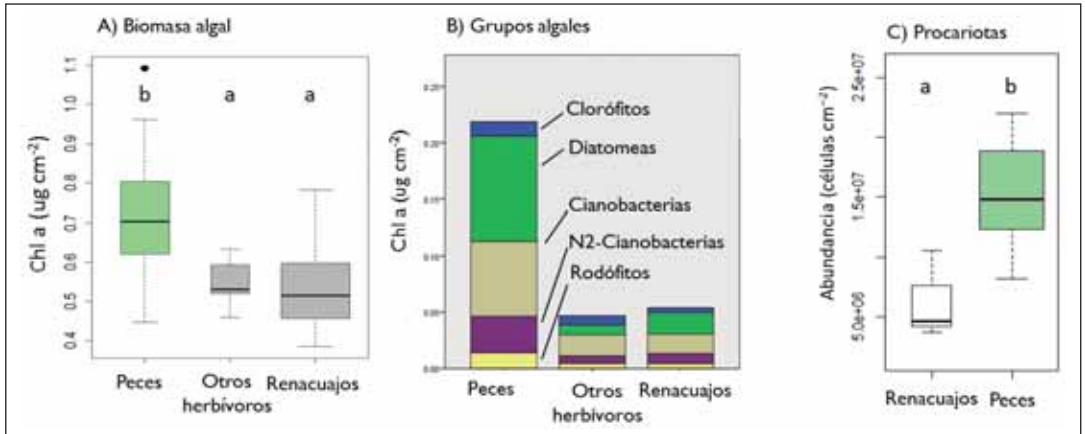


Figura 10. (A) Biomasa algal de las comunidades epilíticas representada por la concentración de clorofila-a por unidad de superficie de piedra, y (B) la biomasa algal de los principales grupos de productores primarios para cada tipo de lago: lagos con presencia o ausencia de peces y lagos con presencia o ausencia de renacuajos. (C) Abundancia de procariotas (bacterias y arqueas) en el epilítion de los lagos y lagunas estudiadas. Las letras de (A) y (C) denotan grupos significativamente distintos en la ANOVA univariante (Tukey Post-hoc; $P < 0.05$). En (B) no hay diferencias significativas en la composición relativa de grupos algales y de cianobacterias, pero sí en la concentración tal y como indica la figura (A).

Figure 10. (A) Algal biomass of epilithic communities represented by the concentration of Chlorophyll-a per surface unit of Stone, and (B) the algal biomass of the main primary producers for each lake type: lakes with non-native fish, lakes with tadpoles and lakes with other grazers. (C) Abundance of prokaryotes (bacteria and archaea) on the epilithon of studied lakes and ponds. The letters in (A) and (C) are significantly different groups at the one-way ANOVA Tukey Post-hoc test ($P < 0.05$). In (B) there are no significant differences in the relative composition of algal and cyanobacteria groups, although there are significant differences in their concentration as shown in (A).

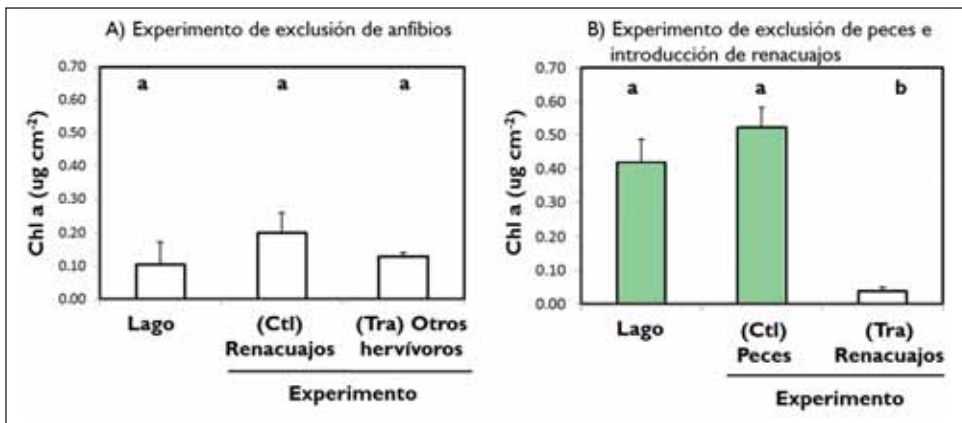


Figura 11. Concentración de Clorofila-a en el epilítion como resultado de los experimentos de exclusión de renacuajos (A) y peces (B). “Lago” significa muestras control de los lagos en que se realizaron los experimentos; “Ctl” y “Tra” indican el control y tratamiento en cada uno de los dos experimentos. Las letras minúsculas sobre las barras indican diferencias significativas a nivel de significación $\alpha = 0.05$ (ANOVA de un factor-Tukey HSD Post hoc test). Las cajas que indican presencia de peces se representan en color verde.

Figure 11. Chlorophyll-a concentration in the epilithon resulting from tadpole (A) and fish (B) mesocosm exclusion experiments. “Lago” are the control sample from each lake where the experiment was performed; “Ctl” and “Tra” are the control and treatment respectively at each experiment. Letters above bars indicate significant differences at $P = 0.05$ (one-way ANOVA, Tukey HSD Post hoc test). Green bars are those with fish presence.

DISCUSIÓN

En este estudio encontramos que una proporción muy importante de los lagos mayores de 0.5 ha del Parque tienen peces introducidos, tanto salmónidos como *Phoxinus sp.* (MIRÓ & VENTURA 2013; 2015). Incorporar la perspectiva histórica de las introducciones nos ha permitido mostrar que la prohibición reciente de la pesca en los lagos de la zona estricta del Parque ha resultado en una estabilización del número de lagos con peces, sugiriendo que esta es la única medida de gestión eficaz para evitar nuevas introducciones y preservar el estado de conservación de los lagos de alta montaña.

También encontramos que la presencia de peces es el factor más importante para explicar la distribución de las tres especies más abundantes de anfibios del Parque. Este resultado confirma que en el conjunto de lagos y lagunas con temperaturas suficientes para el desarrollo del ciclo vital de *R. temporaria* la presencia de peces sea el factor principal que explique la ausencia de anfibios. Si excluimos los lagos con temperaturas demasiado bajas para que *R. temporaria* pueda completar su ciclo vital hemos encontrado que en un 85% de los lagos mayores de 0.5 ha de alta montaña del Parque la especie está ausente debido a la introducción de peces. En relación con la composición de las comunidades de crustáceos del plancton hemos encontrado que en los lagos con *Phoxinus sp.* la diversidad, riqueza y abundancia de crustáceos es significativamente menor que en los lagos naturales o con salmónidos, debido a la depredación planctónica de este ciprínido. También hemos encontrado un efecto de los salmónidos sobre tres de las 12 especies estudiadas de crustáceos planctónicos, teniendo una probabilidad mayor de ser encontrados en lagos sin peces que en lagos con peces. Estos resultados coinciden con estudios de lagos de diferentes macizos de la Península Ibérica, como el Sistema Ibérico, el Sistema Central y la Cordillera Cantábrica, donde se ha comprobado que los anfibios, los macroinvertebrados y algunas especies de zooplancton sufren alteraciones de mayor o menor magnitud. En algunos casos se ha encontrado una disminución de algunas especies y en otros una supresión total (BOSCH *et al.* 2006; GRANADOS *et al.* 2000; MARTINEZ-SOLANO *et al.* 2003; ORI-

ZAOLA & BRANA 2006; TORO *et al.* 2006). Las mismas circunstancias se han observado en otros lagos de alta montaña Europeos (BRANCELJ 2000; RESE-TARIS 1995) o de América del Norte (KNAPP 2005; SCHINDLER 2000). La introducción de peces también se ha descrito como fenómeno potencial generador de tensiones evolutivas y homogeneizador de la fauna y flora de una región (CLAVERO & GARCIA-BERTHOU 2005).

Hemos encontrado que las comunidades de las piedras tienen una mayor biomasa de algas en los lagos con peces, así como biomasa procariótica (bacterias y arqueas) debido a que carecen de ramoneadores ya sean renacuajos, insectos o moluscos. Estos resultados coinciden con los obtenidos en los dos experimentos de exclusión de peces o anfibios, mostrando que existe una cascada trófica en el litoral de los lagos relacionada con la introducción de los peces. Otros estudios muestran que las poblaciones de herbívoros como renacuajos, modifican la red trófica y la ecología de los lagos y lagunas (HILLEBRAND *et al.* 2002; KUPFERBERG 1997), pudiendo incrementar el reciclado de nutrientes y haciendo el sistema bentónico más productivo (IWAI & KAGAYA 2007). Además influyen en el desarrollo y estructuración de las poblaciones de organismos que viven encima del sedimento o las piedras (e.g., algas, bacterias, microinvertebrados) y en el establecimiento de macrofitos (ALTIG *et al.* 2007). Estudios anteriores han mostrado una cascada trófica sobre el plancton como consecuencia de la introducción de peces, también en lagos de alta montaña (p.e. SARNELLE & KNAPP 2005). En este estudio mostramos que en los lagos de alta montaña también se produce una cascada trófica en el litoral de los lagos y aportamos resultados claros que indican que la introducción de los peces en los lagos de alta montaña de los Pirineos supone una amenaza para la conservación de estos ecosistemas.

AGRADECIMIENTOS

A todo el personal del Parque Nacional de Aigüestortes i Estany de Sant Maurici por su colaboración y soporte. Al Organismo Autónomo de Parques Nacionales por la financiación del proyecto y a su personal técnico por su ayuda y paciencia. A Guillem Salazar por su trabajo con ARISA.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ADAMS M.J., HOSSACK B.R., KNAPP R.A., CORN P.S., DIAMOND S.A., TRENHAM P.C. & FAGRE D.B. 2005. Distribution patterns of lentic-breeding amphibians in relation to ultraviolet radiation exposure in western North America. *Ecosystems* 8: 488-500.
- ALMODÓVAR A., ELVIRA B. (2000) Clasificación y conservación de los lagos de alta montaña de España según su ictiofauna. En: Granados I. & Toro M. (eds.) Conservación de los lagos y humedales de alta montaña de la península ibérica. pp. 201-206. Universidad Autónoma de Madrid. Madrid.
- ALTIG R., WHILES M.R. & TAYLOR C.L. 2007. What do tadpoles really eat? Assessing the trophic status of an understudied and imperiled group of consumers in freshwater habitats. *Freshwater Biology* 52: 386-395.
- BAHLS P. 1992. The status of fish populations and management of high mountain lakes in the Western United States. *Northwest Science* 66: 183-193.
- BATTARBEE R.W., JONES V.J., FLOWER R.J., CAMERON N.G., BENNION H., CARVALHO L. & JUGGINS S. 2001. Diatoms. En: Smol J.P., Birks H.J.B. & Last W.M. (eds.) *Terrestrial, Algal, and Siliceous Indicators*. pp. 155-202. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht.
- BOSCH J., RINCON P.A., BOYERO L. & MARTINEZ-SOLANO I. 2006. Effects of introduced salmonids on a montane population of Iberian frogs. *Conservation Biology* 20: 180-189.
- BOSCH J., CARRASCAL L.M., DURAN L., WALKER S. & FISHER M.C. 2007. Climate change and outbreaks of amphibian chytridiomycosis in a montane area of central Spain; is there a link? *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 274: 253-260.
- BRANCELJ A. 2000. The extinction of *Arcotodiptomus alpinus* (Copepoda) following the introduction of charr into a small alpine lake Dvojno Jezero (NW Slovenia). *Aquatic Ecology* 33: 355-361.
- BROWN M.V., SCHWALBACH M.S., HEWSON I. & FUHRMAN J.A. 2005. Coupling 16S-ITS rDNA clone libraries and automated ribosomal intergenic spacer analysis to show marine microbial diversity: development and application to a time series. *Environmental Microbiology* 7: 1466-1479.
- BUCHACAT T., FELIP M. & CATALAN J. 2005. A comparison of HPLC pigment analyses and biovolume estimates of phytoplankton groups in an oligotrophic lake. *Journal of Plankton Research* 27: 91-101.
- BUCHACAT T. 2009. Pigments indicadores: estudi del senyal en estanys dels Pirineus i de la seva aplicació en paleolimnologia. *Arxius de les Seccions de Ciències*; 142. Institut d'Estudis Catalans. Barcelona.
- BUCHET J.C. 1990. Histoire de la chasse dans les Pyrénées françaises. XVI-XX siècles (Ours, loups, lynx, bouquetins, rapaces et saumons). *Marrimpouey*, Pau.
- CAMBRAJ A. 2003. Impact on indigenous species biodiversity caused by the globalisation of alien recreational freshwater fisheries. *Hydrobiologia* 500: 217-230.
- CARRANZA S. & AMAT F. 2005. Taxonomy, biogeography and evolution of Euproctus (Amphibia: Salamandridae), with the resurrection of the genus *Calotriton* and the description of a new endemic species from the Iberian Peninsula. *Zoological Journal of the Linnean Society* 145: 555-582.
- CHRISTENSON D.P. 1977. History of trout introductions in California high mountain lakes. Hall A. (Ed.) *A symposium on the management of high mountain lakes in California's national parks*. pp. 9-15. California Trout Inc., San Francisco, California.
- CLAVERO M. & GARCIA-BERTHOUE E. 2005. Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends in Ecology & Evolution* 20: 110-110.
- COWX I.G. & GERDEAUX D. 2004. The effects of fisheries management practises on freshwater ecosystems. *Fisheries Management and Ecology* 11: 145-151.
- DAVIDSON C. & KNAPP R.A. 2007. Multiple stressors and amphibian declines: dual impacts of pesticides and fish on yellow-legged frogs. *Ecological Applications* 17: 587-597.
- DELACOSTE M., BARAN P., LASCAUX J.M., ABAD N. & BESSON J.P. 1997. Evaluation of salmonid introductions in high-elevation lakes and streams of the Hautes-Pyrénées region. *Bulletin Français de la pêche et de la pisciculture*: 205-219.

- EMERY L. 1985. Review of fish species introduced into the Great Lakes, 1819-1974. Great Lakes Fisheries Commission, Ann Arbor, MI.
- FAO. 2003. Fishery Records Collections. FIGIS Data Collection. FAO, Inland Water Resources and Aquaculture Service (FIRI).
- GARCIA-BERTHOU E. & MORENO-AMICH R. 2000. Introduction of exotic fish into a Mediterranean lake over a 90-year period. *Archiv fur Hydrobiologie* 149: 271-284.
- GIDO K.B., SCHAEFER J.F. & PIGG J. 2004. Patterns of fish invasions in the Great Plains of North America. *Biological Conservation* 118: 121-131.
- GLIWICZ Z.M. & ROWAN M.G. 1984. Survival of *Cyclops abyssorum taticus* (Copepoda, Crustacea) in alpine lakes stocked with planktivorous fish. *Limnology and Oceanography* 29: 1290-1299.
- GRANADOS I., TORO M. & NAVALN L. 2000. Control de impactos ambientales y restauración del medio en la laguna de Pealara i su cuenca (Sierra de Guadarrama, Madrid). En: Granados I. & Toro M. (eds.) Conservación de los lagos y humedales de alta montaña de la península ibérica. pp. 235-246. Universidad Autónoma de Madrid. Madrid.
- GRANEK E.F., MADIN E.M.P., BROWN M.A., FIGUEIRA W., CAMERON D.S., HOGAN Z., KRISTIANSON G., DE VILLIERS P., WILLIAMS J.E., POST J., ZAHN S. & ARLINGHAUS R. 2008. Engaging Recreational Fishers in Management and Conservation: Global Case Studies. *Conservation Biology* 22: 1125-1134.
- HILLEBRAND H. & KAHLERT M. 2001. Effect of grazing and nutrient supply on periphyton biomass and nutrient stoichiometry in habitats of different productivity. *Limnology and Oceanography* 46: 1881-1898.
- HILLEBRAND H., KAHLERT M., HAGLUND A.L., BERNINGER U.G., NAGEL S. & WICKHAM S. 2002. Control of microbenthic communities by grazing and nutrient supply. *Ecology* 83: 2205-2219.
- HULME P.E., NENTWIG W., PYŠEK P. & VILÀ M. 2009. DAISIE Handbook of alien species in Europe. En Drake J.A. (ed.) *Invading nature*. Springer series in invasion ecology, pp. 0-382. Springer, Dordrecht.
- IWAI N. & KAGAYA T. 2007. Positive indirect effect of tadpoles on a detritivore through nutrient regeneration. *Oecologia* 152: 685-694.
- KNAPP R.A. 1996. Non-native trout in natural lakes of the Sierra Nevada: An analysis of their distribution and impacts on native aquatic biota. En *Sierra Nevada Ecosystem Project: Final Report to Congress*. UC Davis. Davis.
- KNAPP R.A., MATTHEWS K.R. & SARNELLE O. 2001a. Resistance and resilience of alpine lake fauna to fish introductions. *Ecological Monographs* 71: 401-421.
- KNAPP R.A., CORN P.S. & SCHINDLER D.E. 2001b. The introduction of nonnative fish into wilderness lakes: good intentions, conflicting mandates, and unintended consequences. *Ecosystems* 4: 275-278.
- KNAPP R.A. 2005. Effects of nonnative fish and habitat characteristics on lentic herpetofauna in Yosemite National Park, USA. *Biological Conservation* 121: 265-279.
- KNAPP R.A., BOIANO D.M. & VREDENBURG V.T. 2007. Removal of nonnative fish results in population expansion of a declining amphibian (mountain yellow-legged frog, *Rana muscosa*). *Biological Conservation* 135: 11-20.
- KRAJICEK M., FOTT J., VENTURA M., SOMMARUGA R., MIRACLE M.R., KIRSCHNER P. & CERNY M. 2016. The genus *Cyclops* in Europe: an integrative taxonomic approach. *Zoologica Scripta* Accepted.
- KUPFERBERG S. 1997. Facilitation of periphyton production by tadpole grazing: Functional differences between species. *Freshwater Biology* 37: 427-439.
- LOWE S., BROWNE M., BOUDJELAS S. & DE POORTER M. 2000. 100 of the Worlds Worst Invasive Alien Species A selection from the Global Invasive Species Database. World Conservation Union (IUCN).

- MARCHETTI M.P., LIGHT T., MOYLE P.B. & VIERS J.H. 2004. Fish invasions in California watersheds: Testing hypotheses using landscape patterns. *Ecological Applications* 14: 1507-1525.
- MARTINEZ-SOLANO I., BARBADILLO L.J. & LAPENA M. 2003. Effect of introduced fish on amphibian species richness and densities at a montane assemblage in the Sierra de Neila, Spain. *Herpetological Journal* 13: 167-173.
- MIRÓ A. & VENTURA M. 2004. Història de la truita comuna i altres espècies de peixos als estanys del Parc Nacional d'Aigüestortes i estany de Sant Maurici: Orígens, aprofitament i distribució. En: La investigació al Parc Nacional d'Aigüestortes i estany de Sant Maurici. pp. 187-208. VI Jornades sobre recerca. Generalitat de Catalunya. Barcelona.
- MIRÓ A. 2011. Les truites als estanys dels Pirineus: Tradicions, vivències i implicacions per a la conservació. Pagès Editors, Lleida.
- MIRÓ A. & VENTURA M. 2013. Historical use, fishing management and lake characteristics explain the presence of non-native trout in Pyrenean lakes: Implications for conservation. *Biological Conservation* 167: 17-24.
- MIRÓ A. & VENTURA M. 2015. Evidence of exotic trout mediated minnow invasion in Pyrenean high mountain lakes. *Biological Invasions* 17: 791-803.
- ORIZAOLA G. & BRANA F. 2006. Effect of salmonid introduction and other environmental characteristics on amphibian distribution and abundance in mountain lakes of northern Spain. *Animal Conservation* 9: 171-178.
- PECHLANER R. 1984. Historical evidence for the introduction of *Arctic charr* into high-mountain lakes of the Alps by man. En: Johnson J., Burns B.L.(eds.) *Proceedings of the International Symposium on Arctic Charr*. pp. 449-557. University of Manitoba Press. Winnipeg, Manitoba.
- PETRUSEK A., HOBÆK A., NILSSEN J.P., SKAGE M., ČERNÝ M., BREDE N. & SCHWENK K. 2008. A taxonomic reappraisal of the European *Daphnia longispina* complex (Crustacea, Cladocera, Anomopoda). *Zoologica Scripta* 37: 507-519.
- PISTER E.P. 2001. Wilderness fish stocking: history and perspective. *Ecosystems* 4: 279-286.
- PRINGLE R.M. 2005. The origins of the Nile perch in Lake Victoria. *Bioscience* 55: 780-787.
- RESETARIS W.J. 1995. Competitive asymmetry and coexistence in size-structured populations of brook trout and spring salamanders. *Oikos* 73: 188-198.
- SARNELLE O. & KNAPP R.A. 2005. Nutrient recycling by fish versus zooplankton grazing as drivers of the trophic cascade in alpine lakes. *Limnology and Oceanography* 50: 2032-2042.
- SCHINDLER D.E., KNAPP R.A. & LEAVITT P.R. 2001. Alteration of nutrient cycles and algal production resulting from fish introductions into mountain lakes. *Ecosystems* 4: 308-321.
- SCHINDLER D.E. & PARKER B.R. 2002. Biological pollutants: alien fishes in mountain lakes. *Water, Air and Soil Pollution: Focus* 2: 379-397.
- SCHINDLER D.W. 2000. Aquatic problems caused by human activities in Banff National Park. *Ambio* 29: 401-407.
- SOSTOA A. & LOBÓN-CERVIÁ J. 1989. Fish and fisheries of the River Ebro: actual state and recent history. En: Petts G.E., Miller H., Roux A.L.(eds.) *Historical Change of large alluvial rivers: Western Europe*. pp. 233-247. John Wiley & Sons. Chichester.
- TORO M., GRANADOS I. & NAVALN L. 2000. Las lagunas del macizo de Pealara (Sierra de Guadarrama, Madrid). En: Granados I., Toro M.(eds.) *Conservación de los lagos y humedales de alta montaña de la península ibérica*. pp. 217-228. Universidad Autónoma de Madrid. Madrid.
- TORO M., GRANADOS I., ROBLES S. & MONTES C. 2006. High mountain lakes of the Central Range (Iberian Peninsula): Regional limnology & environmental changes. *Limnetica* 25: 217-252.
- VENTURA M., PETRUSEK A., MIRÓ A., HAMROVÁ E., BUÑAY D., DE MEESTER L. & MERGEAY J. 2014. Local and regional founder effects in lake zooplankton persist after thousands of years despite high dispersal potential. *Molecular Ecology* 23: 1014-1027.

- VILLWOCK W. 1994. Consecuencias de la introducción de peces exóticos sobre las especies nativas del lago Titicaca. *Ecología en Bolivia* 23: 49-56.
- VITULE J.R.S., FREIRE C.A. & SIMBERLOFF D. 2009. Introduction of non-native freshwater fish can certainly be bad. *Fish and Fisheries* 10: 98-108.
- VOLTA P. & JEPSEN N. 2008. The recent invasion of *Rutilus rutilus* (L.) (Pisces: Cyprinidae) in a large South-Alpine lake: Lago Maggiore. *Journal of Limnology* 67: 163-170.
- WILEY R.W. 2003. Planting trout in Wyoming high-elevation wilderness waters. *Fisheries* 28: 22-27.