

# Efectos negativos del cambio climático aceleran la extinción de la principal población de la náyade *Margaritifera margaritifera* L., 1758 en la cuenca del Duero.

Negative climate change effects accelerate the extinction of the main population of pearl mussel *Margaritifera margaritifera* L., 1758 in the Duero Basin.

JAVIER MORALES<sup>1\*</sup>, MIGUEL LIZANA<sup>1</sup>



## RESUMEN

El río Negro alberga una metapoblación de la náyade *Margaritifera margaritifera* L. 1758 que no es demográficamente funcional. Su estructura poblacional está desequilibrada hacia tallas muy grandes y no se han detectado juveniles en más de una década de estudio. En el río existen graves problemas de conservación derivados del aterramiento, extensibles a la trucha *Salmo trutta* L. 1758, único hospedador de sus larvas. Entre 2002 y 2009 sucedieron de forma consecutiva graves riadas y la mayor sequía registrada en la cuenca. La mayor avenida en 100 años del año 2006 produjo el movimiento de gran parte de la población de náyades, con un impacto mortal que según tramos afectó entre el 5 y el 34% de los efectivos. Se comprobó una mortandad diferencial en relación con la topografía local y composición granulométrica del lecho, pero independiente de la densidad y la talla de los individuos. La sequía afectó al tercio final del cauce y supuso la pérdida del 37% de ejemplares del tramo. La aplicación de modelos poblacionales permite estimar que estos eventos estocásticos agravan significativamente el proceso de extinción, anticipando el presumible colapso demográfico teóricamente esperable para 2027-2032, provocado por la actuación continuada del resto de problemas. La aplicación de un plan de restauración del cauce, enfocado a las náyades y sus hospedadores, así como el rescate de adultos tras los eventos extremos, su asentamiento temporal en zonas favorables y la propagación de la especie

<sup>1</sup> Universidad de Salamanca. Facultad de Biología, Área de Biología Animal.  
E-37007 Salamanca.

\* Correspondencia: mormarja@usal.es



sobre alevines de trucha son medidas urgentes que deberían desarrollarse antes de poder afrontar un programa de cría en cautividad que evite la extinción de la especie en la Cuenca del Duero.

- **PALABRAS CLAVE:** Eventos catastróficos, riada, sequía, conservación, metapoblación, río Negro, NO España.

## ABSTRACT

The Negro River hosts a meta-population of pearl mussel *Margaritifera margaritifera* L. 1758 which is not functional. Its population structure is biased towards very large sizes and no juveniles have been observed in more than a decade of monitoring. Siltation causes serious conservation problems in the river, which also affects *Salmo trutta* L. 1758, the only host for pearl mussel larvae. Between 2002 and 2009 severe flooding and drought episodes occurred in the basin. A flood in 2006, the largest registered in 100 years, scoured a large part of the populations, with an average death rate between 5 and 34%. Mortality depended on topography and size of the materials of the river bed, but was independent of mussels' density or size. A severe drought in 2009 basically affected the final third stretch of the river and resulted in the loss of 37% of the pearl mussels in that section. Population modeling estimates that these stochastic events significantly increase the probability of extinction, anticipating the presumed demographic collapse theoretically expected to occur later on, between 2027-2032 caused by the continued action of the other problems. Thus, the implementation of an environmental bed restoration plan focused on the mussels and their hosts, the rescue and resettlement on adults after extreme weather events and the propagation of the species on young trouts are urgent measures to be taken before a breeding program in captivity can be implemented in order to prevent the extinction of the species in the Duero Basin.

- **KEY WORDS:** Catastrophic event, flood, drought, conservation, metapopulation, Negro River, NW Spain.

## LABURPENA

Negro ibaiak demografikoki funtzionala ez den *Margaritifera margaritifera* L. 1758 naiade metapopulazio bat dauka. Populazio horren egitura guzitx desorakatua da: tamaina oso handiko animaliekin osatua da eta azken hamarkadan egindako ikerketetan ez da ale gazterik topatu. Ibaiak kontserbazio arazo larriak ditu dramatzan materialen metaketagatik eta hori amuarrain arruntarentzat ere (*Salmo trutta* L. 1758), naiadearen larben ostalari bakarrarentzat, arazo larria da oso. 2002 eta 2009 urteen artean uhaldi larriak gertatu ziren eta arroak inoizko lehorterik bortitzena ere izan zuen. 2006an, 100 urtean izaniko uholderik handiena gertatu zen eta hark anaiadeen populazio gehiena lekuz aldatu zuen, eta ibai gune ezberdinetan %5 eta 34 bitarteko heriotza-tasa eragin. Egiaztu zenez, hildako kopuru desberdinak tokian tokiko topografiaren eta ibai hondoaren konposizio granulometrikoaren araberakoak izan

ziren, baina horrek ez zuen inolako erlaziorik izan anaideen dentsitatearekin eta beraien tamainarekin. Lehorteak ibaieren azken herenari erasan zion eta gunetako aleen %37 galdu ziren. Populazioetarako modeloaren estimazioek erakusten dutenez gertaera estokastikoek desagertze prozesuak modu nabarmenean larriagotzen dituzte, eta 2027-2032 urte bitarterako kolapso demografiko teorikoa aurreikusten dute, gainerako arazoaren ekimen bateratuen eraginez.

Duero arroan espezia desagertza ekiditeko naiadeen hazkuntza gatibualdiko lortzeko egitasmo bat sustatu aurretik, premiazko neurri batzuk hartu beharko lirateke, hala nola: naiadeak eta beraien ostalariak kontuan hartzen dituen ibai ertzaren berrezarpen egitasmo bat abiaraztea, muturreko gertaerak jasandako ale helduak erreskatatu eta lagungarriago dituzten lekuetara eramatea eta espeziearen propagazioa amuarrain gazteekin bideratza.

• **GAKO-HITZAK:** Espainiako Espezie Exotiko Inbaditzaileen Zerrenda, Lehiaketa interespezifiko, bioaniztasunaren kontserbazioa, espezie inbaditzaileak, Japoniako urretxindorra.



## INTRODUCCIÓN

La náyade *Margaritifera margaritifera* L., 1758 es un molusco bivalvo con movimientos muy limitados, que habita en lechos de gravillas y gravas de ríos de aguas frías, muy oxigenadas y poco mineralizadas formando agregados de adultos (Hastie *et al.*, 2000, 2003a; Morales *et al.*, 2004; Geist & Auerswald, 2007). La fase dispersiva la constituyen las larvas gloquidio que necesitan fijarse a un salmónido hospedador para completar su metamorfosis (Ziuganov *et al.*, 1994; Geist *et al.*, 2006). En el caso de los ríos del NO de España este hospedador es, exclusivamente, la trucha pintona *Salmo trutta* var. *fario* L., 1758. Estos peces de costumbres reófilas le sirven para compensar la deriva que sufren los adultos por la corriente hacia aguas abajo.

Debido al declive de la especie en todo su área de distribución a lo largo de las últimas décadas del siglo XX (Ziuganov *et al.*, 1994; Young *et al.*, 2001) y a que las poblaciones ibéricas se localizan en el límite sur de su distribución mundial se han realizado importantes esfuerzos de estudio. Se han descubierto en la última década poblaciones en el noroeste ibérico (Morales *et al.*, 2004, 2007; Morales & Lizana, 2012; Sousa *et al.*, 2013; Varandas *et al.*, 2013; Lois *et al.*, 2013) que amplían notablemente el rango meridional de distribución establecido por Bauer (1986) en ríos salmoneros del norte de la vertiente atlántica de la península Ibérica. Cosgrove *et al.* (2014) descubren recientemente en Escocia nuevas poblaciones en ríos salmoneros consideradas de referencia a nivel mun-

dial, donde calculan poblaciones de entre 12.000 y 100.000 náyades/km, con un porcentaje de ejemplares juveniles próximo al 25%. En España la referencia para la especie se encuentra en ríos salmoneros de Galicia con densidades de 47,8 náyades/m<sup>2</sup> en el río Camba y censos completos estimados de hasta 453.000 ejemplares en todo el río Eo (Lois *et al.*, 2014), siendo estas cifras muy superiores a las encontradas en las mejores localidades del Duero.

Las grandes riadas afectan de forma notable a los ecosistemas ya que pueden cambiar o reorganizar los microhabitats bentónicos, alterar la vegetación acuática y de las riberas e incrementar la inestabilidad del lecho que utiliza la fauna bentónica (Gordon *et al.*, 2004), como es el caso de estos bivalvos dulceacuícolas. Además, las riadas afectan a elementos inertes del lecho, moviendo o transportando a largas distancias gravillas y arenas, lo que cambia la disposición de los refugios para muchos invertebrados (Hastie *et al.*, 2001; Gordon *et al.*, 2004). Las riadas son capaces de arrojar fuera del cauce ordinario distintos elementos y generan mortandades frecuentes en los animales bentónicos. Estos acontecimientos de naturaleza estocástica son imprevisibles en sus consecuencias y en su recurrencia, lo que brinda una gran oportunidad cada vez que se producen para conocer su influencia en el río y en la dinámica poblacional de los seres bentónicos.

### Área de estudio

El área de estudio se localiza en el NO de Zamora en una zona comprendida entre latitudes 42°05'04"– 42°00'04"N y longitudes 6°13'50"– 6°27'10"E. El río Negro tiene una longitud de 52 km, de los cuales 27 (el 53 %) estaba ocupado por la población de *M. margaritifera* en el momento del estudio (Morales *et al.*, 2004). En este recorrido el cauce principal salva un desnivel de 1.080 m, con una pendiente media del 2,1%. En las zonas donde se asientan la mayoría de los agregados (entre 905 y 800 msnm) la pendiente promedio es del 0,4 % (Morales *et al.*, 2004; LIFE-Náyade, 2007). Las orillas de todo el cauce están cubiertas por un espeso y maduro bosque de ribera, conformado una aliseda continental hercínica (Lara *et al.*, 2004) de *Alnus glutinosa*, fresnos *Fraxinus excelsior* y *F. angustifolia* y sauces *Salix salviifolia*, *S. alba* y *S. atrocinerea*, por lo general de amplio desarrollo transversal. Las terrazas fluviales están ocupadas por bosques mixtos de robles *Quercus pyrenaica* con mundillos *Viburnum opulus*, sanguiños *Frangula alnus* y avellanos *Corylus avellana*, y son estables debido a la protección que la frondosa vegetación ribereña ofrece contra el poder erosivo de las riadas.

La cuenca del río Negro se localiza en una zona de transición climática con componentes oceánicos propios del extremo noroeste ibérico y continentales de influencia mesetaria. Por lo tanto se localiza en una zona de ambiente mediterráneo con cierta influencia atlántica, caracterizada por elevadas precipitaciones de otoño y primavera, y escasa innivación en el invierno. En las zonas de

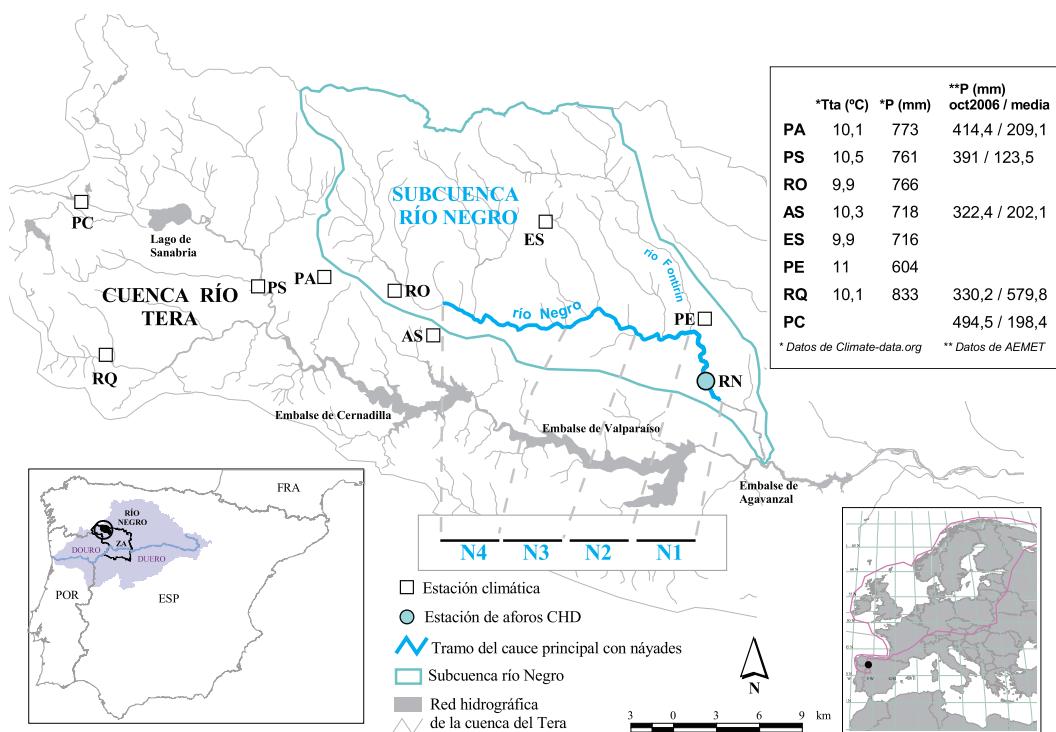


Fig. 1.- Área de estudio, tramos N4 a N1, y localización de las estaciones de aforo (RN: Sta. Eulalia de Rionegro) y climatología (PA: Paramio, 1020 msm; PS: Puebla de Sanabria, 960; RO: Rosinos, 998; AS: Asturianos, 965; ES: Espadañedo, 1056; PE: Peque, 856; RQ: Requejo, 1006; PC: presa de Cárdenas, 1610) más próximas a la cuenca del río Negro (Tta: temperatura media anual, P: precipitación media interanual). Se muestra la ubicación de la cuenca del río Negro aislada por el complejo de grandes embalses en la red hidrográfica del Tera, y la zona de distribución biogeográfica en 2012 de la especie en Europa -UE27- (línea magenta) según el Centro Temático Europeo sobre la Diversidad Biológica de la Agencia Europea de Medio Ambiente (EAA, <http://bd.eionet.europa.eu/article17/> <acceso 31 agosto de 2014>).

Fig. 1.- Study area and location of gauging (blue circle) and rainfall (box) official stations (heading and altitude, masl) near the Negro watershed. The location of the Negro basin isolated by large reservoirs of Tera complex. Is displayed. biogeographic distribution area of the species in Europe -EU27- (magenta line) in 2012 is also shown. Data to European Topic Centre on Biological Diversity of European Environment Agency (EAA).

valle las precipitaciones oscilan entre 900 y 1.000 mm, y en las zonas montañosas se superan habitualmente 1.500 mm (Negro, 2005). Todas las estaciones climáticas señaladas en el mapa de la Fig. 1 poseen un clima de tipo mediterráneo de verano fresco (continental con estiajes intensos y veranos cálidos, Csb), según la clasificación de Köppen y Geiger (datos de Climate-Data.org). El ambiente de mediterraneidad en el que está localizada la cuenca del Negro produce además la presencia cíclica de oscilaciones muy amplias en tiempos cortos entre aguas altas y bajas.

La población estudiada ha sido incluida a partir de 2005 en NATURA2000 englobada dentro del LIC “Riberas de las Subcuencas del río Tera” (ES4190067) y ha sido objeto de estudio y gestión a través del programa de conservación LIFE-Náyade (LIFE03/NAT/E/000051). Esta especie que ha sido catalogada recientemente “en peligro” en España (Araujo, 2008) dispone de herramientas de conservación a nivel europeo y regional (Araujo & Ramos, 2001; Morales *et al.*, 2005).

El río Negro es el principal afluente del río Tera (Fig. 1), en la zona noroeste de la cuenca del Duero, y alberga la mayor población en Castilla y León (Morales *et al.*, 2004; Morales & Lizana, 2012). Es un río con condiciones hidrológicas naturales (sin regulación por embalses) que mantiene una pequeña metapoblación descubierta en 2001 (Morales *et al.*, 2004). Aunque es fértil, la población no es funcional (sin reclutamiento de juveniles), según los resultados obtenidos en los trabajos realizados entre 2001 y 2005 (LIFE-Náyade, 2007).

Las náyades adultas se han encontrado entre las cotas 928 y 787 metros de altitud, dentro del curso medio de la cuenca en el cauce principal. En el tramo más alto ocupado por náyades de forma dispersa presenta una pendiente media de 1,3% y la litología más gruesa. Los agregados que albergan la mayoría de la población se encuentran entre 895 y 800 m de altitud, en tramos con una pendiente media de 0,4% y predominancia de gravas y gravillas. Aguas debajo sobrevive una pequeña subpoblación en un único tramo con pendiente de 0,7% y litología predominante de gravas, gravillas y arenas. *Salmo trutta* es el único salmónido que habita en sus aguas, en una empobrecida comunidad ictiológica dominada por pequeños cíprinidos: *Gobio lozanoi*, *Achondrostoma arcasi* (Steindachner, 1866), *Squalius carolitertii*, *Pseudochondrostoma duriense* (Coelho, 1985) y *Cobitis calderoni* Bacescu, 1962 (Morales, com. per.).

Debido a la vulnerabilidad a la extinción de esta metapoblación relictiva, se pretende evaluar el impacto de las riadas y las sequías extremas en los agregados tras un evento natural catastrófico con capacidad para acelerar su declive, dentro de una dinámica poblacional colapsada desde hace décadas por otros factores negativos.

---

## MATERIAL Y MÉTODOS

---

### Censo y estudio de los agregados de náyades

Entre 2001 y 2005 se completó el censo de náyades por parcelas (n: 128, 67 positivas) para obtener datos básicos de población y ocupación de la especie en la red fluvial del Negro mediante la localización visual de adultos en zonas vadeables a lo largo de todo el cauce potencialmente utilizable por la especie usando batiscopios Nuova Rade ©Aquascope. Asimismo se procedió

al tamizado de gravillas del lecho para localizar juveniles en cada parcela. Para esta operación se utilizaron tamices calibrados ®Sieve Set Stainless de 10, 5 y 1,0 mm de poro.

Se calculó la densidad en cada parcela de estudio, mediante recuento de 68 agregados, en los que se han prospectado con detalle 40.222,6 m<sup>2</sup> del lecho del río. Se contabilizaron un total de 1.959 náyades vivas, con una densidad promedio muy baja de 0,049 individuos/m<sup>2</sup> (rango 0,001 – 1,065), ya que 55% de las parcelas positivas presentó menos de 10 ejemplares. Únicamente en cuatro parcelas se encontraron más de 100, con un máximo de 316 náyades. En la mayoría de los casos no fueron removidas para evitar impactos negativos en los agregados. En estos trabajos se pudo obtener la biometría de 962 náyades vivas, y de las conchas de 647 ejemplares recogidos en las orillas tras las riadas. Todas fueron medidas con un calibre Vernier manual de precisión 0,1 mm.

### Cartografía temática de las parcelas

En el entorno de algunos de estos agregados de náyades se realizó un trabajo minucioso de mapeo del micro y macro hábitat del lecho del río durante 2004. El seguimiento de los eventos climáticos extremos objeto del presente estudio (riadas y sequías) para valorar su impacto en la dinámica de poblaciones y el estatus de conservación a medio y largo plazo de la especie en el río Negro se desarrolló a lo largo de 16 km en el tramo medio (tramos N1 a N4, Fig. 1). A cada una se le asignó un código que es utilizado en los siguientes apartados, aunque la localización geográfica precisa debe mantenerse confidencial para su mejor preservación. Este mapeo detallado se repitió unos meses después de la riada episódica de octubre de 2006.

El objetivo principal de la acción era conocer la incidencia de estos eventos sobre la especie, por recuento visual de los ejemplares y recogida de conchas, en relación de la naturaleza del lecho y la pendiente local. Se realizaron en estas parcelas 5 transectos transversales del cauce separados al menos 5 m, a lo largo de 50 m de orilla. En cada transecto se calculó la densidad y se realizó un mapeo detallado (retícula 1 m de lado) de los tipos de sustrato y la ubicación exacta de cada náyade usando batiscopios. Para conocer la tipología de lecho fluvial se siguió la metodología descrita en Platts *et al.* (1983) usando la siguiente clasificación granulométrica: 5 = rocas (>600 mm de diámetro mayor); 4 = bloques (600-300 mm); 3 = gravas (300-75 mm); 2 = gravillas (75-2 mm); 1 = arenas gruesas (2-0,75 mm) y arenas finas (0,75-0,20 mm); 0 = limos (<0,20 mm).

### Seguimiento de los eventos catastróficos

Los datos climáticos de referencia en este trabajo pertenecen a Paramio de Sanabria (PS, Fig. 1), siendo la más próxima a la cuenca de estudio y la más

representativa para comparar la parte alta del cauce. Los datos de caudales fluyentes desde julio de 2001 (Fig. 2) son de la red de aforos de Confederación Hidrográfica del Duero - CHD (estación RN, altitud: 812 msm, Fig. 1), que recoge escorrentía de una superficie de 391 km<sup>2</sup>.

Tras el paso de varias riadas entre 2002 y 2006 (Tabla 1) los efectos sobre el lecho del cauce, la vegetación riparia y las poblaciones de náyades fueron evidentes, por lo que se realizó un seguimiento de la mortalidad por arrastre a través de la búsqueda de ejemplares varados en charcos, pozas someras y caños de molinos abandonados. Entre junio y agosto de 2007 se realizaron los trabajos específicos de seguimiento de las riadas de 2006 (Tabla 1). Se hicieron un total de 18 recorridos (5,27 km de cauce), distribuidos en los tramos de muestreo N1 a N4 (Tabla 2) en una banda de 35 m de anchura desde la orilla del cauce ordinario para la localización de ejemplares varados y de conchas (animales muertos). Se realizó una estimación de la mortalidad inducida por la gran ria-

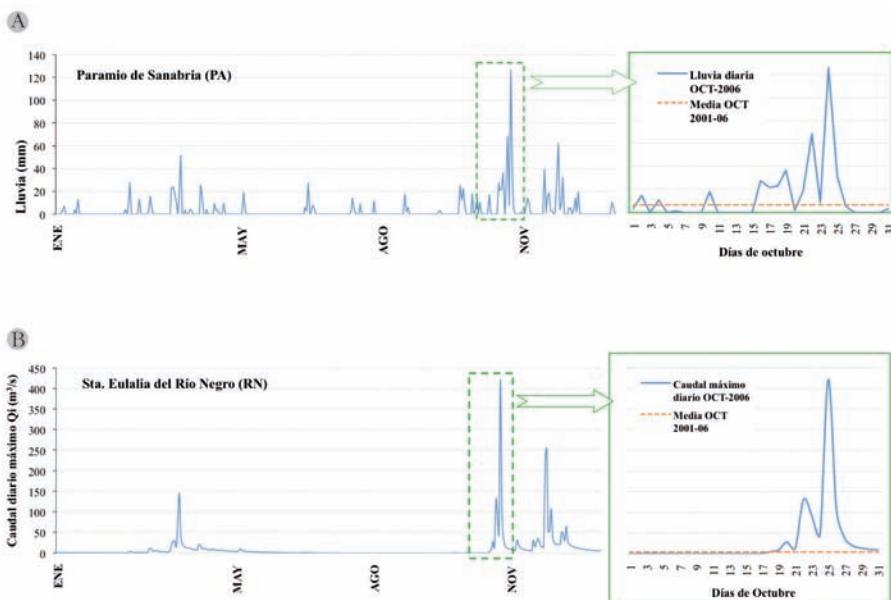


Fig.2.- Datos de pluviometría (estación AEMET, PA en Fig. 1) y del caudal del río Negro (estación forométrica A113 de CHD, RN). A) Pluviometría durante todo el año, el mes de octubre de 2006 y datos de promedio (línea naranja) de la serie de datos diarios de enero de 2001 a diciembre de 2006 (n = 365). B) Datos de caudal máximo instantáneo tomados en continuo (periodo: 10 minutos) en el río Negro durante todo el año 2006 (n = 52,562) y en octubre de 2006 (n = 4,465).

Fig. 2.- Official data on rainfall (top) and flow (bottom) to the Negro at PA and gauging at RN in Fig. 1). A) Rainfall along the year, the month of October 2006 and average data (orange line) series of daily data for January-01 to December-06 (n = 365 data) B) Instantaneous maximum peak flow data taken continuously (data time: 10 minutes) at the Negro River along the year 2006 (n = 52,562 data) and in October-06 (n = 4,465 data).

da gracias a los recuentos de estas conchas en las zonas de sedimentación durante las aguas altas ordinarias. Las conchas de ejemplares recién muertos (conchas llenas) fueron retiradas al final del invierno desde 2001. En el caso de localizar una concha con ambas valvas se contabilizó como ejemplar muerto. En el caso de valvas sueltas se realizó un trabajo de asignación a un número mínimo de ejemplares.

Año	Descarga anual	Riadas importantes		Porcentaje del caudal anual en la riada
	(Hm <sup>3</sup> )	Fecha	(Hm <sup>3</sup> )	
2002	185,6	26-27.12	17,9 en 48 h	10,4%
2003	255,9	---	---	---
2004	73,4	---	---	---
2005	41,2	---	---	---
2006	212,9	24-25.03	10,7 en 48 h	5,0%
	25.10	16,6 en 24 h	12,8%	
	24.11	5,4 en 24 h	2,6%	
	28.11	6,2 en 24 h	2,9%	

Tabla 1.- Descarga relativa de las principales riadas y aportaciones en el río Negro durante los años 2002 a 2006 (datos en continuo de la estación de aforos de Confederación Hidrográfica del Duero, RN en Fig. 1).

Table 1.- Relative size of floods and flow during the 2002-2006 period (gauging data station, RN in Fig. 1) in the Negro River.

Por su parte tras la sequía extrema de septiembre de 2009 se realizó un seguimiento especial de los tramos más afectados para el rescate de ejemplares a punto de morir en zonas muy someras y/o charcos aislados. Se recorrieron los 5,15 km del tramo denominado N1 (Fig. 1) buscando parcelas donde el flujo superficial del río se había perdido. En un total de cinco se hizo una búsqueda detallada de ejemplares con batíscopio para su translocación a zonas de mayor calado dentro del mismo tramo N1.

### Análisis de los datos

Para el análisis estadístico descriptivo de los datos, las series temporales de datos y el análisis de regresión de parámetros y correlación e independencia de variables se utilizó el software Statistica® v10.0 StatSoft Inc., tras su almacenamiento en una hoja de cálculo Microsoft®Excel®2008 v12. Para la referenciación geográfica de datos y cartografía temática se utilizó GIS ArcView 3.2®ESRI en capas y ortofotografías del PNOA proporcionadas por el servicio de cartografía digital (ITACYL) de la Junta de Castilla y León, georreferenciadas en datum ETRS89.

## RESULTADOS

---

### Poblaciones de náyades

En las 128 parcelas de recuento visual que se realizaron entre 2001 y 2005 se localizaron con exclusividad individuos adultos, con tallas entre 47 y 110,5 mm. La talla mediana de los náyades vivos medidos ( $n = 962$ ) resultó 90,8 mm (SD: 7,28 mm, CV: 8%); es decir, se trata de individuos adultos o seniles y de generaciones muy próximas en el tiempo ya que sus tallas son similares (Fig. 3) con pirámides demográficas unimodales y muy asimétricas. Apenas el 0,4% de la población presenta una talla inferior a 65 mm, lo que muestra un balance demográfico muy desequilibrado durante varias décadas en el que más del 96 % de los ejemplares son adultos seniles (tallas en el rango 80-110 mm).

Además, se encontraron por las orillas y bancos de gravas conchas de otros 647 ejemplares con buen estado de conservación para poder usados en tareas de biometría. En este caso se encontró el mismo patrón de tallas con predominancia de ejemplares adultos (mediana: 82,8 mm, SD: 9,8 mm, CV: 11,7%) y con una pirámide poblacional unimodal asimétrica. Se recogieron 35 conchas en el intervalo 110-120 mm y otras 3 conchas en el intervalo 120-130 mm; todas en el cauce medio (tramos N3 y N4). Asimismo en el tramo N4 se encontraron 5 conchas pertenecientes al intervalo 50-60 mm. La Fig. 3 muestra las pirámides de tallas para las náyades del sondeo y las conchas depositadas en las orillas por las riadas. Los test de independencia mostraron que no existen diferencias entre ambos grupos de datos (vivas vs. conchas,  $t$ -test:  $P>0,2$  en todos los casos) en ningún tramo.

### Mortandad por riadas

En el otoño de 2006 una prolongada temporada de lluvias en el NO de Zamora produjo niveles inusualmente elevados de caudal en todos los ríos, que se mantuvieron durante más de 5 semanas (Fig. 4). En la noche del 25.10.2006 se produjo una excepcional precipitación torrencial que produjo rápidamente una punta de avenida de caudal clasificada como extraordinaria en más de 100 años. La cuenca media del Negro fue especialmente afectada con caudal instantáneo máximo,  $Q_i$ : 422 m<sup>3</sup>/s, aunque pudo ser superado el nivel de medida en la estación RN (Morales, obs. pers.). Entre las 05:20 y las 15:30 GMT del día 25 el caudal de avenida ( $Q_i>200$  m<sup>3</sup>/s) evacuó el 4.92% del volumen que circuló durante el año 2006 por la estación NR, con varias puntas extraordinarias ( $Q_i>300$  m<sup>3</sup>/s) en las que circuló más del 2% del caudal anual en apenas unas horas Tabla 1). Los caudales  $Q>200$  m<sup>3</sup>/s fueron mantenidos durante 10 horas, y  $Q>300$  m<sup>3</sup>/s durante 4-5 horas. Esto supuso en 24 h el 12.8% del caudal anual. En la segunda quincena de octubre circuló el 20,3% de la aportación anual de 2006 (Fig. 4).

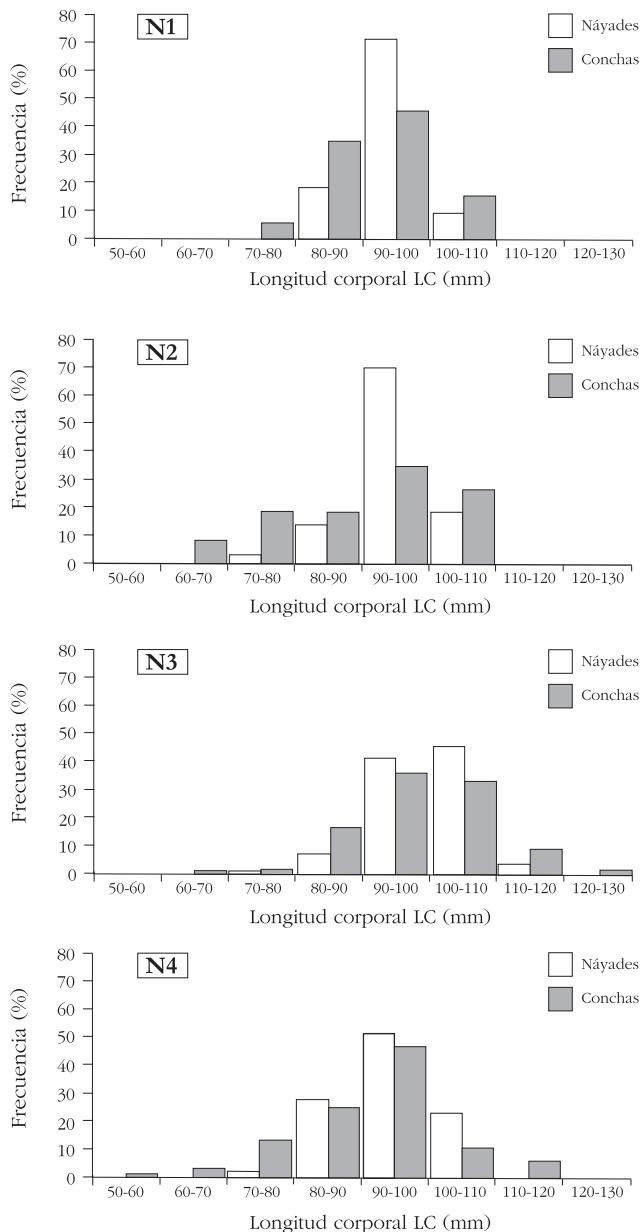


Fig. 3.- Relación de tallas encontradas en las náyades muertas (conchas) tras la riada de octubre de 2006 con referencia al sondeo de náyades de 2001-05 en los mismos tramos.

Fig. 3.- Relationship between shell size in dead mussels (conchas) after the major flood of October 2006 and live specimens with reference to the survey data for 2001-05.

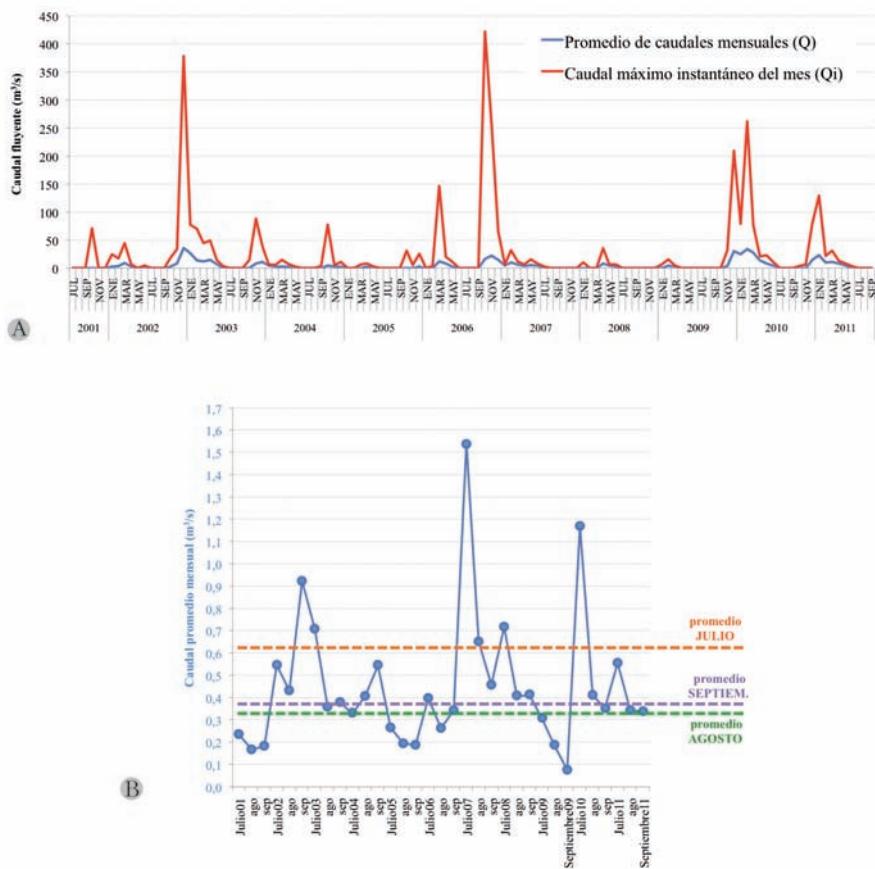


Fig. 4.- Serie histórica de datos de caudal en la estación RN a lo largo de toda la serie temporal disponible ( $n = 123$  meses). A) Se muestra las medias aritméticas mensuales (Q) y los máximos instantáneos (Qi) mensuales. B) Datos de caudal de estiaje (color azul) para los meses de julio, agosto y septiembre ( $n = 43$  meses), con promedios (líneas discontinuas) mensuales.

Fig. 4.- Official flow data for the Negro along the entire time series available ( $n = 123$  months). A) Monthly arithmetic means (Q) and monthly instantaneous maximum (Qi) are shown. B) Summer minimum flow data (blue), with monthly mean (dashed lines) for July, August and September ( $n = 3$  months).

Tras dicha riada se localizaron 473 animales recién muertos junto con valvas viejas o fragmentos sueltos de otros 186 individuos (Tabla 3). Entre 2003 y 2005 se habían retirado de las orillas conchas de 306 ejemplares (Tabla 3) que fueron depositados en tres inviernos consecutivos sin riadas excepcionales. Lo que supone una tasa de mortalidad natural, en los tramos ocupados, aproximada de 6,4 náyades/año/km en inviernos sin riadas. También se localizaron 206 náyades vivas desplazadas del cauce principal y que fueron rescatadas y reubicadas en el río en lugares favorables. La mayoría pertenecen al tramo N4-L (89%),

donde asimismo se encontraron gran cantidad de conchas (Tabla 2). Los puntos con heterogeneidad de tamaños de sustrato perdieron menor cantidad de náyades frente a zonas con sustratos finos (Fig. 5A y 5B). Frente a esto los cambios más drásticos se encontraron en ubicaciones con litología gruesa y roca madre (-84% de ejemplares, Fig. 5C) donde incluso había alisos y sauces arrancados o tumbados, y zonas que perdieron parcialmente su cubierta de vegetación acuática y de orilla del cauce (Morales, obs. pers.).

A lo largo del curso del Negro se han encontrado diferencias entre la tasa de mortalidad natural que causan las riadas invernales. En los tramos más altos (pendiente 1,3 – 0,4%) la mortalidad fue muy acusada, afectando alrededor del

Tramo	Sondeo de población 2004 <sup>1</sup>				Conchas en las orillas 2003-2005			(m)
	Longitud transecto (m)	Superficie (m <sup>2</sup> )	Náyades (No. parcelas)	Densidad (en 100 m <sup>2</sup> )	Conchas llenas	Conchas y valvas (No. transectos)	Longitud de transecto (m)	
N1	358	4.713	292 (6)	0,12–34	7	15 (2)	769	5,1
N2	320	2.165	309 (8)	1,00–106	79	34 (1)	436	11,0
N3-A	2.059	11.456	273 (21)	0,08–58	55	41 (4)	1.217	15,0
N3-P	2.066	14.028	508 (16)	0,03–64	31	19 (2)	317	3,8
N4-M	188	1.499	37 (4)	0,35–6	14	57 (2)	449	*
N4-L	542	5.078	426 (12)	0,24–51	59	146 (4)	435	34,2
N4-C	19	266	114 (1)	43	61	161 (3)	1.649	*

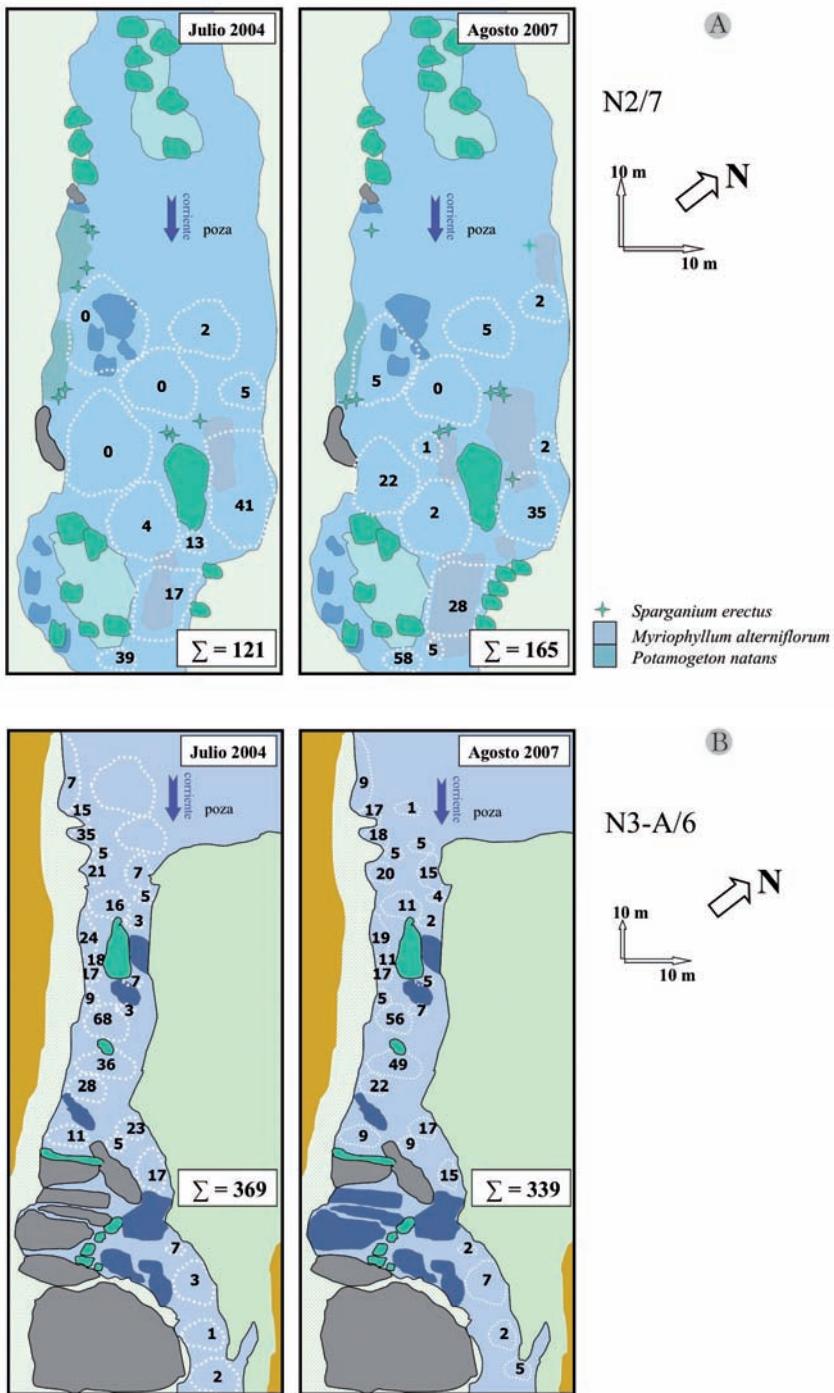
Tabla 2.- Resultados del sondeo de población de *M. margaritifera* en 2004, conchas en las orillas encontradas tras las aguas altas invernales de 2003 a 2005, y mortalidad de náyades (conchas llenas) tras la riada de octubre de 2006. (<sup>1</sup>Objetivo A1 LIFE03/NAT/E/000051, \*datos incompletos).

Table 2.- Results of the survey on the *M. margaritifera* population in 2004, empty shells found after the winter floods in 2003-05, and number of dead mussels (shells filled) after the October major flood in 2006. (<sup>1</sup>Objetivo A1 LIFE03/NAT/E/000051, \* incomplete data).

Tramos	RIADA 2002		RIADA 2006	
	Conchas	Náyades	Conchas	Náyades
N1	23		20	0
N2	146		54	10
N3	179		121	7
N4	4*		464	189
Total	352		659	206

Tabla 3.- Conchas y náyades rescatadas encontradas tras las riadas episódicas en los cuatro tramos con poblaciones.

Table 3. Shells and rescue pearl mussels found after major floods in the four stretches with populations.



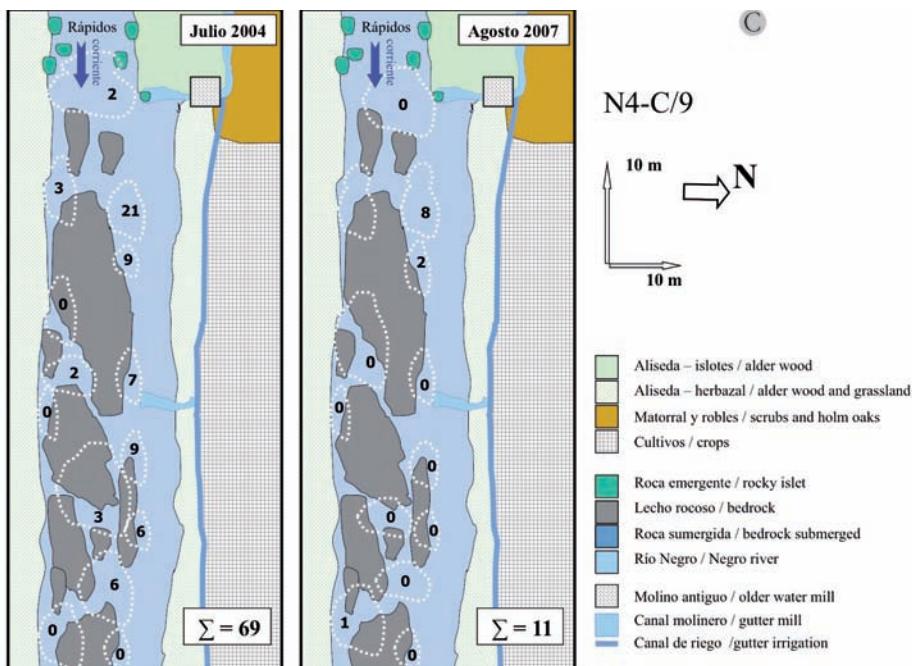


Fig. 5.- Cambios detectados en los agregados de náyades (línea discontinua, Σ: cantidad náyades) tras la riada de octubre de 2006 en tres parcelas de diferente tipología (A) poza con litología fina, B) rápido con heterogeneidad litológica, y C) rápido con predominancia de rocas). Se indica el código de la parcela en el relación con el tramo de la Tabla 3, la dirección de la corriente, la orientación geográfica y la escala vertical y horizontal de los esquemas.

Fig. 5.- Changes detected (July 2004 vs. August 2007) in pearl mussel aggregates (dashed line, Σ: specimens) after the flood in October 2006 at three sampled plots of different typologies (A) pool with sands, B) heterogeneous riffle and C) riffle with rocks). The code of the plot with respect to the stretch (Table 3) is indicated; we also show the direction of the flow, geographic orientation and different vertical and horizontal scale of the schemes.

63% de la población (Tabla 2). En el curso medio (pendiente 0,5–0,3%) la mortalidad encontrada es de alrededor del 9%, y en la parte más baja de la cuenca (pendiente 0,7%) esta mortalidad natural en 2006 afectó alrededor del 5% de la población. La avenida catastrófica afectó en mayor medida a la parte alta, ya que en los tramos medios el número de conchas encontradas fue similar al localizado en los inviernos sin avenidas extraordinarias (Tabla 2). El test de correlación *R* de Spearman no mostró diferencias significativas en la comparación conchas vs. densidad, ni tampoco con la talla. Sin embargo los resultados fueron significativos (*R*: 0,78, *P*<0,05) en la comparación conchas vs. pendiente del tramo. Con referencia al censo de 2005 las pérdidas en la avenida de 2006 suponen el 30–37,7 % del total de la población (Tabla 2), con una tasa de mortalidad natural de 41,2 náyades/año/km; lo que supone agravar el efecto 6,4 veces con respecto a un invierno habitual.

### Distribución espacial de los agregados

El agregado denominado N2/7 (tramo N2 en Fig. 1, agregado nº 7) presentó en 2004 la mayor densidad encontrada en todo el río ( $d: 1,65$  individuos/ $m^2$ ), mientras que el N3-A/6 representó la única con más de 300 ejemplares. El N4-C/9 fue uno de los encontrados a mayor altitud (905 m). Estos tres puntos de muestreo se les prestó una especial atención debido a su cantidad de ejemplares y a representar tres tipologías muy diferentes del lecho (Fig. 5). Tras el paso de este caudal de octubre de 2006 muy superior al habitual de aguas altas (Fig. 4) los cambios encontrados fueron intensos, pero no siempre negativos. Se detectaron cambios en la densidad local de agregados, con ubicaciones en las que se perdieron y se ganaron náyades, así como se detectaron diferencias en la morfología del cauce y en la disposición de la vegetación acuática (Fig. 5).

Los mayores cambios se encontraron más cerca de cabecera, en ubicaciones de fuerte pendiente y sustrato muy rocoso (Fig. 5). En la parcela N2/7 se produjo un incremento del 36% en los ejemplares ubicados en 58 m de cauce (Fig. 5A). Sin cambios estadísticamente significativos ( $t$ -test:  $t = 0,22$ ,  $gl = 20$ ,  $P > 0,8$ ), pero con reparto muy diferente de los ejemplares por el lecho. En la parcela N3-A/6 la reducción de efectivos fue del 8%, a lo largo de 95 m de orilla (Fig. 5B); se trata de un agregado numéricamente importante y en apariencia bien asentada sin cambios estadísticamente significativos ( $t = 0,56$ ,  $gl = 52$ ,  $P > 0,5$ ). Por el contrario en N4-C/9 se habían censado 69 náyades a lo largo de 69 m, ubicados fundamentalmente en la orilla izquierda (Fig. 5C). Tras la avenida fueron localizados 11 ejemplares (reducción del 84%). El test de independencia de muestras mostró diferencias significativas entre ambos grupos de datos (antes vs. tras riada:  $t = 2,37$ ,  $gl = 25$ ,  $P < 0,02$ ).

### Mortandad por sequía

Durante el verano de 2009 se produjo una excepcional situación de sequía como consecuencia de la climatología muy seca, que se hizo más acuciada en el tramo N1. Simultáneamente las obras en la presa del molino de Peque y el nulo caudal de aportación al cauce principal en ese mismo punto del mayor tributario, el río Fontirín (Fig. 1) agravaron el problema. En la Fig. 2B se muestran los datos de caudal de estiaje disponibles, siendo el dato registrado en septiembre de 2009 el menor ( $Q_{sep09}: 0,075\ m^3/s$ ); con valores muy inferiores al promedio para este mes ( $Q_{sep}: 0,382\ m^3/s$ ) y con datos instantáneos mínimos al límite de la medición ( $Q_i < 0,007\ m^3/s$ ). Durante el recorrido para localizar náyades varadas y recolocarlas en ubicaciones favorables próximas, se detectó un hecho relevante que no había sido detectado en veranos anteriores, la predación no selectiva por el jabalí *Sus scrofa* L., 1758. En tres de las siete parcelas muestreadas en N1 se localizaron náyades muertas, y en total este evento negativo afectó al menos a 95 náyades, el 37% de los censados (datos completos en Morales *et al.*, 2011).

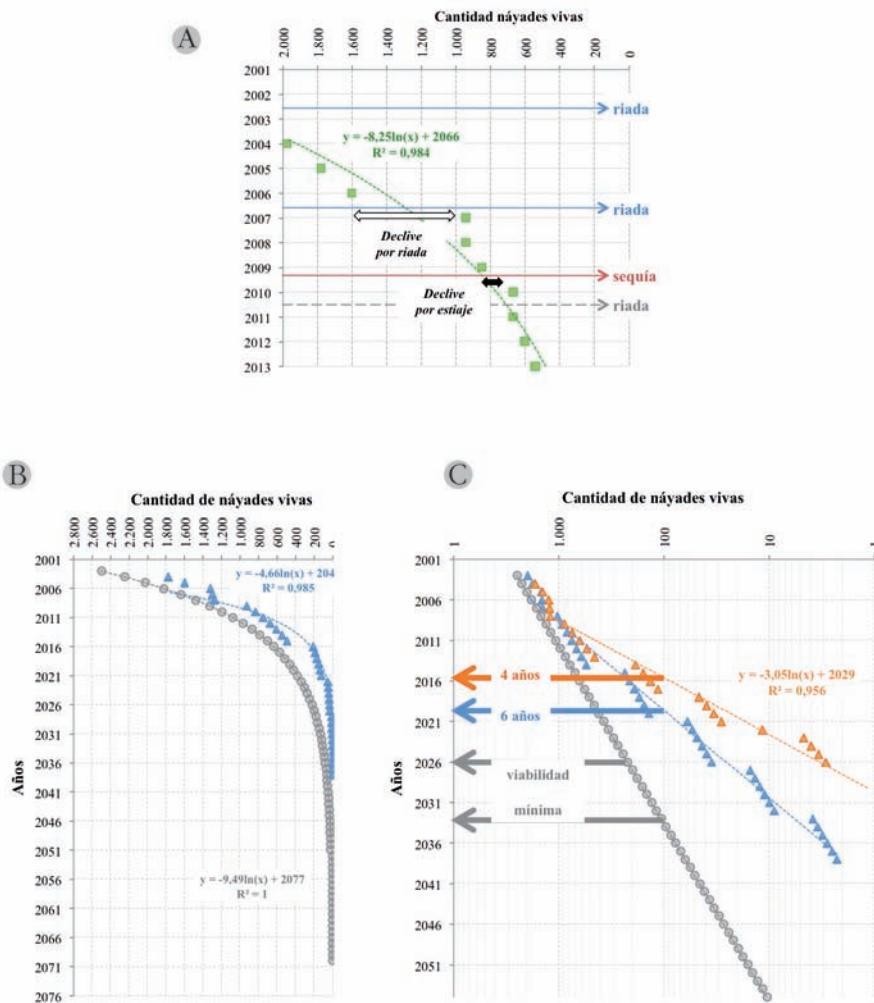


Fig. 6.- Modelos teóricos de evolución del tamaño de población de *M. margaritifera* en el río Negro y sus hitos de extinción. A) Valores medidas en el seguimiento de los eventos catastróficos sobre la población del censo de 2005 (verde). B) Comparación del modelo de agotamiento poblacional por senescencia (gris) y por efecto de los eventos climáticos extremos en recurrencia de 6 años (azul) en el total de la población. C) Modelos anteriores frente a una periodicidad de eventos catastróficos de 4 años (naranja) (escala horizontal logarítmica) con indicación del punto teórico de viabilidad mínima de la población.

Fig. 6.- Theoretical regression models of the evolution of *M. margaritifera* population size in the Negro River and its extinction landmarks. A) Measured values on monitoring catastrophic events on the 2005 census (green). B) Comparison of the model of population depletion by senescence (grey) and synergistic effect with extreme weather events with a periodicity of 6 years (blue). C) Previous models against a periodicity of 4 years (orange) (logarithmic horizontal scale) indicating the theoretical minimum size population of viability.

### Modelos de dinámica poblacional

Los datos de recogida de conchas tras las aguas altas ordinarias en el periodo 2003-05 (Tabla 2) indican una pérdida promedio de casi el 10% de los ejemplares anualmente. Las conchas que aparecen en años hidrológicamente ordinarios reflejan la mortandad tanto de crecidas y sequías como de otras causas (naturales como la senectud y otras por factores impredecibles como el pisoteo, aterramiento, etc.). La diferencia con la registrada tras fenómenos extraordinarios como los del 2006 y 2009 son indicativos de la contribución del cambio climático al declive poblacional. Mediante modelos de regresión simple utilizando la evolución del tamaño de población inferido tras las bajas producidas como variable predictora se encontraron relaciones logísticas negativas significativas ( $r^2 > 95\%$  en todos los casos) con el tiempo de supervivencia de la población (Fig. 6). Además de esta mortalidad de fondo, las riadas extraordinarias de 2002 y 2006 produjeron la pérdida del 47,7% de los efectivos, y la sequía extraordinaria de 2009 un 37% adicional (Fig. 6A). Al introducir en el modelo de predicción de extinción la acción negativa de los eventos climáticos catastróficos con periodicidad de 6 y 4 años (Fig. 6B y 6C) se comprobó cómo hay una reducción sensible (restando 26 y 14 años teóricos, respectivamente) del tiempo de viabilidad de esta metapoblación relictiva frente al agotamiento poblacional por senescencia total teórica hasta 2077.

---

## DISCUSIÓN

---

### Incidencia de los eventos climáticos catastróficos

Las avenidas ordinarias forman parte de la dinámica natural de los cauces con náyades y su importancia debe ser cuantificado y monitorizado mediante modelos conjuntos con su biología reproductiva (Tucker, 1996; Hastie *et al.*, 2001, 2003a, Morales *et al.*, 2006). Su efecto desorganizador del lecho del río y de movimiento de las náyades peor emplazadas está integrado dentro de la dinámica de población de las especies a través de su longevidad y al efecto de nueva colonización de tramos aguas abajo. Por lo que la recolonización aguas arriba de las fases post-larvarias transportadas por los hospedadores es una parte importante en la dinámica poblacional de bivalvos típicos de cauces con predominio de granulometrías gruesas (Tucker, 1996; Haag & Warren, 1998). Las riadas producen movimientos de náyades y mortandades locales de hospedadores que pueden ser importantes para poblaciones amenazadas por otras causas (Hastie *et al.*, 2001). Pueden suponer la ocupación de nuevos asentamientos favorables (Young & Williams, 1983) e incluso seleccionan tramos en los que se asientan diferentes especies de forma alopátrica en grandes ríos (Vannote & Minshall, 1982; Di Maio & Corkum, 1995). Por el contrario en ríos

mediterráneos suponen un elevado riesgo de ser trasportados a zonas en las que mueren varadas en el verano siguiente, lo cual se ha comprobado en el río Negro durante más de una década de estudio.

El micro hábitat epibentónico es removido y alterado de forma diferencial en cada tramo como resultado del poder de arrastre que desarrolla el caudal, y esta energía es en parte compensada por la rugosidad del cauce y la oposición de la vegetación leñosa. De esta forma la alisada de orillas e islas y la heterogeneidad litológica reducen el daño sobre los agregados (Haag & Warren, 1998; Hastie *et al.*, 2001). Los adultos son más estables entre las gravas del río que los individuos jóvenes, de manera que el impacto de las riadas sobre ellos es menor (Hastie *et al.*, 2001). Así, las náyades menores o menos estables en el cauce, siempre que sobrevivan a la riada, sufren arrastres pasivos a largas distancias, de forma más intensa que la dispersión que realizan sus hospedadores (Kat, 1982; Tucker, 1996; Österling *et al.*, 2008) llegando a lugares no aptos para su supervivencia. La alteración de gravas y gravillas puede representar el desalojo de las náyades más pequeñas y/o la pérdida de freza de truchas, de forma que las riadas agravarían la falta de reclutamiento por dos vías. Aumentando el declive local de ambas especies y disponiendo las náyades fuera de tramos donde los alevines pasan el estiaje, la época reproductora de las náyades en el Negro (Morales, com. per.).

Relacionado con las precipitaciones intensas de verano se produce la sedimentación de inertes (arcillas y limos) sobre el lecho tras las tormentas, y que transforma el micro hábitat epibentónico (Geist & Auerswald, 2007; Österling *et al.*, 2008) afectando de forma negativa a la tasa de reclutamiento de las náyades y al éxito reproductivo de sus hospedadores; en intensidad aún por determinar en el río Negro (Morales *et al.*, 2007). La diferente sensibilidad de las especies al contenido de sedimentos en suspensión y a la duración de estos procesos de “siltation” es otra causa de desequilibrio en la estructura poblacional comprobada (Sethi *et al.*, 2004). Siendo *M. margaritifera* especialmente sensible tanto por mortalidad de juveniles (Geist & Auerswald, 2007; Bolland *et al.*, 2010) como por aborto del proceso de gloquidiosis en los adultos (Morales *et al.*, 2007).

### Cambios en la estructura de la población

Las riadas episódicas provocan la dispersión de ejemplares adultos no siempre de forma catastrófica, pero en los tramos de mayor virulencia de la corriente hay remoción de individuos que son arrojados fuera del cauce ordinario. Por su parte, el aislamiento de ejemplares en charcos durante las sequías extremas conlleva la pérdida directa de reproductores, y secundariamente por efecto de la predación por oportunistas tróficos (Morales & Lizana, 2011).

En el caso de estudio las principales riadas se han producido durante las épocas reproductoras de las truchas, de manera que su efecto negativo es multipli-

cativo amentando tanto el declive poblacional de la especie como de su hospedador. Además, la pérdida de parte de la población de alevines hospedadores durante las sequías incrementa el riesgo de extinción ya que reduce la tasa de enquistamiento de larvas. Siendo éste el aspecto más importante del declive actual documentado en otros ríos (Geist *et al.*, 2007; Outeiro *et al.*, 2008; Österling *et al.*, 2008).

Los censos periódicos, además de cuantificar los ejemplares y detectar la estructura poblacional (Outeiro *et al.*, 2008), son capaces de detectar las ubicaciones más estables en el lecho del cauce (Di Maio & Corkum, 1995; Vaughn & Hakenkamp, 2001) y los tramos de máxima optimización de potencial recolonización (Bolland *et al.*, 2010) que deben ser receptores de las translocaciones de rescate. Es por lo tanto la incertidumbre que introduce la variación climática interanual (episodios más variables y de máximos y mínimos más drásticos) una nueva causa de declive poblacional de *M. margaritifera* en el río Negro, ya comprobada en otras poblaciones más septentrionales (Hastie *et al.*, 2003b).

### Implicaciones para la conservación de la especie en la cuenca del Duero

Aunque tras el paso de la mayor avenida de los últimos 100 años del río Negro la mayoría de los adultos sobrevivieron no es posible prever su futuro a medio-largo plazo, ya que los eventos estocásticos ayudan significativamente a que se acelere el declive poblacional debido a la acumulación de efectos negativos locales en estos agregados con densidades entre 100 y 350 veces más bajas que las descritas en las mejores poblaciones (Ziuganov *et al.*, 1994; Hastie *et al.*, 2000; Lois *et al.*, 2013; Cosgrove *et al.*, 2014). De hecho, la simple deriva a una tasa constante del 10% adultos/año de una población con tan pocos efectivos y sin reclutamiento de juveniles es predecible en un corto plazo. Partiendo de un contingente máximo en 2005 de 2.500 ejemplares (Morales, 2007) la extinción teórica (Fig. 6B y 6C) por senescencia podría ser a más tardar para el año 2077, aunque sus adultos son muy longevos (mediana: 91 mm en el río Negro, unos 60-63 años según San Miguel *et al.*, 2004).

Sin embargo, la función matemática teórica pierde su sentido en las poblaciones biológicas por debajo de un número en el que no hay posibilidad de reproducción. Es un hecho esperable, aunque no cuantificado actualmente con el conocimiento que tenemos sobre la especie, que la población alcance pronto este tamaño de viabilidad mínima. Situando ese valor mínimo en 100-200 ejemplares (número tomado sin comprobaciones empíricas) la extinción funcional de la población se produciría mucho antes, hacia 2025-2032 (Fig. 6C). Suponiendo una incidencia negativa repetida de la misma intensidad del resto de factores negativos, en especial de las fuertes tormentas de verano que resultan en la pérdida de la producción de gloquidios (Morales *et al.*, 2007), y una recurrencia de 6 años en riadas y sequías extremas la extinción se adelantaría hasta 2018-2021 (Fig. 6C).

Por otro lado, analizando la serie de datos completa de la estación de aforos RN (Fig. 4A) comprobamos como después de 2009 se han producido al menos otras dos riadas extraordinarias cuyos caudales punta superiores a 100–150 m<sup>3</sup>/s (de 6 a 10 veces el promedio mensual de aguas altas) con efecto desconocido por nosotros. Asumiendo entonces que la periodicidad crítica de los eventos catastróficos puede ser en la dinámica actual de tan solo 4 años los modelos establecen la extinción teórica funcional para 2015–2016 (Fig. 6C). Por lo tanto indican que el nivel demográfico de *M. margaritifera* en la actualidad (año 2014) está completamente al límite teórico de la viabilidad. En este sentido la frecuencia con la que se producen riadas marca el tiempo disponible para implementar medidas activas de conservación antes de perder todos los adultos fértiles disponibles.

### Conclusiones

Tras algunas décadas sin reclutamiento la población de náyades del río Negro se encuentra al límite de su supervivencia. Las obras de mantenimiento del biotopo que crean y mejoran zonas de lechos adecuados para los agregados y para la freza de las truchas son medidas “in situ” necesarias, y deben implementarse en todo el cauce medio. Por otro lado, son necesarias acciones de seguimiento científico de los agregados ya que cada ejemplar posee un elevado valor y su rescate tras una riada o sequía y posterior agrupación en lugares favorables aumentaría la posibilidad reproductiva, tal y como se señalaba en el Plan de Acción (Morales *et al.*, 2005).

Por último parece imprescindible afrontar de manera inmediata un programa intensivo de propagación anual de la especie por los mejores tramos mediante infestación masiva de alevines de trucha, y simultáneamente implementar un sistema de cría en cautividad de juveniles en instalaciones tecnificadas que permitan su liberación con edad superior a 4-5 años, y que aumente su probabilidad de supervivencia en las zonas restauradas. El refuerzo poblacional de juveniles producidos con estas técnicas es la única solución para evitar la extinción inminente ya que sin reclutamiento de forma natural en el río no existe viabilidad para esta metapoblación.

---

### AGRADECIMIENTOS

Los datos entre 2004 y 2006 fueron parcialmente obtenidos durante las acciones A1 y A2 del proyecto LIFE-Náyade (LIFE03/NAT/E/000051) de la Junta de Castilla y León. Gracias al personal de la “Dirección General del Medio Natural” en Valladolid y del “Servicio Territorial de Medio Ambiente” en Zamora por su apoyo en numerosos aspectos del trabajo. Mr. N. S.D. Skinner revisó el inglés

del manuscrito. Los datos pluviométricos fueron obtenidos de estaciones la red oficial de datos climáticos (AEMET, Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente). Los datos de caudal pertenecen a la estación de aforos de Sta. Eulalia del Río Negro a través del Anuario de Aforos del Centro de Estudios Hidrográficos (CEDEX, <http://hercules.cedex.es/anuarioaforos/afo/>).

## BIBLIOGRAFÍA

---

- Araujo, R. 2008. *Margaritifera margaritifera* (Linnaeus, 1758). En: *Atlas de los invertebrados amenazados de España (Especies en peligro crítico y en peligro)*. J.R. Verdú, E. Galante (Eds.): 246-253. Dirección General de Medio Natural y Política Forestal, Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino. Madrid.
- Araujo, R., Ramos, M.A. 2001. *Action Plan for Margaritifera margaritifera*. Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats (Bern Convention). *Nat. Environ.* 117: 29- 66.
- Bauer, G. 1986. The status of the Freshwater Pearl Mussel *Margaritifera margaritifera* L. in the South of its European Range. *Biol. Conserv.* 38: 1-9.
- Bolland, J.D., Bracken, L.J., Martin, R., Lucas, M.C. 2010. A protocol for stocking hatchery reared freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera*. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 20: 695-704. DOI: 10.1002/aqc.1139.
- Cosgrove, P.J., Shields, D.M., Cosgrove, C.F., Farquhar, J.E., Jarrett, D.H., Jancke, S., Mitchell, A.R., Moggach, R.M. 2014. Population size, structure and distribution of an unexploited freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* (L.) population in Scotland. *J. Conchology* 41(5): 541-552.
- Di Maio, J., Corkum, L.D. 1995. Relationship between the spatial distribution of freshwater mussels (Bivalvia: Unionidae) and the hydrological variability of rivers. *Can. J. Zool.* 73: 663-671. DOI: 10.1139/z95-078.
- Geist, J. 2010. Strategies for the conservation of endangered freshwater pearl mussels (*Margaritifera margaritifera* L.): a synthesis of Conservation Genetics and Ecology. *Hydrobiol.* 644: 69-88. DOI 10.1007/s10750-010-0190-2.
- Geist, J., Porkka, M., Kuehn, R. 2006. The status of host fish populations and fish species richness in European freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) streams. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 16(3): 251-266. DOI: 10.1002/aqc.721.
- Geist, J., Auerswald, K. 2007. Physicochemical stream bed characteristics and recruitment of the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*). *Freshw. Biol.* 52(12): 2299-2316. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2007.01812.x.
- Gordon, N.D., McMahon, T.A., Finlayson, B.L., Gippel, C.J., Nathan R.J. 2004. *Stream ecology: An introduction for ecologists*. Wiley. Chichester (UK).

- Haag, W.R., Warren J.R., M.L. 1998. Role of ecological factors and reproductive strategies in structuring freshwater communities. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55: 297-306. DOI: 10.1139/f97-210.
- Hastie, L.C., Boon, P.J., Young, M.R. 2000. Physical microhabitat requirements of freshwater pearl mussel, *Margaritifera margaritifera* (L.). *Hydrobiol.* 429: 59-71. DOI 10.1023/A:1004068412666.
- Hastie, L.C., Boon, P.J., Young, M.R., Way, S. 2001. The effects of a major flood on an endangered freshwater mussel population. *Biol. Conserv.* 98: 107-115. DOI: 10.1016/S0006-3207(00)00152-X.
- Hastie, L.C., Cooksley, S.L., Scougall, F., Young, M.R., Boon, P., Gaywood, M.J. 2003a. Characterization of freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) riverine habitat using River Habitat Survey data. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 13: 213-224. DOI: 10.1002/aqc.560.
- Hastie, L.C., Cosgrove, P.J., Ellis, N., Gaywood, M.J., Martin J. 2003b. The threat of climate change to freshwater pearl mussel populations. *Ambio* 32(1): 40-46. DOI: 10.1579/0044-7447-32.1.40.
- Kat, W. 1982. Effects of population density and substratum type on growth and migration of *Elliptio complanata* (Bivalvia: Unionidae). *Malacol. Rev.* 15: 119-127.
- Lara, F., Garilleti, F., Calleja, J.A. 2004. *La vegetación de ribera de la mitad norte española*. Centro de Estudios de Técnicas Aplicadas – CEDEX Ministerios de Fomento y de Medio Ambiente. Madrid.(Monografía M-81).
- LIFE-Náyade. [Projet Report en Internet]. 2007. [Consulta agosto 2014]. Disponible en: [http://www.jcyl.es/scsiau/Satellite/up/ds/MedioAmbiente/pdf/648/849/Documento%20divulgativo\\_%20LIFE%20Náyade.pdf](http://www.jcyl.es/scsiau/Satellite/up/ds/MedioAmbiente/pdf/648/849/Documento%20divulgativo_%20LIFE%20Náyade.pdf).
- Lois, S., Ondina, P., Outeiro, A., Amaro, R., San Miguel, E. 2013. The north-west of the Iberian Peninsula is crucial for conservation of *Margaritifera margaritifera* (L.) in Europe. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 24(1): 35-47. DOI: 10.1002/aqc.2352.
- Morales, J.J., Negro, A.I., Lizana, M., Martínez, A., Palacios, J. 2004. Preliminary study of the endangered populations of pearl mussel *Margaritifera margaritifera* (L.) in the River Tera (Northwest Spain): habitat analysis and bases for their management. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 14: 587-596. DOI: 10.1002/aqc.624.
- Morales, J.J., Araujo, R., Santos, P. (Coords.) 2005. Plan de Acción de *Margaritifera margaritifera* en Castilla y León. Informe Inédito. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Castilla y León. Disponible en: [http://ec.europa.eu/environment/life/project/Projects/index.cfm?fuseaction:home.showFile&rep:file&fil:NAYADE\\_Plan\\_Acción.pdf](http://ec.europa.eu/environment/life/project/Projects/index.cfm?fuseaction:home.showFile&rep:file&fil:NAYADE_Plan_Acción.pdf). [Consulta agosto 2014].
- Morales, J.J. (Coord.). 2007. Apuntes al estado de conservación de las poblaciones ibéricas de *Margaritifera margaritifera* Linnaeus, 1758 (Bivalvia, Unionoida). *Infonayade* 7: 34-40. Disponible en: <http://ec.europa.eu/environment/life/project/>. [Consulta agosto 2014].

- Morales, J.J., Santos, P. Peñín E., Palacios J. 2007. Incidencia negativa de los incendios sobre una población de la náyade *Margaritifera margaritifera* L. (Bivalvia; Unionoidea) en el río Negro (Zamora). *Ecología* 21: 91-106.
- Morales, J.J., Peñín E., Lizana, M. 2011. Depredación ocasional de *Sus scrofa* L. sobre una metapoblación relictica de *Margaritifera margaritifera* L. (Bivalvia: Mollusca) en el río Negro (NO de España). *Galemys* 23: 49-54.
- Morales, J.J., Lizana, M. 2012. Rescate de una población de *Margaritifera margaritifera* L. (Bivalvia: Margaritiferidae), previo al llenado del embalse de Iruéña (río Águeda, Salamanca). Lecciones aprendidas a posteriori. *Ecología* 24: 45-60.
- Morales, Y., Weber, L.J., Myntt, A.E., Newton, T.J. 2006. Mussel dynamics model: A hydroinformatics tool for analyzing the effects of different stressors on the dynamics of freshwater mussel communities. *Ecol. Modell.* 197: 448-460. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2006.03.018.
- Österling, E.M., Greenberg, L.A., Arvidsson, B.L. 2008. Relationship of biotic and abiotic factors to recruitment patterns in *Margaritifera margaritifera*. *Biol. Conserv.* 141(5): 1365-1370. DOI: 10.1016/j.biocon.2008.03.004.
- Outeiro, A., Ondina, P., Fernández, C., Amaro, R., San Miguel, E. 2008. Population density and age structure of the freshwater pearl mussel, *Margaritifera margaritifera*, in two Iberian rivers. *Freshw. Biol.* 53(3): 485-496. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2007.01913.x.
- Platts, W.S., Megahan, W.F., Minshall, G.W. 1983. *Methods for evaluating stream, riparian and biotic conditions*. Intermountain Forest and Range Experiments Station. Ogden. (General Technical Report INT-134).
- San Miguel, E., Monserrat, S., Fernández, C., Amaro, R., Hermida, M., Ondina, P., Altaba, C.R. 2004. Growth models and longevity of freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) in Spain. *Can. J. Zool.* 82: 1370-1379. DOI: 10.1139/Z04-113.
- Sethi, S., Selle, A., Doyle M., Stanley E., Kitchel, H. 2004. Response of unionid mussels to dam removal in Koshkonong Creek, Wisconsin (USA). *Hydrobiol.* 525: 157-165. DOI 10.1023/B:HYDR.0000038862.63229.56.
- Sousa, R., Amorim, A., Sobral, C., Froufe, E., Varandas, S., Teixeira, A., Lopes-Lima, M. 2013. Ecological Status of a *Margaritifera margaritifera* (Linnaeus, 1758) Population at the Southern Edge of its Distribution (River Paiva, Portugal). *Environ. Manag.* 52: 1230-1238. DOI 10.1007/s00267-013-0117-6.
- Spooner, D.E., Vaughn, C. 2006. Context-dependent effects of freshwater mussels on stream benthic communities. *Fresh. Biol.* 51: 1016-1024. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2006.01547.x.
- Tucker, J.K. 1996. Post-flood strandings of Unionid mussels. *J. Fresh. Ecol.* 11(4): 433-438.
- Vannote, R.L., Minshall, G.W. 1982. Fluvial processes and local lithology controlling abundance, structure, and composition of mussel beds. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 79(13): 4103-4107.

- Varandas, S., Lopes-Lima, M., Teixeira, A., Hinzmann, M., Reis, J., Cortes, R., Machado, J., Sousa, R. 2013. Ecology of Southern European pearl mussels (*Margaritifera margaritifera*): first record of two new populations on the rivers Terva and Beça (Portugal). *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 23(3): 374-389. DOI: 10.1002/aqc.2321.
- Vaughn, C., Hakenkamp, C.H. 2001. The functional role of burrowing bivalves in freshwater ecosystems. *Fresh. Biol.* 46: 1431-1446. DOI: 10.1046/j.1365-2427.2001.00771.x.
- Young, M., Williams, J.C. 1983. Redistribution and local recolonisation by the freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* (L.). *J. Conchol.* 31: 225-234.
- Young, M., Cosgrove, P.J., Hastie, L.C. 2001. The extent of, and causes for, the decline of a highly threatened naiad: *Margaritifera margaritifera*. En: *Ecology and evolution of the freshwater mussels unionoida*. Bauer, G., Wächtler, W. (Eds.): 337-357. Springer-Verlag. Berlin, Heidelberg. (Ecological studies; 145).
- Ziuganov, V., Zotin, A., Nezlin, L., Tretiakov, V. 1994. *The freshwater pearl mussels and their relationships with salmonid fish*. VNIRO Publishing House. Moscow.



- Fecha de recepción/Date of reception: 22-09-2014  
- Fecha de aceptación/Date of acceptance: 04-11-2014