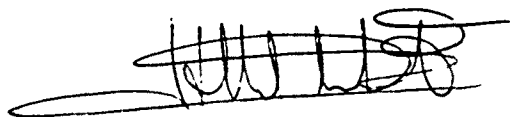


043
UB
MON
est

DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA ANIMAL
CATEDRA DE VERTEBRADOS
FACULTAT DE BIOLOGIA
UNIVERSIDAD DE BARCELONA

Estudio sobre la biología y ecología del tritón pirenaico
Euproctus asper (Dugès, 1852) en la Cerdanya.

Memoria redactada para optar
al grado de Doctor en Ciencias
Biológicas presentada
por el Licenciado D. Alberto
Montori Faura



Barcelona, a

de

Conforme, el Director
Prof. Dr. D. Jacinto Nadal
Puigdefàbregas, Catedrático
de Vertebrados del Dept. de
Biología Animal de la Fac. de
Biología de la Univ. de Barcelona.



de 1988.

R. T.D. 777

Als meus Pares

Agradecimientos:

Al concluir este trabajo cuyo desarrollo ha durado tantos años y que suele suponer el cierre de una etapa profesional que en muchos momentos parece un sinsentido, es grato poder resaltar la ayuda prestada por el gran número de personas que han intervenido directamente o indirectamente en la realización de la presente memoria. La magnitud de este tipo de estudios hace imposible su ejecución sin su concurso. Aún así, en muchos momentos la capacidad de trabajo del infeliz doctorando se ve desbordada, más si se comparte la actividad investigadora con una actividad profesional paralela. Por ello me parece obligado agradecer la ayuda prestada a todos, sin poder evitar caer en el error de olvidar a alguien.

Quiero en primer lugar agradecer a mis padres, que propiciaron mis primeros contactos con la naturaleza, demostraron un decidido respeto por los valores culturales, una inusual amplitud de ideas, y me ofrecieron todo su apoyo moral y material en el desarrollo de mi vocación. Para ellos, todo agradecimiento es poco.

Mencionar particularmente al Dr. Jacint Nadal Puigdefàbregas, director de la presente memoria, por permitirme la realización de este estudio, ofreciéndome en todo momento cualquier ayuda requerida. Su criticismo, siempre a punto, ha ayudado a subsanar errores y perfilar conclusiones.

Muy especialmente quiero mencionar a Gustavo Llorente y Xavier Ruiz, para quienes todo agradecimiento es poco tras diez años de trabajo conjunto. A ellos debo la mayor parte de mi verdadera formación zoológica más allá de las aulas. Su perspicacia, interés y gran espíritu investigador, a veces desde posiciones encontradas han contribuido enormemente en mi formación personal. A ellos me une sin duda un gran vínculo de amistad fruto de una intensa y activa relación personal.

A Lluís Jover, con quien inicié tempranamente el camino por la biología. Su incondicional y desinteresado espíritu de colaboración y su sagacidad biológica han contribuido enormemente en la elaboración de la presente memoria. Supone para mí una gran satisfacción poder contar con una persona de grandes cualidades científicas y personales, y con quien me complacería muchísimo realizar de una vez por todas algún trabajo en un futuro espero no lejano. Quiero expresar aquí el deseo de que la amistad existente fruto de muchos años de estudio conjunto y de intensa relación sirvan de estímulo para acabar lo que parece una tarea siempre interminable.

A Carmelo Llorente y Xavier Santos con quienes he disfrutado y aprendido muchísimo a través de discusiones trófico-ecológicas y metodológicas que en algunos momentos llegaron a extremos casi de locura. A ellos agradecer también su vital colaboración en la elaboración de algunos apartados de esta memoria.



A todos los compañeros de la línea de herpetología que contribuyeron a que en ciertos momentos de la redacción de la presente memoria, pudiera evadirme de ella por completo. Las largas horas de trabajo de campo y laboratorio, las reuniones, los cánticos en matines bajo arcadas con historia, y las sorpresivas lluvias a altas horas de la madrugada, son momentos muy gratificantes y difícilmente olvidables.

A Marc Grau, Juanjo Francesc, Raúl Monferrer y Enric Alonso, infatigables y eficaces, tanto en el campo como en el laboratorio, soportando a veces condiciones de trabajo verdaderamente espartianas. A ellos debo innumerables horas de vivencia mancomunada a muchos niveles, que aunque no lo sospechen le han dado un importante sentido a mi labor docente.

A Jordi Camprubí, que supo desde su magisterio, despertar y encauzar lo que posteriormente sería mi vida profesional. A él le debo sin duda una visión de la biología que difícilmente puede hallarse en un texto.

A Adolfo de Sostoa y Dolors por la ayuda prestada para la realización práctica de algunos apartados de esta memoria.

A Begoña y Marta que mecanografiaron la presente memoria, soportando la árdua tarea de descifrar una letra muchas veces cargada de cansancio.

También quiero agradecer a todos los compañeros de la cátedra que en un momento u otro prestaron su colaboración profesional o humana a lo largo de todos estos años.

A la Dra. Mercè Durfort y a todo el Departamento de Citología, agradecer toda la ayuda prestada, así como sus consejos y opiniones en algunos apartados de esta memoria.

Al Dr. J.Castanet agradecer las opiniones metodológicas aportadas en el apartado de esqueletocronología.

A Jordi Serra la colaboración prestada en el árduo y muchas veces monótono trabajo de campo. Las largas horas compartidas conjuntamente en el campo, bajo el sol, nieve, agua, roca o pendidos de una cuerda, crean vínculos difícilmente olvidables que se extienden más allá de la simple relación profesional.

A Lluís Serra cuyo gran espíritu y conocimiento naturalista le llevó a compartir largas horas de trabajo de campo en pos de la ciencia. A él agradecerle su desinteresada e inestimable colaboración en el trabajo de campo. No quiero olvidar tampoco aquí a la familia Serra que pacientemente soportó mi invasión en ciertos momentos del muestreo inicial.

A mis alumnos y compañeros de docencia, que me han permitido el desarrollo de mi actividad profesional en uno de los campos de mi agrado y de enorme recompensa personal.

A la Cerdanya por cautivarme como lo hizo, y a los tritones que aún sin su consentimiento sufrieron en sus carnes todo el protocolo de trabajo realizado.

A la guardería del Parque del Cadí-Moixeró y al Medi Rural las facilidades dadas para la ejecución práctica de los objetivos planteados.

Por último quiero agradecer a mi esposa Antonia, a quien también debería dedicar esta memoria, el cariño con que ha sabido soportar al compañero abstraído, despistado y a veces irritante que he debido ser durante el largo periodo de redacción de esta memoria. Excusar aquí el gran número de horas robadas a nuestra vida en común y con nuestros hijos, Marta y Xavi, a quienes también debo evidentemente muchísimo. Se que sin el extraordinario apoyo de ella, mi labor no hubiera sido la misma.

INDICE:

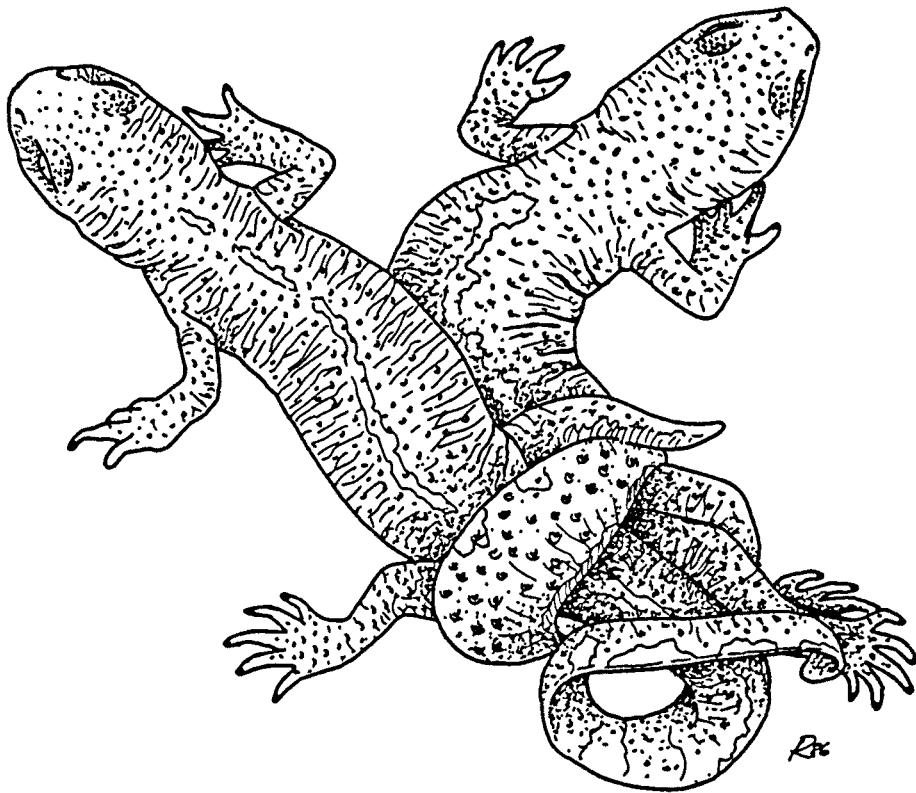
	Página
1	Introducción..... 1
1.1	Antecedentes..... 1
1.2	Objetivos..... 2
1.3	Descripción de la especie..... 4
1.4	Distribución..... 8
1.4.1	Distribución general..... 8
1.4.2	Distribución en la Cerdanya..... 8
1.5	Descripción de la zona de estudio..... 11
1.5.1	Torrente de Pi..... 12
1.5.2	Torrente de Ingla..... 14
1.5.3	Herpetofauna acompañante y subgrupos específicos..... 14
1.5.4	Depredadores..... 16
1.6	Análisis biométrico..... 16
1.6.1	Metodología..... 17
1.6.2	Resultados y discusión..... 18
2	Componente trófico del nicho..... 22
2.1	Material y métodos..... 22
2.1.1	Ecología trófica..... 22
2.1.1.1	Elección de los índices y su cálculo..... 25
2.1.1.1.1	Índices descriptivos..... 26
2.1.1.1.2	Índices de amplitud de nicho..... 28
2.1.1.1.3	Índices de solapamiento..... 32
2.2	Resultados..... 35
2.2.1	Análisis de la dieta de <u>Euproctus asper</u> 35
2.2.1.1	Relación de presas..... 35
2.2.1.2	Características topo-ecológicas de las presas..... 39
2.2.1.3	Dieta de los adultos de <u>E. asper</u> en el torrente de Pi..... 41
2.2.1.3.1	Análisis global (Machos + Hembras)..... 41
2.2.1.3.1.1	Análisis taxonómico-numérico..... 41
2.2.1.3.1.2	Análisis taxonómico en biomasa..... 42
2.2.1.3.1.3	Análisis por tallas de presas..... 43
2.2.1.3.2	Análisis por sexos..... 44
2.2.1.3.2.1	Machos..... 44
2.2.1.3.2.1.1	Análisis taxonómico-numérico..... 44
2.2.1.3.2.1.2	Análisis taxonómico en biomasa..... 45
2.2.1.3.2.1.3	Análisis por tallas de presas..... 46
2.2.1.3.2.2	Hembras..... 46
2.2.1.3.2.2.1	Análisis taxonómico-numérico..... 46
2.2.1.3.2.2.2	Análisis taxonómico en biomasa..... 47
2.2.1.3.2.2.3	Análisis por tallas de presas..... 48
2.2.1.3.3	Análisis temporal..... 48
2.2.1.3.3.1	Análisis taxonómico-numérico..... 50
2.2.1.3.3.2	Análisis taxonómico en biomasa..... 51
2.2.1.3.3.3	Análisis por tallas de presas..... 52
2.2.1.3.4	Dinámica trófico-ecológica..... 53
2.2.1.4	Dieta de los adultos de <u>E. asper</u> en el torrente de Ingla..... 54
2.2.1.4.1	Análisis global..... 54



2.2.1.4.1.1	Análisis taxonómico-numérico.....	54
2.2.1.4.1.2	Análisis taxonómico en biomasa.....	55
2.2.1.4.1.3	Análisis por tallas de presas.....	55
2.2.1.4.2	Análisis por sexos.....	56
2.2.1.4.2.1	Machos.....	56
2.2.1.4.2.1.1	Análisis taxonómico-numérico.....	56
2.2.1.4.2.1.2	Análisis taxonómico en biomasa.....	56
2.2.1.4.2.1.3	Análisis por tallas de presas.....	57
2.2.1.4.2.2	Hembras.....	57
2.2.1.4.2.2.1	Análisis taxonómico-numérico.....	57
2.2.1.4.2.2.2	Análisis taxonómico en biomasa.....	58
2.2.1.4.2.2.3	Análisis por tallas de presas.....	58
2.2.1.4.3	Análisis temporal.....	59
2.2.1.4.3.1	Análisis taxonómico-numérico.....	59
2.2.1.4.3.2	Análisis taxonómico en biomasa.....	60
2.2.1.4.3.3	Análisis por tallas de presas.....	60
2.2.1.4.4	Dinámica trófico-ecológica.....	61
2.2.1.5	Dieta de las larvas de <u>E.asper</u> del torrente de Pi.....	62
2.2.1.5.1	Análisis global.....	62
2.2.1.5.1.1	Análisis taxonómico-numérico.....	62
2.2.1.5.1.2	Análisis taxonómico en biomasa.....	63
2.2.1.5.1.3	Análisis por tallas de presas.....	63
2.2.1.5.2	Análisis temporal.....	64
2.2.1.5.2.1	Análisis taxonómico-numérico.....	64
2.2.1.5.2.2	Análisis taxonómico en biomasa.....	65
2.2.1.5.2.3	Análisis por tallas de presas.....	65
2.2.1.5.3	Dinámica tróficoecológica.....	66
2.2.1.6	Dieta de las larvas de <u>E.asper</u> del torrente de Inгла.....	66
2.2.1.6.1	Análisis global.....	66
2.2.1.6.1.1	Análisis taxonómico-numérico.....	66
2.2.1.6.1.2	Análisis taxonómico en biomasa.....	67
2.2.1.6.1.3	Análisis por tallas de presas.....	67
2.2.1.6.2	Análisis temporal.....	67
2.2.1.6.2.1	Análisis taxonómico-numérico.....	68
2.2.1.6.2.2	Análisis taxonómico en biomasa.....	68
2.2.1.6.2.3	Análisis por tallas de presas.....	68
2.2.1.6.3	Dinámica trófico-ecológica.....	68
2.2.1.7	Dieta de los ejemplares recién metamorfosados de <u>E.asper</u>	69
2.2.1.7.1	Análisis taxonómico-numérico.....	69
2.2.1.7.2	Análisis taxonómico en biomasa.....	70
2.2.1.7.3	Análisis por tallas de presas.....	70
2.2.1.8	Dieta de los subadultos de <u>E.asper</u>	71
2.2.1.8.1	Análisis taxonómico-numérico.....	71
2.2.1.8.2	Análisis taxonómico en biomasa.....	72
2.2.1.8.3	Análisis por tallas de presas.....	72
2.2.2	Análisis de la dieta de las especies simpátricas con <u>E.asper</u>	74
2.2.2.1	Dieta de las larvas de <u>S.salamandra</u> del torrente de Pi.....	74
2.2.2.1.1	Análisis global.....	74
2.2.2.1.1.1	Análisis taxonómico-numérico.....	74
2.2.2.1.1.2	Análisis taxonómico en biomasa.....	74
2.2.2.1.1.3	Análisis por tallas de presas.....	75
2.2.2.1.2	Análisis temporal.....	75

2.2.2.1.2.1	Análisis taxonómico-numérico.....	75
2.2.2.1.2.2	Análisis taxonómico en biomasa.....	76
2.2.2.1.2.3	Análisis por tallas de presas.....	76
2.2.2.1.3	Dinámica trófico-ecológica.....	76
2.2.2.2	Dieta de las larvas de <u>S.salamandra</u> del torrente de Ingla.....	76
2.2.2.2.1	Análisis global.....	77
2.2.2.2.1.1	Análisis taxonómico-numérico.....	77
2.2.2.2.1.2	Análisis taxonómico en biomasa.....	77
2.2.2.2.1.3	Análisis por tallas de presas.....	78
2.2.2.2.2	Dinámica trófico-ecológica.....	78
2.2.2.3	Dieta de <u>Salmo trutta fario</u> en torrente de Ingla.....	78
2.2.2.3.1	Análisis global.....	78
2.2.2.3.1.1	Análisis taxonómico-numérico.....	78
2.2.2.3.1.2	Análisis por tallas de presas.....	79
2.2.2.3.2	Análisis por clases de edad.....	79
2.2.2.3.2.1	Inmaduros.....	79
2.2.2.3.2.1.1	Análisis taxonómico-numérico.....	80
2.2.2.3.2.1.2	Análisis por tallas de presas.....	80
2.2.2.3.2.2	Adultos.....	80
2.2.2.3.2.2.1	Análisis global.....	80
2.2.2.3.2.2.1.1	Análisis taxonómico-numérico.....	80
2.2.2.3.2.2.1.2	Análisis por tallas de presas.....	81
2.2.2.3.2.2.2	Análisis por sexos.....	81
2.2.2.3.2.2.2.1	Machos.....	81
2.2.2.3.2.2.2.1.1	Análisis taxonómico-numérico....	81
2.2.2.3.2.2.2.1.2	Análisis por tallas de presas... 82	
2.2.2.3.2.2.2.2	Hembras.....	82
2.2.2.3.2.2.2.2.1	Análisis taxonómico-numérico....	82
2.2.2.3.2.2.2.2.2	Análisis por tallas de presas... 82	
2.2.2.3.3	Dinámica trófico-ecológica.....	83
2.2.3	Solapamiento del nicho trófico intra e interespecífico.....	84
2.3	Discusión.....	85
2.3.1	Dieta de <u>E.asper</u> del torrente de Pi.....	85
2.3.2	Dieta de <u>E.asper</u> del torrente de Ingla.....	94
2.3.3	Dieta de las especies simpátridas.....	107
2.3.4	Comentario general global.....	112
3	Componente espacio-temporal del nicho.....	305
3.1	Material y métodos.....	305
3.1.1	Distribución espacio-temporal.....	305
3.1.2	Métodos de marcado.....	307
3.2	Resultados y discusión.....	308
3.2.1	Población de <u>Euproctus asper</u> del torrente de Pi.....	308
3.2.1.1	Distribución espacial de los adultos.....	308
3.2.1.2	Distribución temporal de los adultos.....	313
3.2.1.2.1	Periodo activo.....	313
3.2.1.2.2	Hibernación.....	315
3.2.1.3	Distribución espacio-temporal de los ejemplares larvarios de <u>E. asper</u>	316
3.2.1.4	Distribución espacial de los subadultos de <u>E.asper</u>	317
3.2.2	Distribución espacio-temporal de las larvas de <u>Salamandra salamandra</u>	318

4	Reproducción de <u>E. asper</u>	341
4.1	Material y métodos.....	341
4.1.1	Machos.....	341
4.1.1.1	Análisis morfométrico.....	341
4.1.1.2.	Análisis citológico.....	341
4.1.2	Hembras.....	342
4.1.2.1	Análisis morfométrico.....	342
4.1.1.2	Análisis citológico.....	342
4.1.2.3	Análisis de la fecundidad.....	343
4.2	Resultados y discusión.....	344
4.2.1	Ciclo reproductor de los machos de <u>E. asper</u> ..	344
4.2.1.1	Descripción del testículo.....	344
4.2.1.2	Análisis citológico del testículo adulto...	346
4.2.1.2.1	Valle de Pi.....	347
4.2.1.2.2	Valle de Ingla.....	351
4.2.1.3	Análisis morfométrico temporal.....	354
4.2.2	Ciclo reproductor de las hembras de <u>E. asper</u>	355
4.2.2.1	Descripción del ovario.....	355
4.2.2.2	Análisis morfométrico temporal.....	356
4.2.2.3	Análisis de la fecundidad.....	362
4.2.2.4	Análisis citológico.....	362
4.2.3	Amplexus.....	363
5	Crecimiento y demografía.....	411
5.1	Crecimiento larvario de <u>E. asper</u>	411
5.1.1	Material y métodos.....	411
5.1.1.1	Determinación de la edad y desvíos de la muestra.....	411
5.1.1.2	Ajuste de la curva de crecimiento.....	413
5.1.2	Resultados y discusión.....	415
5.1.2.1	Crecimiento de los ejemplares larvarios prehibernantes.....	415
5.1.2.2	Crecimiento de los ejemplares larvarios posthibernantes.....	416
5.2	Crecimiento larvario de <u>S. salamandra</u>	417
5.3	Crecimiento postmetamórfico de <u>E. asper</u>	418
5.3.1	Determinación de la edad.....	418
5.3.2	Resultados e interpretación esqueleto- cronológica.....	420
5.3.3	Ajuste de la curva de crecimiento.....	424
5.3.3.1	Material y métodos.....	424
5.3.3.2	Resultados y discusión.....	426
5.3.3.2.1	Madurez sexual.....	426
5.3.3.2.2	Longevidad y tasa de crecimiento.....	426
5.3.4	Estructuración en clases de edad de la población.....	428
5.3.4.1	Resultados y discusión.....	429
5.4	Cálculo del tamaño de población.....	430
5.4.1	Material y métodos.....	430
5.4.2	Interpretación de los resultados.....	431
5.4.3	Evolución de la población desde 1982.....	433
6	Conclusiones.....	464
7	Bibliografía.....	474



1. INTRODUCCION:

1.1 Antecedentes:

Después del descubrimiento y descripción del tritón pirenaico (Euproctus asper) en el Pirineo (DUGES 1852), no aparece hasta 1923 (DESPAX 1923) el primer estudio en profundidad sobre este endemismo pirenaico. Este autor, realiza por una parte un gran trabajo de recopilación y síntesis de toda la bibliografía aparecida hasta la fecha, y por otra presenta importantes resultados y conclusiones acerca de la anatomía, fisiología y biología de esta especie.

Desgraciadamente, este trabajo no tiene continuidad hasta la década de los sesenta, periodo en el que empiezan a publicarse, casi sin aparente solución de continuidad, gran número de estudios cuyo motivo fundamental es la biología y ecología de E.asper (COMBES et KNOEPFFLER, 1963; GASSER, 1964; CLERGUE-GAZEAU, 1965, 1967, 1968a, 1969 a y b, 1971, 1972a, 1974, 1975, 1976, 1981, 1982a y b, 1987; CLERGUE-GAZEAU et BEETSCHEN, 1966; ROUY-GABRIE, 1969; ROUY, 1971, 1972; CLERGUE-GAZEAU et MARTINEZ-RICA, 1978, CAMPENY et al., 1984, 1986; TIESMEIER HORNBERG, 1986; entre otros.).

De forma casi generalizada, estos trabajos abordan fundamentalmente los aspectos relacionados con la reproducción y desarrollo larvario, siendo tratadas de forma muy puntual otras parcelas de la biología y ecología de E.asper.

Si existen sin embargo, un número significativo de publicaciones que inciden sobre la biometría y anatomía de esta especie (DESPAX 1923; CLERGUE-GAZEAU, 1965, 1971, 1972; ROUY 1971, 1972b; CLERGUE-GAZEAU et BONNET, 1976; MARTINEZ-RICA, 1980), al igual que existen otro número considerable de trabajos que centran su atención en la distribución geográfica de E.asper (DESPAX, 1923; COMBES et KNOEPFFLER 1963, 1974; CLERGUE-GAZEAU, 1968b, 1971, 1987; GASSER, 1973; MARTINEZ-RICA et CLERGUE-GAZEAU, 1977; GASSER et CLERGUE-GAZEAU, 1981; MARTINEZ-RICA, 1980; MONTORI y PASCUAL, 1981; VIVES, 1982; NAVARRO i SOLE, 1983; MALUQUER-MARGALEF, 1984).

Curiosamente, a pesar del gran número de trabajos referenciados para esta especie, parámetros ecológicos como la alimentación, por mencionar uno a modo de ejemplo, únicamente son abordados por DESPAX, (1923) y CLERGUE-GAZEAU, (1969), de una forma muy descriptiva y superficial. No existe además bibliografía específica acerca de otros componentes ecológicos como son: crecimiento, tamaño de población, distribución en clases de edad, competencia, distribución espacio-temporal y fecundidad entre otros. Únicamente pueden encontrarse reseñas al

respecto en alguno de los trabajos publicados con otro sujeto (DESPAX, 1923; GOUX, 1953; CLERGUE-GAZEAU, 1965, 1971; COMBES et KNOEPFFLER, 1963; CLERGUE-GAZEAU et BEETSCHEN, 1966; CLERGUE-GAZEAU et MARTINEZ -RICA, 1978).

Quedan aún por tanto, muchos aspectos de la biología y ecología del tritón pirenaico por esclarecer, y que son de forma parcial, el motivo principal de la presente memoria.

La carencia de conocimientos sobre estos parámetros ecológicos, es aún si cabe más acusada en lo que hace referencia a su situación en los sistemas fluviales de la vertiente sur, ya que la mayor parte de trabajos referenciados en los párrafos anteriores han sido realizados en poblaciones de la vertiente norte.

Por ello, se planteó la necesidad de iniciar la presente investigación cuya principal finalidad sería la de esclarecer la situación ecológica y el papel que esta especie juega en un sistema torrentícola pirenaico de la vertiente sur, arrojando la mayor luz posible sobre aspectos aún desconocidos de la biología y ecología de esta especie en condiciones naturales.

1.2 Objetivos:

Con esta finalidad se pensó centrar primordialmente la investigación sobre tres objetivos, que en resumen son:

-1 Tipificación del nicho ecológico.- Abordado desde dos perspectivas bien diferenciadas, una trófica y otra espacio-temporal.

La dimensión trófica del nicho se ha evaluado a través del análisis de la dieta con un tratamiento específico, sexual y temporal, desglosando el estudio en tres tratamientos distintos: uno taxonómico numérico, otro taxonómico en biomasa y otro por clases de talla de presas.

De esta forma, al conocer en cada momento que recursos son explotados por cada fracción considerada, podemos por comparación estructurar de forma clara el sistema desde esta perspectiva.

La dimensión espacio-temporal analizada mediante métodos de captura-recaptura, pretende discriminar que factores determinan la presencia o ausencia, y la abundancia de E. asper en el torrente, así como las variaciones temporales que pueda sufrir esta distribución.

Así, al complementar los resultados de estos dos apartados, podremos entender con mucha mayor claridad la situación ecológica de esta especie en

el torrente y las distintas estrategias utilizadas por E. asper y por las otras especies con las que cohabita. Los resultados así obtenidos nos permitirán tipificar ecológicamente a esta especie en el sistema fluvial de montaña media.

-2 Estudio de la biología de la reproducción.- Este es sin duda, el objetivo que más antecedentes presenta en la bibliografía, aunque en muchos casos estos trabajos se fundamentan en investigaciones bajo condiciones de laboratorio, o bien se refieren a las poblaciones de la vertiente norte.

En este apartado se ha pretendido describir el ciclo biológico reproductor de esta especie para la vertiente sur, abordando este objetivo en dos líneas fundamentales de investigación.

La primera es meramente descriptiva y tiene como finalidad observar la evolución y maduración del reproductor del tritón pirenaico comparándolo con la de otras zonas.

La segunda aborda el análisis de la fecundidad y pretende analizar el potencial reproductor de esta especie en condiciones naturales comparándolo asimismo con otras poblaciones.

Se pretende así discriminar las posibles variaciones en los parámetros reproductivos siempre en relación con las estrategias reproductivas de las distintas poblaciones.

-3 Estudio del crecimiento y demografía.- Se agrupan aquí dos objetivos que aunque bien diferenciados, presentan muchos puntos de conexión.

Se pretende establecer el modelo de crecimiento al que se ajustan los distintos subgrupos poblacionales y específicos considerados, analizando las implicaciones adaptativas y ecológicas que de ellos puedan extraerse. En este análisis también se han integrado las estimas de los parámetros asociados como son: tasas de crecimiento y supervivencia, distribución en clases de talla y longevidad entre otros.

También se ha pretendido analizar la evolución temporal del tamaño de población con la finalidad de estudiar la respuesta de la población ante las torrenciales lluvias de noviembre de 1982 que diezmaron considerablemente las poblaciones de tritón pirenaico estudiadas.

Para la consecución de los objetivos anteriormente descritos, se escogieron dos poblaciones de tritón pirenaico (torrente de Pi e Ingla) de la comarca de la Cerdanya (Lleida y Girona) (Fig. 1.1).

Todos estos objetivos se han llevado a cabo centrando el estudio en la población del torrente de Pi. En la población del torrente de Ingla no se han podido cumplimentar todos, debido principalmente a que la magnitud del trabajo de campo desbordaba en mucho las posibilidades prácticas de realización. Unicamente se han podido realizar en esta población dos de los objetivos fundamentales de esta memoria como son la ecología trófica y la reproducción.

1.3 Descripcion de la especie:

El tritón pirenaico, Euproctus asper (Dugès 1852) es un urodelo perteneciente a la familia Salamandridae. Este taxon es de este grupo, el más ampliamente difundido por la región paleártica, y es al tiempo, el que se encuentra representado por un número mayor de especies en esta área biogeográfica.

En la península Ibérica esta familia está representada por cinco géneros: Salamandra, Chioglossa, Pleurodeles, Euproctus y Triturus; aunque algunos autores (GASSER 1975, GASSER et al. 1975, ARNOLD BURTON 1978) discuten la validez de Chioglossa por considerarla muy próxima a Salamandra.

El género Euproctus GENE 1838, presenta tres especies vivas en la actualidad. E. platycephalus (Gravenhorst, 1929) que habita la isla de Cerdeña exclusivamente; E. montanus (SAVI 1838) de Córcega, y E. asper (Dugès 1852) que se localiza en el Pirineo, y que es el objeto central de la presente memoria.

El origen de este género puede situarse en la era Terciaria durante la formación del sistema alpino. Sin embargo, hasta hace poco tiempo, las relaciones filogenéticas entre las tres especies han sido objeto de varias controversias (WOLTERSTORFF 1900, 1901), poniendo algunos autores en entredicho su validez, aduciendo al carácter artificial del mismo (BOULANGER 1917, DESPAX 1923), ya que los caracteres más utilizados en la descripción del género (forma de reproducción y forma de la cloaca) son puramente adaptativos y podrían ser fruto de una convergencia.

GASSER (1975) y GASSER et CLERGUE-GAZEAU (1981) ponen de manifiesto en el análisis de diversas proteínas séricas la gran afinidad sistemática de E. asper con algunas formas asiáticas de ambientes muy similares como son: Neurergus crocatus, Pachytriton sp. e Hypselotriton sp. Estos mismos autores también demuestran la existencia de netas diferencias entre los proteínogramas del tritón pirenaico y los de las dos especies de Córcega y Cerdeña.

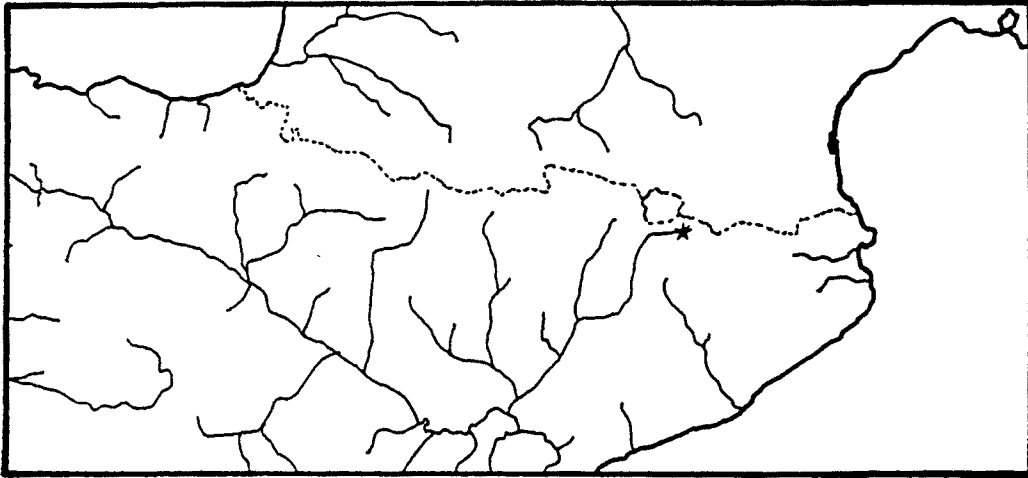
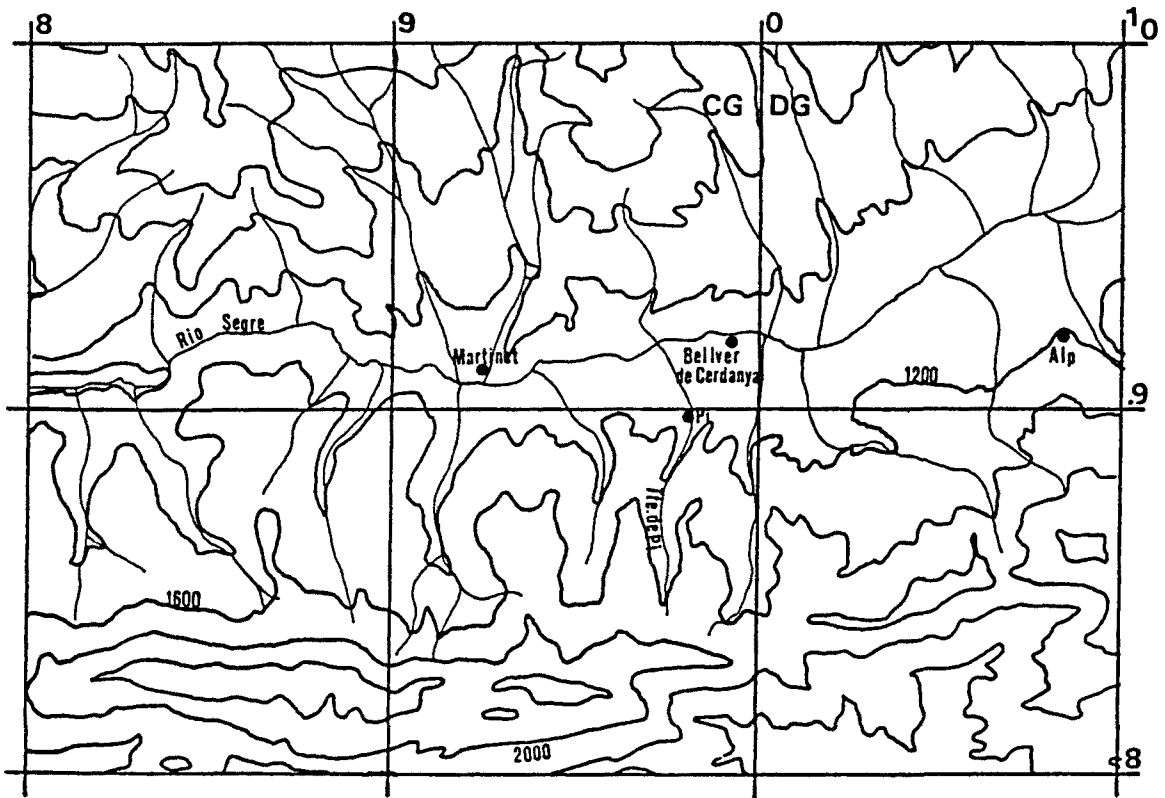


Fig. 1.1



Actualmente se tiende de nuevo a considerar que las tres especies se originaron a partir de un antepasado común que colonizó el plegamiento Corso-sardo-pirenaico.

La diferenciación específica del género se habría iniciado al separarse la microplaca Corso-sárdica de la costa franco-ibérica, con el consiguiente aislamiento geográfico. Este aislamiento se produjo en el mioceno hace aproximadamente 25×10^6 años (BELLON et al. 1977).

Según esto, E. asper se habría separado primariamente de las otras dos especies, siendo el aislamiento geográfico que posibilitó la especiación de E. montanus y E. platycephalus posterior. Esta hipótesis se apoya por una parte en los datos geopaleontológicos, y por otra en los recientes trabajos sobre distancia genética de SBORDONI et al. (1982) y en los estudios de ACCORDI et al. (1984) sobre la estructura de las glándulas suprarrenales.

La distribución actual de la especie pirenaica (Euproctus asper), es la consecuencia de una primera expansión que se habría producido durante el enfriamiento climático de la última glaciación, y una posterior regresión al retirarse los hielos. Este calentamiento postglacial habría hecho posible por una parte la colonización de nuevos hábitats en las zonas más elevadas del Pirineo, y obligado por otra a las poblaciones más meridionales a refugiarse en los enclaves que ofrecían los mínimos requeridos por esta especie. De esta forma se explicaría la existencia de poblaciones periféricas muy acantonadas en hábitats muy residuales y aislados.

Euproctus asper es un tritón endémico de los pirineos que se caracteriza por ser reófilo, estenotermo de aguas frías y presentar un estereotactismo positivo (DESPAX 1923). Alcanza ocasionalmente los 15-16 cm, aunque existe una gran variabilidad intra e interpoblacional. La descripción morfológica de esta especie ya está ampliamente descrita en la bibliografía clásica (DESPAX 1923, ANGEL 1946, DOTRENS 1963, THORN 1968, SALVADOR 1985 y GARCIA-PARIS 1986 entre otros) y por tanto será obviada.

Este tritón prefiere cursos de agua con un fuerte desnivel y sin vegetación acuática; evita los fondos con limo y no se localiza en aquellos torrentes cuyas aguas sobrepasan los 16°C en la zona pirenaica y prepirenaica.

Los biotopos utilizados por esta especie en su área central de distribución pueden clasificarse en: torrentes de montaña media y alta, y lagos de alta montaña (CLERGUE-GAZEAU y MARTINEZ-RICA 1978), siendo los torrentes de montaña medio-alta su hábitat característico.

En las zonas limítrofes periféricas ocupa biotopos muy puntuales, localizándose principalmente en cuevas, fuentes o bien en riachuelos más o menos temporales donde debido al

calentamiento estival del agua, E. asper debe invertir su ciclo estivando y centrando su actividad durante el periodo invernal (CLERGUE-GAZEAU y MARTINEZ-RICA op.cit.).

Presenta hábitos principalmente crepusculares con dos picos de actividad diarios, uno a mediodía de menor intensidad y otro, crepuscular y nocturno de mayor importancia.

La reproducción según la bibliografía se inicia en las localidades pirenaicas de menor altitud en abril-mayo, produciéndose la puesta dos meses después (CLERGUE-GAZEAU et BEETSCHEN 1966, CLERGUE-GAZEAU 1971, CLERGUE-GAZEAU 1972a). Existe no obstante una clina altitudinal en el inicio de la reproducción de manera que se produce un progresivo retardo del inicio de la misma con la altitud (DESPAX 1924). El periodo larvario tiene una duración de 1 a 3 años dependiendo de la altitud, iniciándose la metamorfosis hacia el mes de julio.

Los juveniles una vez metamorfoseados abandonan el agua y siguen una vida terrestre hasta la madurez sexual (DOTTRENS 1963), momento en el que retornan al medio acuático.

En condiciones normales la hibernación se inicia en el mes de octubre, encontrándose ya los tritones en el agua en marzo. Se produce fuera del agua en los márgenes del torrente, enterrándose los ejemplares a bastante profundidad (DESPAX 1923).

Un aspecto de particular relevancia de la biología de esta especie es la existencia de neotenia en individuos ya maduros sexualmente, detectada hasta ahora en una sola población del Valle de Arán (CAMPENY et al. 1984, 1986). Este fenómeno se presenta en el 65% de los individuos de la citada población y no había sido descrito con anterioridad para esta especie.

La alimentación está basada principalmente en organismos acuáticos, entre los que destacan las larvas de plecópteros, efemerópteros y tricópteros, ejerciendo también una intensa predación sobre larvas de dípteros y coleópteros acuáticos (DESPAX 1923).

Hasta la fecha, E. asper era considerado como una especie rara en su área de distribución, sin embargo, el reciente incremento de prospección está demostrando que no sólo no es rara si no que es abundante en la zona central de su área.

1.4 Distribución:

1.4.1 Distribución general:

Euproctus asper endémico del pirineo, es una especie que presenta una típica distribución montana, ocupando potencialmente toda la zona pirenaica y prepirenaica en ambas vertientes. Desde el momento de su descubrimiento y hasta los años sesenta, esta especie fué considerada como rara debido al escaso número de poblaciones que se conocían. Así DESPAX (1923) ya puso de manifiesto la gran discontinuidad existente en el área de distribución conocida en esas fechas. No es sino a partir de 1960 (COMBES et KNOEPFFLER 1963,1974, CLERGUE-GAZEAU 1968) que se intensifican las prospecciones y empiezan a descubrirse nuevas poblaciones que llenan algunos de los vacíos existentes. En 1977 MARTINEZ-RICA y CLERGUE-GAZEAU recopilan todas las citas ya existentes y aportan nuevos datos, dando ya una visión más real y continua acerca de la localización de esta especie en su área.

A partir de este momento las nuevas localidades que se van descubriendo, no hacen más que confirmar la abundancia de esta especie en el eje axial pirenaico, y amplían notablemente los límites norte y sur de distribución (MARTINEZ-RICA 1980, VILELLA 1980, MONTORI y PASCUAL 1981, NAVARRO y SOLE 1983, MALUQUER-MARGALEF 1984, CLERGUE-GAZEAU 1987). Estos últimos trabajos han permitido que en la actualidad se conozcan con gran precisión los límites de la distribución del tritón pirenaico en el pirineo oriental (Fig. 1.2).

En Catalunya, E.asper alcanza hacia el este las primeras estribaciones pirenaicas, marcando muy claramente el paso de La Junquera, el límite oriental de distribución (POLLS 1982). Hacia el sur, por el momento el límite parece estar muy claramente marcado por el macizo del Montseny (MONTORI y PASCUAL 1981), que actuaría como el último contrafuerte sur-oriental no sólo para esta especie (BALCELLS 1957). El límite sur por la zona occidental de Catalunya se localiza en la sierra del Montsec, donde se mantienen algunas poblaciones residuales y cavernícolas (MALUQUER-MARGALEF 1984).

1.4.2 Distribución en la Cerdanya:

La comarca de la Cerdanya (Lleida y Girona) es el territorio político-geográfico donde se localizan las dos poblaciones estudiadas (Fig. 1.3). Para esta comarca se conocen varias localidades para el tritón pirenaico recogidas ya algunas de ellas en la bibliografía:

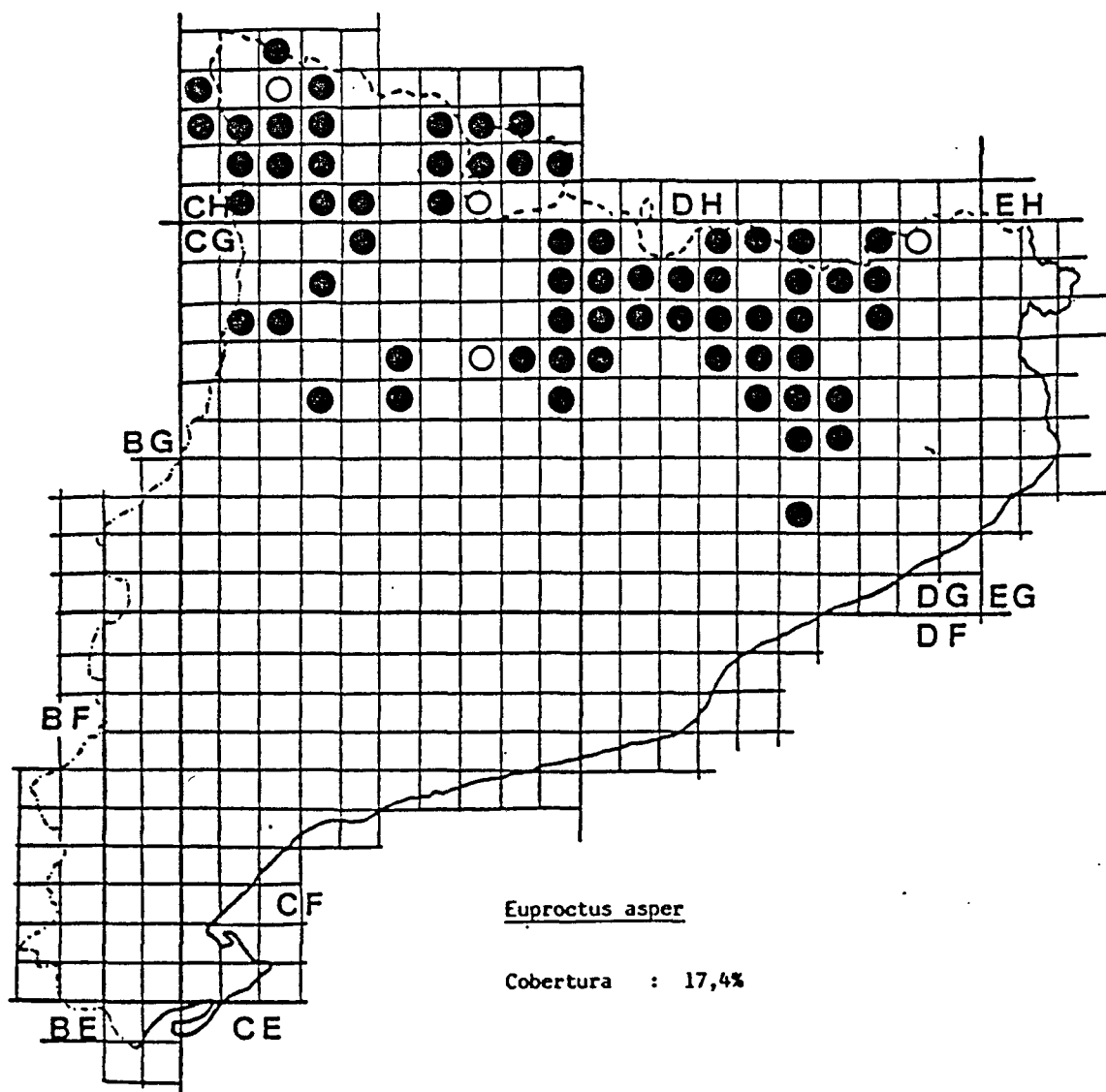


Fig. 1.2

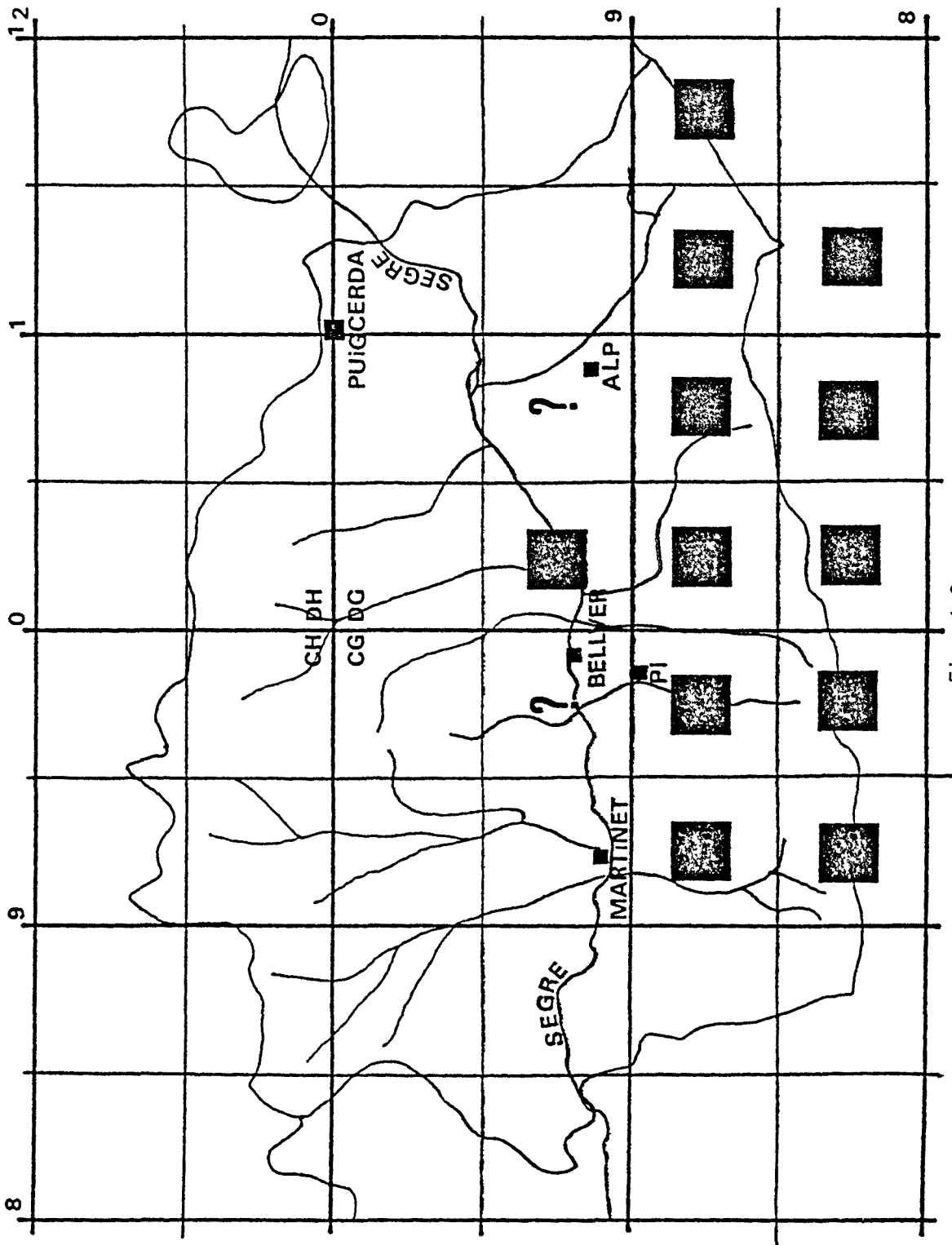


Fig. 1.3

- STA. MAGDALENA (Cerca coll Pendís)..DESPAX 1923.
- LA Cerdanya.....BOSCA 1881.
- LA MOLINA.....PALAUS 1974.
- COLLADA DE TOSSES.....PALAUS 1974.
- TORRENT DE PI.....A.MONTORI.
- TORRENT D'INGLA.....A.MONTORI.
- TORRENT DE L'INFERN.....G.A.LLORENTE.
- TORRENT DE BASTANIST.....A.DE JUAN.
- TORRENT DE BOR.....A.MONTORI.
- PRULLANS.....S.GIMENEZ.
- ALP.....O.ARRIBAS.

Como puede observarse en la fig. 1.3 , todas estas localidades están situadas en torrentes que descienden por laderas orientadas al norte. No se tiene noticia hasta la fecha de su presencia en alguno de los torrentes de la vertiente norte de la comarca que están orientados a grandes rasgos hacia el sur.

La causa de esta falta o escasez de poblaciones en los valles de solana de esta comarca, podría encontrarse en la excesiva mediterraneidad de la montaña media acompañada de una pobre cobertura vegetal. No se descarta sin embargo su presencia a tenor de su localización en otras áreas similares fuera de la comarca.

En las cursos más altos del pirineo ceretano o en los lagos existentes en la zona, es probable que se localice posteriormente alguna población, a pesar de que todas las prospecciones realizadas con esta única finalidad han resultado infructuosas.

Por tanto, por ahora, puede considerarse que Euproctus asper en la Cerdanya coloniza la mayor parte de los torrentes que descienden de la sierra del Cadí, siendo especialmente abundante en los tramos en los que la trucha común (Salmo trutta fario) escasea o no se encuentra.

Todos los torrentes en los que E.asper ha sido localizado se caracterizan por presentar caudales muy pequeños y discurrir por valles bastante cerrados y por tanto con pocas horas de insolación al día.

1.5 Descripción de la zona de estudio:

Se eligió la población del torrente de Pi (Fig. 1.4), como sistema representativo del biotopo típico de la especie en montaña media. El torrente de Ingla (Fig. 1.4), de características similares al de Pi, se eligió para observar qué variaciones existen en los parámetros ecológicos estudiados, debidas a la simpatria de E.asper con Salmo trutta fario.

1.5.1 Torrente de Pi:

El torrente de Pi se encuentra situado en la vertiente norte de la sierra del Cadí, recoge las aguas del valle del mismo nombre y desde el punto de vista hidrográfico pertenece a la cuenca alta del río Segre (Fig. 1.4). Su curso atraviesa los términos de Pi y Bellver de Cerdanya discurrendo en dirección norte entre los 1700 y los 1100 m. s. m. Las coordenadas U.T.M. para el tramo central del curso son: 31T CG 97 87.

El cauce presenta agua de forma más o menos continua a lo largo de todo el año. Sin embargo, durante julio y agosto (estiaje) puede desaparecer la circulación superficial en algunos tramos, sobre todo en su cuenca de recepción y partes altas del canal de desagüe. El sustrato por el que discurre es típicamente calcáreo, hecho que se evidencia por la gran cantidad de bicarbonatos disueltos en el agua.

El angosto valle de Pi presenta dos tipos de vegetación claramente diferenciados. En la zona baja, comprendida entre los 1100 y 1200 m., la vegetación se encuentra caracterizada por la comunidad Buxo-Quercetum pubescentis (=Quercu-Buxetum) (SOLE-SABARIS, 1983), propia de zonas interiores de clima frío en invierno. Esta comunidad se caracteriza por el pobre cubrimiento que ofrece el estrato arbóreo, debido en gran parte a la fuerte explotación humana que sufre.

En la zona alta y a partir de los 1200 m. aproximadamente, se encuentran intercaladas dos comunidades: Hylocomio-Pinetum catalaunicae y Hepaticum-Coriletum.

Hylocomio-Pinetum catalaunicae es el característico bosque de pino silvestre, comunidad típicamente acidófila con gran abundancia de musgos y en general de estrato herbáceo. Hepaticum-Coriletum, ocupa las zonas más profundas y húmedas del valle, desplazando de los alrededores del cauce al pino silvestre.

Por tanto, desde el punto de vista fitoecológico podemos encuadrar a este torrente dentro del biotopo habitual para E. asper en el Pirineo central (CLERGUE-GAZEAU et MARTINEZ-RICA, 1978).

El torrente presenta un curso bastante rectilíneo y discurre entre escarpadas laderas que impiden la insolación directa durante la mayor parte del día. Este hecho,

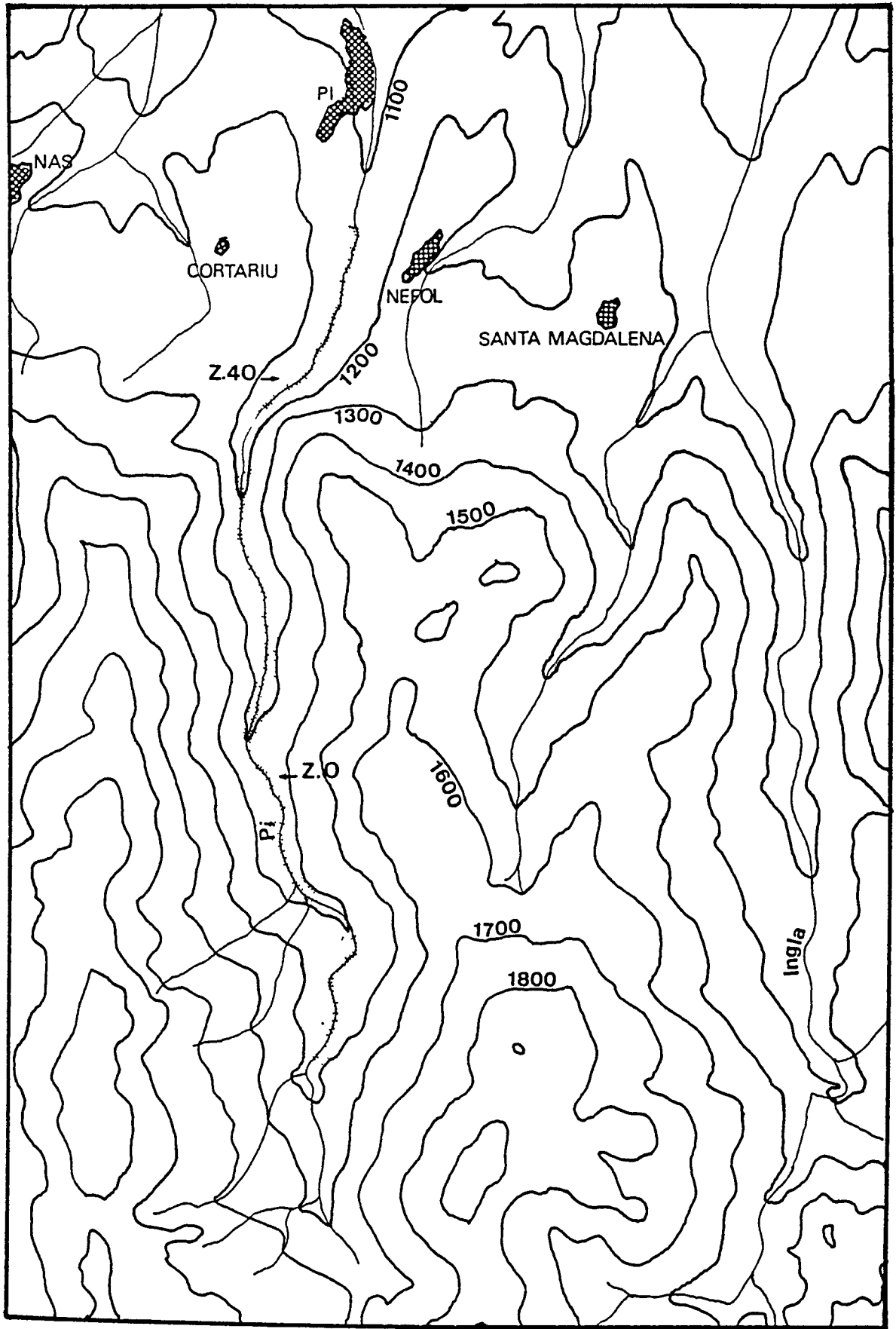


Fig. 1.4

conjuntamente con la gran cobertura vegetal que presenta el cauce alto, hace que las aguas permanezcan frías incluso durante el estiaje en la mayor parte del torrente, factor que favorece la presencia de E. asper en el mismo.

La climatología de la zona es típicamente pirenaica con un marcado carácter centroeuropeo. En la figura 1.5 se representa el diagrama bioclimático construido a partir de los datos de PANAREDA i NUET (1976). Tal y como puede observarse, aunque geográficamente ambos torrentes se localicen en la zona prepirenaica, la climatología es más próxima a ambientes típicamente pirenaicos. Ello viene condicionado en gran medida por la orientación norte que presentan y por su angostura. Ambos factores permiten pocas horas de insolación directa al día y por tanto favorecen la existencia de valores térmicos medios más bajos que en el resto de la comarca.

1.5.2 Torrente de Ingla:

El torrente de Ingla, (sistema fluvial de la segunda población estudiada), está situado a unos 2 Km. en línea recta al este de Pi. Discurre entre los 1700 y 1100 m.s.m. y presenta unas características topoecológicas similares a las de Pi. Sin embargo, el torrente de Ingla o Sta. Magdalena posee una cuenca hidrográfica mayor que se traduce en un mayor caudal, valles más abiertos y temperaturas algo más altas (Fig. 1.4 y 1.6). La consecuencia ecológica más patente es la intrusión de la trucha común (Salmo trutta fario) en el torrente, hecho que altera de una forma notable la situación del tritón pirenaico en este torrente.

1.5.3 Herpetofauna acompañante:

En ambos torrentes la herpetofauna acompañante por lo que a anfibios se refiere, está constituida por cuatro especies: Salamandra salamandra, Alytes obstetricans, Bufo bufo y Rana temporaria.

S. salamandra es especialmente abundante en las laderas de la zona alta y baja, precisamente allí donde E. asper es relativamente escaso o no se encuentra. S. salamandra se comporta en la zona como ovovivípara y sus larvas se encuentran ya en el torrente a partir de mayo, realizando la metamorfosis en julio y agosto.

A. obstetricans, es una especie muy abundante en todo el valle. Su apareamiento se inicia hacia el mes de abril, prolongándose hasta final del verano. Los primeros renacuajos aparecen en el torrente a primeros de mayo, aunque pueden ser observados en el torrente al hibernar en fase de larva durante la estación fría. De forma general son abundantes en todo el curso, aunque especialmente en aquellas zonas donde E. asper no lo es. Esto es debido en parte a la depredación que estas larvas sufren por parte de

Temperatura del agua

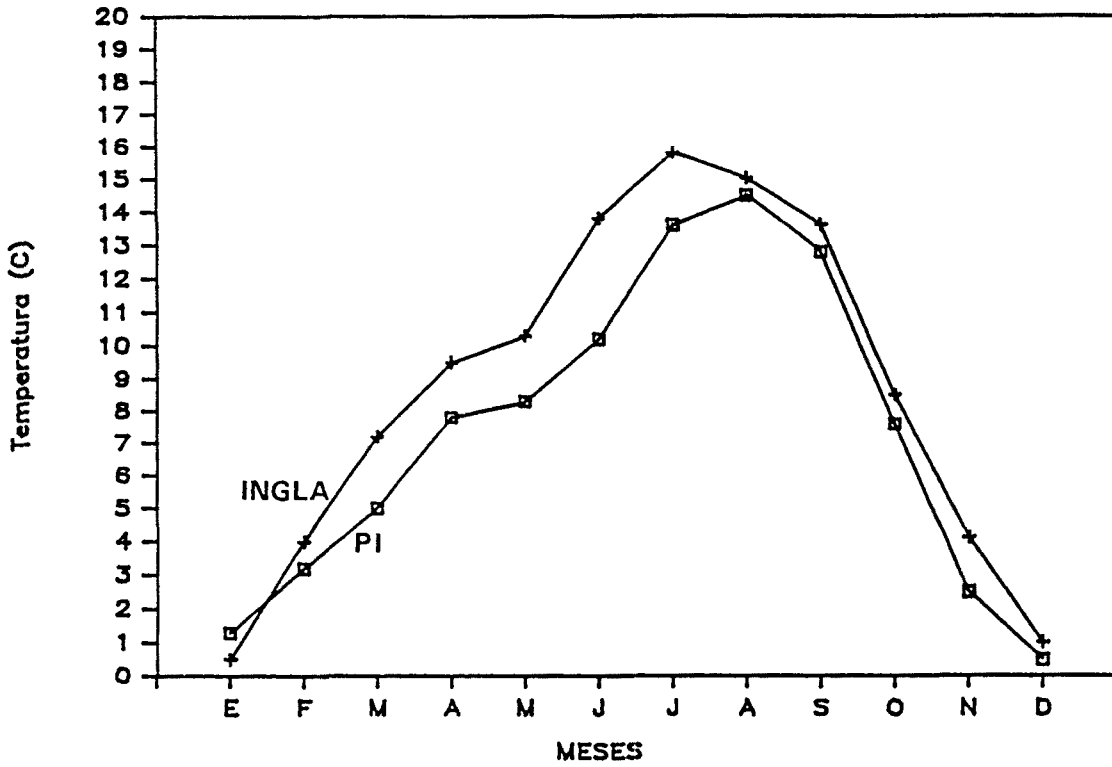


Fig. 1.6

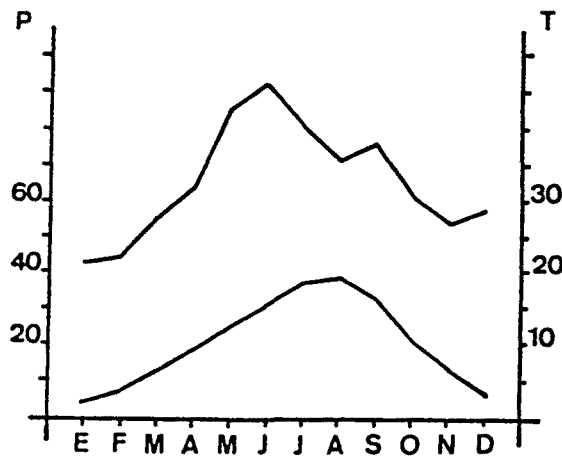


Fig. 1.5

los tritones adultos, fenómeno que se ha observado tanto en cautividad como en la naturaleza (obs. pers.).

Bufo bufo se encuentra muy localizado en la zona baja y está muy ligado a las zonas más humanizadas. Sus larvas no se han encontrado en el torrente, pero sí en acequias y balsas de riego de la zona baja, donde esporádicamente también puede hallarse algún tritón.

Rana temporaria está ampliamente distribuida por todo el valle. Se reproduce fuera del cauce central del torrente en aguas estancadas temporales que canalizan hacia el torrente. Esta se produce hacia el mes de abril y ocupa un corto periodo de tiempo.

Los reptiles localizados hasta la fecha en ambos valles son: Anguis fragilis, Podarcis muralis, Lacerta viridis, Coluber viridiflavus, Coronella austriaca, Natrix natrix, Natrix maura y Vipera aspis.

1.5.4 Depredadores:

Con la finalidad de esclarecer qué especies depredaban sobre el tritón pirenaico, se efectuaron diversos análisis de contenidos estomacales y restos fecales localizados en el torrente procedentes de potenciales depredadores. Se analizaron contenidos estomacales de Natrix natrix y Natrix maura, y restos fecales de Martes martes, Martes foina, Mustela nivalis, Mustela putorius y Vulpes vulpes. En ningún caso se pudo comprobar la existencia de algún resto atribuible a E. asper, quedando por tanto este aspecto aún por determinar.

En el torrente de Ingla, la existencia de trucha común en el curso, hizo sospechar ya a priori la existencia de depredación por parte de ésta, ya que la trucha común es uno de los clásicos depredadores descritos en la bibliografía (CLERGUE-GAZEAU, 1971). Los resultados obtenidos a este respecto se comentarán más adelante en un tratamiento más específico (ver capítulo 2).

1.6 Análisis biométrico y subgrupos específicos considerados:

En el análisis biométrico de las dos poblaciones consideradas, así como en los otros apartados de la presente memoria, se han considerado los siguientes subgrupos específicos:

Euproctus asper

-Adultos (Machos o hembras). Considerados como tales todos aquellos ejemplares ya maduros sexualmente, y cuya longitud total es superior a 85-90 mm. La madurez sexual se

determinó por el grado de desarrollo de los caracteres sexuales secundarios.

-Subadultos. Se incluyen en esta categoría los tritones no maduros sexualmente (L.T. < 85-90 mm.) que ya han sufrido una hibernación después de la metamorfosis. Suelen tener una longitud total que excede los 60 mm.

-Recién metamorfoseados. Son todos aquellos ejemplares que habiendo finalizado la metamorfosis, aún no han sufrido ningún periodo de hibernación postmetamórfico, (50 mm. < L.T. < 60 mm.).

-Larvas. Se han considerado incluidos en esta categoría, todos aquellos ejemplares larvarios hayan o no hibernado.

Salamandra salamandra.

-Larvas. Pueden aplicarse aquí la misma consideración que para las larvas de E. asper. Únicamente se ha trabajado sobre ejemplares larvarios debido a que los adultos no se localizan en el torrente.

Salmo trutta fario.

-Adultos (Machos o hembras). Se han incluido en esta categoría todos aquellos ejemplares que tras su disección podían considerarse maduros sexualmente.

-Juveniles. Esta categoría engloba a todos los ejemplares que aún no han alcanzado la madurez sexual.

1.6.1 Metodología:

Debido a que los objetivos de la presente memoria no incluían el estudio biométrico exhaustivo de ambas poblaciones, durante las campañas realizadas únicamente se tomaron aquellas variables biométricas que posteriormente serían utilizadas en otros capítulos.

En consecuencia, de cada animal se tomaron el peso, longitud total (L.T.), longitud cabeza-cuerpo (C.C.), longitud de la cola (L.C.). Además también se anotaron la longitud y anchura de la cabeza (L.Cb. y A.Cb.). Estas medidas se tomaron tanto sobre ejemplares vivos como recién sacrificados, dependiendo de la parcela del estudio en la que se capturaban. Por ello y para uniformizar la muestra, únicamente se han considerado para el análisis estadístico en este apartado, los ejemplares medidos post mortem.

La matriz biométrica obtenida con los ejemplares vivos,

unicamente se utilizó para el cálculo de la distribución por clases de edad, ya que es la única muestra obtenida al azar de una sola vez.

Todas las mediciones se realizaron mediante un pie de rey marca Mitutoyo de 0.05 mm. de precisión, mientras que el peso se tomó con un dinamómetro de 0.5 g. de precisión para los ejemplares adultos y con una balanza electrónica marca Sartorius de $1 * 10^{-4}$ g. de precisión. Todas las pruebas estadísticas se realizaron mediante el paquete estadístico integrado Microstat de Ecosoft, Inc. en un ordenador I.B.M. P.C. XT.

Se han estimado todos los estadísticos descriptivos básicos para todos los subgrupos considerados por poblaciones, excepto para S.salamandra de la que sólo se hizo la estima para la población de Pi. También se han calculado los coeficientes de correlación entre las variables estudiadas en cada muestra, comparándose las distintas muestras entre sí mediante una t de Student. Finalmente se han calculado las distribuciones de frecuencias absolutas por tallas para las dos poblaciones de tritón pirenaico.

1.6.2 Resultados y discusión:

En la tabla 1.1 se muestra la estadística básica descriptiva para las poblaciones y subgrupos considerados. Obsérvese como las hembras son claramente mayores que los machos en ambas poblaciones, siendo más acusada la diferencia para el valle de Ingla. También puede observarse como la media para la población de Ingla es mayor a la de Pi.

En la tabla 1.2 están representados los resultados obtenidos en la comparación mediante un test de la t de Student de machos y hembras, y de ambas poblaciones entre sí. Estos resultados muestran que las hembras son significativamente mayores que los machos en longitud total en ambas poblaciones.

El mayor porcentaje en cuanto a la diferencia de talla en la población de Pi, (Tabla 1.1), viene determinado por la menor longitud de la cola en los machos. Esta, presenta un crecimiento alométrico negativo con respecto a la longitud total a partir de la madurez sexual (CLERGUE-GAZEAU 1971). La diferencia existente en la longitud del cuerpo en esta población es muy pequeña y no alcanza un nivel de significación aceptable (Tabla 1.2).

En la población de Ingla, las hembras también son mayores en talla, siendo incluso las diferencias corporales significativas (Tabla 1.2), debido fundamentalmente a la gran talla que alcanzan las hembras de esta población.

Otros autores (WOLTERSTORFF 1900, CLERGUE-GAZEAU 1965,

CLERGUE-GAZEAU et BONNET 1976, CLERGUE-GAZEAU et MARTINEZ-RICA 1978, CAMPENY et al. 1984,1986), coinciden con nuestros datos al considerar la mayor talla de las hembras. Sin embargo, THIREAU (1973) obtiene medidas mayores para los machos. Esta contradicción de resultados puede deberse a un error debido al pequeño tamaño de la muestra ($n = 8$), o bien a las características especiales de las poblaciones estudiadas como es el caso de E. asper castelmoulinensis. MONTORI y PASCUAL (1981) también obtienen medias superiores para los machos en la población del Montseny, aunque también en este caso podrían darse circunstancias especiales debido a la extrema meridionalidad de esta población.

El peso se muestra significativamente distinto interpoblacionalmente pero no intrapoblacionalmente (Tabla 1.2). En la bibliografía se recogen resultados muy diversos (THIREAU, 1973; MARTINEZ-RICA 1981, MONTORI y PASCUAL 1981, CAMPENY et al. 1984, 1986). Esto puede deberse a que el peso es una variable muy dependiente de factores externos y fisiológicos del animal, como por ejemplo el desarrollo gonadal, la alimentación, climatología etc... (MONTORI y PASCUAL 1985). Consecuentemente esta variable debe tomarse con mucha cautela si no se trabaja con el peso somático corregido, es decir, descontando el peso de las vísceras.

Comparando las medias obtenidas para las dos poblaciones estudiadas con las publicadas en la bibliografía, podemos considerar a las dos poblaciones incluidas dentro de los rangos característicos para las poblaciones pirenaicas.

MACHOS P I							HEMBRAS P I					
	PESO	L.T.	C.C.	L.C.	L.Cb.	A.Cb.	PESO	L.T.	C.C.	L.C.	L.Cb.	A.Cb.
\bar{X}	7.59	114.27	65.97	48.60	15.08	11.90	7.08	122.51	66.04	56.47	14.18	11.33
σ_{n-1}	1.86	7.21	4.46	3.56	1.11	1.01	2.08	10.12	5.33	5.18	1.06	0.96
Max.	13.00	130.05	75.70	57.75	16.60	13.35	14.00	144.45	80.40	67.30	17.00	13.05
Min.	2.43	90.15	51.80	34.10	11.05	9.10	3.40	97.30	52.80	42.60	11.45	9.05
n	60.00	60.00	60.00	60.00	60.00	60.00	56.00	56.00	56.00	56.00	56.00	56.00
ES X	0.24	0.94	0.58	0.49	0.14	0.17	0.28	1.36	0.72	0.70	0.14	0.17

MACHOS I N G L A							HEMBRAS I N G L A					
	PESO	L.T.	C.C.	L.C.	L.Cb.	A.Cb.	PESO	L.T.	C.C.	L.C.	L.Cb.	A.Cb.
\bar{X}	9.54	119.26	69.23	50.03	15.79	12.77	11.34	136.79	73.77	63.02	15.43	12.57
σ_{n-1}	2.58	7.51	5.07	3.02	1.21	1.53	3.08	9.07	5.42	3.99	1.00	0.63
Max.	14.50	130.80	77.00	56.50	13.10	18.35	16.00	153.65	82.40	71.25	14.30	13.60
Min.	4.10	97.90	55.70	42.20	17.90	10.30	6.90	124.65	66.10	56.65	17.20	11.50
n	36.00	36.00	36.00	36.00	36.00	26.00	11.00	11.00	11.00	11.00	11.00	11.00
ES X	0.44	1.27	0.86	0.51	0.20	0.31	0.97	2.87	1.71	1.26	0.32	0.26

L A R V A S E.asper P I							L A R V A S E.asper I N G L A					
	PESO	L.T.	C.C.	L.C.	L.Cb.	A.Cb.	PESO	L.T.	C.C.	L.C.	L.Cb.	A.Cb.
\bar{X}	0.30	37.72	20.44	17.28	6.22	4.57	0.32	38.66	20.97	17.70	6.29	5.04
σ_{n-1}	0.17	7.38	3.75	3.75	1.14	0.76	0.21	9.96	4.90	5.10	1.62	1.05
Max.	0.75	53.75	27.95	26.05	4.00	6.12	0.64	53.75	28.65	25.10	9.05	7.00
Min.	0.06	24.50	13.95	10.40	8.80	3.15	0.06	22.80	12.60	9.30	3.70	3.00
n	53.00	53.00	53.00	53.00	53.00	53.00	21.00	21.00	21.00	21.00	20.00	15.00
ES X	0.02	1.02	0.52	0.52	0.16	0.11	0.05	2.23	1.10	1.14	0.37	0.28

S U B A D U L T O S + R.M.							L A R V A S S.salamandra					
	PESO	L.T.	C.C.	L.C.	L.Cb.	A.Cb.	PESO	L.T.	C.C.	L.C.	L.Cb.	A.Cb.
\bar{X}	1.07	65.45	35.97	29.48	8.63	6.88	0.43	39.30	21.77	17.52	6.92	6.03
σ_{n-1}	0.86	16.66	9.25	7.57	1.67	1.46	0.25	8.25	4.63	3.98	1.47	1.19
Max.	3.10	95.10	52.45	42.85	11.40	9.10	1.20	57.00	31.35	28.15	9.25	8.15
Min.	0.26	42.50	23.70	16.45	6.00	4.75	0.13	26.00	14.30	10.40	4.20	3.55
n	32.00	34.00	34.00	34.00	34.00	34.00	51.00	51.00	51.00	51.00	51.00	51.00
ES X	0.15	2.90	1.61	1.32	0.29	0.28	0.04	1.17	0.65	0.56	0.21	0.18

Tabla 1.1

Tabla 1.2

		t de Student			
		Peso	L.T.	C.C.	L.C.
Machos Pi/ Hembras Pi	t=	1.404	5.019	0.076	9.46
	g.d.l.	114	114	114	114
	Sign.	N.S.	p<0.001	N.S.	p<0.001
Machos Ingla/Hembras Ingla	t=	1.736	5.83	2.47	9.96
	g.d.l.	45	45	45	45
	Sign.	N.S.	p<0.001	p<0.02	p<0.001
Machos Pi/Machos Ingla	t=	3.93	3.19	0.56	2.08
	g.d.l.	94	94	94	94
	Sign.	p<0.001	p<0.002	N.S.	p<0.05
Hembras Pi/Hembras Ingla	t=	4.41	4.68	4.34	4.72
	g.d.l.	65	65	65	65
	Sign.	p<0.001	p<0.001	p<0.001	p<0.001

2 COMPONENTE TROFICO DEL NICHU:

2.1 Material y métodos:

2.1.1 Ecología trófica:

Para el estudio de la ecología trófica se han utilizado principalmente los contenidos gástricos provenientes de los ejemplares capturados con tal fin en ambos torrentes a partir de la primavera de 1984.

El muestreo se realizó con una periodicidad mensual, capturándose ejemplares de ambos sexos. Durante 1982 y 1983 no se muestreó específicamente para el análisis de la dieta pues en este periodo se estaba llevando a cabo el estudio de la dinámica poblacional utilizando técnicas de captura-recaptura. No obstante, aquellos ejemplares que murieron fortuitamente (principalmente por anoxia) durante el periodo de marcado, se añadieron a la muestra para el estudio de la dieta.

El total de capturas de ejemplares de la población se condicionó a que no superara en ningún caso el 5% del valor estimado a priori del tamaño de la población, evitándose así una incidencia demasiado grande sobre ella.

La captura de ejemplares para el estudio de la dieta se realizó fundamentalmente durante 1984 y 1985, completándose durante 1986 el muestreo para aquellos meses poco representados. Sin embargo para algunos meses no hay representación (tabla 2.1), o bien esta es escasa debido en gran parte, al régimen torrencial de estos cursos de agua y a lo imprevisible de la meteorología que hace casi imposible predecir en que condiciones se encontrará el torrente durante el muestreo. Logicamente la falta de muestra durante los meses invernales no se debe a las crecidas sino a que los ejemplares de E. asper están invernando.

Como el estudio de dinámica poblacional únicamente se realizaba con los adultos de tritón pirenaico, los subadultos y los ejemplares larvarios de E. asper y S. salamandra se muestrearon desde la primera campaña (agosto de 1982) aún así algunos meses están infrarrepresentados (tabla 2.1) debido a la gran dificultad que presenta su captura.

Los ejemplares adultos y subadultos se capturaron a mano mientras que para las clases larvarias se contó con la ayuda de un salabre de 0,5 mm de luz de malla. Todos se capturaron hacia mediodía para que de esta forma el número de horas teóricas que cada tritón posee para buscar, capturar e ingerir las presas fuera el mismo para todos. Tras la disección, los tractos digestivos completos se conservaron en alcohol de 65 grados hasta el momento de su análisis.

En el análisis de la dieta únicamente se han utilizado

los estómagos, ya que el sesgo de información en la cuantificación de las presas en intestino y cloaca puede ser importante. Se evita así infra o supervalorar algunas categorías de presas según presenten más o menos partes duras y por tanto sean digeribles con mayor o menor velocidad y grado.

E. asper es una especie que presenta una digestión química lenta, consecuencia lógica de la temperatura a la que está se realiza, por tanto las presas llegan al intestino muy deterioradas mecánicamente. Lo ideal es realizar el estudio de la alimentación solo con los contenidos estomacales, teniendo en cuenta además que ya en el extremo terminal del estómago (región pilórica) las presas se presentan ya bastante alteradas y en muchos casos resulta difícil la diagnosis y cuantificación de esta porción del contenido.

En la tabla 2.1 figura el número de estómagos analizados por meses para adultos, subadultos y larvas de E. asper y ejemplares larvarios de S. salamandra.

El elevado número de estómagos en los meses de julio, agosto y setiembre se debe a la adición de los individuos muertos por anoxia durante la manipulación de los ejemplares en el periodo de marcado, captura y recaptura. Durante estos tres meses es cuando se produce una mortandad fortuita mayor debido a que las altas temperaturas externas provocan rápidamente la muerte de los ejemplares durante su transporte.

Para realizar el análisis de la dieta, se procedió a efectuar una incisión longitudinal en el estómago, vaciándose a continuación su contenido en una placa de Petri con A-65^o, en cuyo fondo se encontraba adosado un retículo de 50x50 mm para la clasificación por tallas de las presas. Todas estas operaciones se realizaron bajo la lupa binocular. La separación y disgregación del material se realizó con la ayuda de un par de pinzas de punta fina y no aserradas.

Tanto para la identificación como para el conteo de los distintos tipos de presas hallados, se ha procurado siempre elegir las piezas más características, menos digeribles y más fácilmente individualizables, siempre y cuando el ejemplar no estuviera en buen estado.

A continuación se da una relación de las distintas piezas anatómicas utilizadas con tal fin para los diferentes tipos de presa.

Lumbricimorfos: quetas (epidérmicas).

Estilomatóforos: restos de concha, animal entero.

Pseudoescorpiones: prosoma, quelíceros y pedipalpos.

Araneidos: prosoma, opistosoma y quelíceros.

Opiliones: prosoma, opistosoma y quelíceros.

Acaros: prosoma (gnatosoma), disposición de las patas

en relación a la forma del cuerpo.
Diplópodos: número de apéndices por segmento.
Quilópodos: número de apéndices por segmento.
Colémbolos: furca, apterigosis (falta de alas).
Efemeróteros: cercos caudales, branquias abdominales, uñas o garras simples.
Plecópteros: cercos caudales, branquias y uñas o garras dobles.
Ortópteros: Cápsula cefálica y tercer par de patas.
Dermápteros: furca caudal, torax y cápsula cefálica.
Coleópteros: elitros, pronoto y cápsula cefálica.
Megalópteros: mandíbulas, filamentos branquiales (traqueobranquiales) y apéndice terminal del abdomen.
Tricópteros: cápsula cefálica, branquias, gárfios caudales, escleritos torácicos (placas esclerificadas).
Lepidópteros: número de apéndices de la larva, morfología de la cabeza, escamas y espiritrompa.
Dípteros: cápsulas cefálicas y balancines.
Himenópteros: alas y cápsula cefálica.
Heterópteros: pronoto, elitroides y cápsula cefálica.
Ostrácodos: valvas.
Copépodos: animal entero.
Urodelos: piel y restos esqueléticos (hiomandibular).

Una vez identificadas y agrupadas todas las distintas piezas anatómicas se procede a su conteo, el cual se realiza por el método de números mínimos (Vericard y Escarré, 1976) añadiendo el resultado al conjunto de presas enteras ya contabilizado y clasificado previamente.

Cada individuo del contenido se clasificó hasta el nivel taxonómico más bajo posible y si éste no alcanzaba el nivel de orden se incluía dentro de la categoría de no identificados. Al tiempo a cada presa se le asignaba una talla con una precisión de 1 mm para adultos y subadultos y 0,5 mm en los estadios larvarios de E. asper y S. salamandra. Para el tratamiento estadístico de los resultados, las presas se han analizado bajo dos perspectivas totalmente distintas.

Por una parte se han agrupado según categorías taxonómicas y por otra según la clase de talla a la que pertenecían, obteniéndose de esta forma dos matrices tróficas que nos informan en su análisis sobre aspectos muy diferenciados en la dieta.

La clasificación en categorías taxonómicas nos informa acerca de cual o cuales son los tipos de presas que adquieren una mayor importancia en la dieta individual y poblacional, mientras que el análisis por tallas nos dice sobre que tallas de presas incide preferencialmente la depredación con independencia de su grupo taxonómico.

En el tratamiento taxonómico de la dieta, tanto numérico como en biomasa las presas se han agrupado según categorías taxonómicas de nivel de orden. La asunción de dicho nivel obedece a dos razones fundamentalmente:

- La imposibilidad de identificar todos los elementos hasta jerarquías más próximas a especie.
- La necesidad de establecer un nivel homogéneo en relación a los requerimientos de cálculo para los índices empleados, que tienen un elevado componente jerárquico (PIELOU, 1975; RUIZ y JOVER, 1983).

Sin embargo, aquellos taxones que presentaban presas de forma de vida muy diferentes, se han considerado como categorías de presa distintas. Así efemerópteros, plecópteros, tricópteros, dípteros y coleópteros, poseen formas adultas terrestres y larvarias acuáticas lo que justifica la separación en estas dos categorías a cada uno de estos órdenes.

2.1.1.1 Elección de los índices y su cálculo:

En los estudios de ecología trófica usualmente se utilizan una serie de índices y estadísticos, muchos de los cuales no describen convenientemente la importancia de cada tipo de presa, o bien sólo nos informan sobre un determinado aspecto de la dieta. Este puede ser el caso de los porcentajes numéricos y de presencia y aún la combinación de ambos (aunque con valores separados). Se ha de destacar que la importancia del porcentaje de presencia radica en que analiza la presencia o ausencia de un determinado tipo de presa en los distintos estómagos analizados, aspecto que no tienen en cuenta los porcentajes numéricos o en volumen, que se calculan sobre el total acumulado. Por otra parte estos índices nos informan acerca de la abundancia relativa de los distintos tipos de presa, aspecto que el porcentaje de presencia desatiende por completo (RUIZ y JOVER 1981,1983). Por ello sería deseable utilizar un tipo de índice que tuviera en cuenta tanto la abundancia relativa como su porcentaje de presencia.

En el presente estudio se han desestimado tanto el porcentaje en volumen como el volumen del estómago ya que estas variables dan más o menos importancia a unas presas según lo digeridas que éstas se presenten (según el volumen que ocupen en el estómago en el momento del análisis). Este sesgo puede corregirse asignando a cada fracción de presa el volumen del animal al que corresponde, pero en tal situación es mucho más rentable asignar cada tipo de presa un valor medio en biomasa real.

Con la finalidad de definir los intervalos de talla para cada taxón-presa y así asignar una biomasa media a cada segmento, se analizó la distribución de frecuencias por clase de talla del total de contenidos estudiados.

Cuantos más intervalos se consideren en cada categoría de presa, más fidedigna será la asignación de biomasa a una presa y por tanto más reales los resultados obtenidos.

Los valores de peso se han considerado siempre en peso seco, ponderando de esta manera la variación de peso en la presa debido al mayor o menor contenido de agua.

2.1.1.1.1 Indices descriptivos:

Para el estudio de la ecología trófica del tritón pirenaico se han calculado los siguientes índices:

% Replección

Nos informa acerca del número de estómagos que presentan al menos una presa y es una estima relativa de la actividad alimentaria de depredación (con éxito) en la población. Indirectamente puede perfilar la disponibilidad de alimento en el medio.

%N Porcentaje numérico de taxón-presa

Es una estima de la proporción relativa de una categoría de presa respecto al total en número. Sin embargo este índice iguala en importancia a una presa grande y otra pequeña.

%B Porcentaje en biomasa

Estima la proporción relativa de una categoría de presa respecto al total en peso. Hay que hacer notar que el peso no siempre es el mismo para cada tipo de presa, ya que se recuerda que éstos están configurados sobre el taxón de orden, y por tanto pueden concurrir según las especies, diferencias notables de peso. No obstante, al subdividir cada tipo de presa en varios intervalos de talla las variaciones pluriespecíficas quedan muy atenuadas.

%T Porcentaje de talla

Estima la representación porcentual de una determinada clase de talla respecto al conjunto. En realidad se asimila al %N con la diferencia de aplicarse a una categoría de talla determinada.

%P Porcentaje de presencia

Estima la proporción relativa de estómagos que contienen un tipo de presa respecto al total de estómagos examinados. Nos informa acerca del carácter habitual o no de una presa.

Indice de Simpson ($\lambda = \sum p_i^2$)

Este índice es de sumo interés, puesto que tiene en cuenta tanto filas como columnas de la matriz trófica, ya que halla la proporción de cada tipo de presa (fila) en todos los estómagos (columnas) de la matriz y las va sumando. De este modo se comporta combinando tanto las estimas de presencia-ausencia (%P), como la abundancia

relativa de cada tipo de presa ($\%N$, $\%B$), y es por ello uno de los mejores para este tipo de estudios (RUIZ y JOVER, 1981, 1983, RUIZ, 1985, LLORENTE et al, 1986).

Representa el grado de dominancia o concentración de una categoría de presa, midiendo la probabilidad de que dos individuos cualesquiera de la colección de presas tomados al azar y de modo independiente, pertenezcan a la misma categoría (PIELOU, 1975), es decir, es una medida de la habitualidad esperada del suceso "pertenecer a una categoría de presa", e intuitivamente ya denota su carácter de parámetro opuesto a la diversidad.

Además el índice es óptimo para que al serle aplicada las biomazas correspondientes a cada tipo de presa, discrimine la dependencia energética del depredador respecto a los distintos tipos de presa que consume. De la misma forma discrimina las tallas principales sobre las que incide la depredación. Por ello se ha calculado tanto N (valor de aplicado a la matriz trófica numérica) como B (valor de correspondiente a la matriz trófica de biomasa), como T (valor de correspondiente a la matriz trófica de tallas). El rango de valores entre los que oscila este índice es de cero cuando una categoría de presa no está representada en ningún estómago, y " N " (número de estómagos) cuando sólo existe esta categoría de presa en todos los estómagos (entonces $\sum P_i^2$ siempre es 1, con lo que el sumatorio toma el valor de N).

De esto hay que inferir que, puesto que λ es dependiente del tamaño de la matriz, los valores que toma en cada caso sólo son comparables dentro de cada matriz. Para establecer comparaciones entre matrices se ha calculado λ'_N , λ'_B y λ'_T , siendo $\lambda' = \lambda/N \times 100$; y para confeccionar los esquemas de variación de la dieta a lo largo del año se han tenido que referir todos los valores, a una misma escala, y ello conduce al cálculo de $\lambda'' = \lambda'/\sum \lambda' \times 100$, obteniéndose, pues, los correspondientes valores de λ''_N , λ''_B y λ''_T .

Con todo ello se puede configurar, pues, tanto el espectro trófico de la población vertebrada acuática de los dos valles, como la dependencia de ésta respecto a cada tipo de presa (en número, biomasa y talla) durante el mismo período, lo que nos permitirá analizar la rentabilidad del sistema para dicha población en conexión con los distintos eventos que en tal enclave se suceden (conviene recordar que se trata de un sistema fluctuante de régimen discontinuo), así como el grado de solapamiento intra e interespecífico de este componente del nicho trófico.

A partir de los valores de λ'' obtenidos, se puede estructurar de una forma jerárquica la dieta. Para ello se han subdividido las presas en cuatro categorías: Presas fundamentales, secundarias, accesorias y accidentales. Para incluir cada presa en una u otra categoría se siguió el siguiente criterio: se toma el valor de λ'' más elevado obtenido y se porcentúan todos los demás respecto a él. Si

el porcentaje de la λ'' de una presa queda incluido entre el 75 y el 100% del valor de la λ'' máxima ésta pasa a ser una presa fundamental juntamente con la de λ'' máxima. Si se incluye entre el 50 y el 75% es una presa secundaria. Entre el 25 y el 50% accesoria y entre el 5 y el 25% accidental. De esta forma se estratifica y jerarquiza la dieta de la forma lo más objetiva posible.

2.1.1.1.2 Indices de amplitud de nicho trófico:

La amplitud del nicho trófico y el correspondiente análisis de la variabilidad en el aprovechamiento de los recursos que éste brinda, se ha estimado mediante cálculos de la diversidad trófica.

Para ello se ha utilizado la metodología desarrollada por RUIZ y JOVER (1981 b, 1983) y RUIZ (1985), que se basa en el modelo de PIELOU (1966, 1975), HURTUBIA DICASTRI (1972) y HURTUBIA (1973), adecuado y ampliado por los primeros autores (op. cit.).

Las diversidades se suelen medir mediante la expresión de Shannon-Weaver

$$H_S = - \sum P_i \times \log_2 P_i$$

Sin embargo, la aplicación de esta fórmula al estudio de contenidos gástricos es criticable, fundamentalmente por dos razones, de las cuales la primera es aplicable a cualquier índice de diversidad, y la segunda más específica.

A) El estimador H_S es sesgado (Basharin, 1959). El sesgo se puede tener en cuenta, pero sólo en el caso de que se conozca el número total de especies de toda la comunidad de presas (S^*), mientras que a menudo sólo se conoce el número de especies que están representadas en la muestra, dando lugar a error, por defecto, en la apreciación de dicho valor.

B) El uso de H_S entraña la asunción tácita de que el contenido de los estómagos estudiados constituye una muestra al azar de la comunidad de presas, cuya diversidad se va a estimar. Esto no se puede afirmar en nuestro caso, ya que si bien los individuos han sido muestreados al azar, el contenido de sus estómagos obedece a causas bien distintas.

Por ello diversos autores han aplicado a estos estudios un método ideado por Pielou (1966), para medir diversidades en cuadrados de vegetación herbácea. La principal similitud entre el contenido de un cuadrado de vegetación herbácea y el de un estómago es que ambos contenidos no son al azar. La diversidad se calcula entonces según el índice de Margalef (1958) que se basa en la expresión de Brillouin:

$$I_{mg} = (1/N) (\log_2 N! - \log_2 N_i!)$$

El método consiste (Hurtubia Dicastri, 1972; Hurtubia, 1973) en listar los estómagos y su contenido ordenándolos al

azar, y numerarlos de 1 a n. La estima de la diversidad poblacional puede hacerse entonces de tres maneras, a través de la diversidad trófica media:

$$H = 1/n \sum H_k$$

Pero esta diversidad trófica no es representativa de la diversidad trófica de la población depredadora, pues la información ha sido discrecionalizada, ya que se obtienen valores individuales que reflejan sólo parte de las presas potenciales para la población.

Otro sistema sería calcular la diversidad total acumulada H_2 , es decir, considerar el contenido de los distintos estómagos como un acúmulo en un sólo estómago. Sin embargo de este modo perdemos información sobre la utilización potencial de la comunidad de presas por la población depredadora.

Y por fin, el método aquí utilizado, que se basa en ir acumulando un estómago tras otro, de modo que la función H_k tiende a aumentar a medida que aumenta k (nº de estómagos acumulados), aunque no necesariamente de modo monótono, y, con tal de que k sea lo suficientemente grande, la función H_k tomará forma asintótica cuando se haya acumulado suficiente número de estómagos como para rendir una "representación" de toda la comunidad (se satura la información).

Este punto, a partir del cual la función se torna asintótica, se denomina punto "t". A partir de él cualquier valor H_k puede tomarse como un estimador de la diversidad trófica poblacional. De este modo el valor que define dicha diversidad (y por tanto la amplitud del nicho trófico) viene dado por:

$$H_p = 1 / n-t \times \sum h_k$$

Donde H_p es la diversidad trófica poblacional, t es el valor de K en que se satura la información y h_k el incremento de la diversidad que supone añadir un nuevo estómago a la muestra desde t+1 hasta n, y se calcula según:

$$\frac{N_k H_k - N_{k-1} H_{k-1}}{N_k - N_{k-1}}$$

Donde N_k es el número de presas contenidas en los k estómagos acumulados, y H_k el valor de la diversidad trófica acumulada para k estómagos, N_{k-1} y H_{k-1} tienen idéntica significación pero aplicados al estómago anterior.

Como se puede observar, este método permite apreciar la diversidad, aún potencial, de la comunidad de presas utilizada por la población depredadora, incorporando los estómagos uno a uno, y en este sentido se recibe más información sobre el contenido en presas de un próximo estómago que la que se recibe tratando la muestra

directamente como un todo (H_2), o bien considerando cada estómago por separado (H).

Sin embargo, el método hace gala de dos inconvenientes notables:

1) Sólo rinde una línea al enfrentar gráficamente la función H_k frente a K , que es la correspondiente a la ordenación, cambia también la expresión gráfica de H_k/K . Así, al dar una sola ordenación, se predetermina la solución de entre las muchas existentes. Lloyd et al. (1968) sugieren que dicho inconveniente se puede soslayar haciendo varias ordenaciones al azar, y tomando el valor medio de las soluciones obtenidas como estimador definitivo. Sin embargo, es obvio que tal proceder sólo permite una somera aproximación, por lo demás ciertamente engorrosa, por la cantidad de cálculos que requiere.

2) La segunda objeción se refiere a la determinación del punto "t" (punto a partir del cual se satura la información). Se ha observado que este punto es dependiente de la ordenación dada, ya sea cual sea el tamaño de la muestra si los estómagos de mayor diversidad individual se sitúan al principio de la serie, se obtendrá, con seguridad, una función adecuada, que tomará forma asintótica a partir de algún punto, permitiendo la aplicación del método. En caso contrario (si los estómagos con mayor diversidad individual se sitúan al final de la serie), la curva resultante no tomará forma asintótica, siendo entonces imposible fijar un punto "t" a partir del cual estimar el valor de H_p ; por ello el método es inaplicable.

Para salvar dichas objeciones se ha utilizado una variación del modelo que las solventa de modo sencillo:

1º Se calcula la relación de diversidades individuales de la colección de estómagos.

2º Se ordenan éstos de mayor a menor diversidad, y viceversa.

3º Se calcula la función que describen ambas ordenaciones (H_k/K), y como sea que el valor de la diversidad acumulada total H_2 tiene que ser el mismo, se obtienen dos curvas confluentes en el valor H_2 que delimitan un espacio entre ambas.

Estas dos curvas acotan aproximadamente los límites superior e inferior de todas las ordenaciones posibles que cabe realizar con la muestra que se estudia, delimitando por tanto la superficies de variación de la diversidad trófica poblacional (amplitud del nicho trófico poblacional). Además la curva que representa el límite superior (correspondiente a la ordenación mayor-menor) toma forma asintótica, por lo que puede convenientemente ser utilizada en el método original para fines comparativos, sin duda alguna punto en el que recae su mayor interés.

En cuanto al área que delimitan las dos curvas, corresponde, como ya se ha indicado, a la superficie de variación de la diversidad trófica poblacional del colectivo estudiado y puede asumirse que de algún modo nos indicará las posibilidades que ofrece el sistema para que se produzca segregación individual, en relación a la variabilidad en el aprovechamiento de los recursos tróficos.

El cálculo de H_p se realiza sobre la curva superior que es la que adquiere un carácter asintótico más rápidamente. La determinación del punto (t) a partir del que debe calcularse la media de incrementos de diversidad (H_p) se realiza teniendo en cuenta que cuanto mayor es el número de incrementos más exacto es el valor, pero considerando también que cuanto más estabilizada esté la curva superior y más estrecha sea el área comprendida entre las dos curvas (menor dispersión), más preciso es el cálculo de H_p .

El valor de H_p corresponde a un valor estadístico de la diversidad (varianza) y es sensible a las pautas de agregación de las presas en los distintos contenidos. Este fenómeno, es detectable por H_p (PIELOU 1966 a y b) debido a que incorpora los estómagos uno a uno y por tanto es sensible al grado de incertidumbre que aporta la incorporación de cada nuevo estómago a la muestra. Así pues el valor de H_p está estrechamente relacionado con el concepto de "pattern diversity" de PETERSON 1976. Es decir que H_p es un estimador que tiene en consideración los distintos pattern de agregación que presenta cada estómago, y en este sentido es obvio que la incorporación de nuevos estómagos que presenten una composición de presas determinado y distinto (pattern propio) aumenta la incertidumbre en la medida que aumenta el valor de H_p .

Este valor de H_p puede compararse con H_z , insensible a estos pattern, observando de esta forma el comportamiento trófico de la población. En este supuesto podemos encontrarlo con tres situaciones distintas:

- Si $H_p > H_z$ podemos considerar que existe una segregación trófica interpoblacional. Es decir que cada estómago presenta una composición de presas propia y bien diferenciada de los otros contenidos (patterns propios y distintos).

- Si $H_p = H_z$ nos encontramos ante una situación en la que la composición de presas en los distintos estómagos es muy similar y por tanto no existe una segregación trófica, muy al contrario, manifiesta un cabalgamiento o solapamiento total del nicho trófico poblacional.

- Cuando $H_p < H_z$, se entiende que al acumular un estómago tras otro disminuye la incertidumbre sobre la composición de las presas de un próximo estómago frente a la incertidumbre que resulta de

la determinación de una presa entre la colección obtenida al reunir las todas en un hipotético gran estómago poblacional (H_2). Es decir que existe la dominancia de algún o algunos recursos tróficos, dominancia que se acentúa a medida que aumenta la colección de estómagos (RUIZ, 1985).

Otro índice de amplitud de nicho trófico utilizado en el índice de LEVINS (1968):

$$B = (\sum p_i^2)^{-1}$$

Donde p_i es la proporción de un determinado tipo de presa. En realidad no es más que el inverso del índice de Simpson o lo que es lo mismo otra estima de la diversidad.

Este índice, sin embargo se ha aplicado sobre λ " en tanto por uno, estimando así de una forma más sencilla la amplitud del nicho, y tiene la ventaja de que al aplicarse sobre λ ", incorpora todas las propiedades del índice de Simpson. La utilización del índice B, en contraposición a los índices derivados de la teoría de la información (PIELOU, 1966; HURTUBIA, 1973) tiene diversas ventajas entre las que destacan su facilidad y rapidez de cálculo (HESPENHEIDE, 1975). Además dicha expresión constituye el denominador de la fórmula de solapamiento de nicho trófico de PIANKA (1971, 1973 y 1978).

2.1.1.1.3 Indices de solapamiento:

Otro objetivo en el estudio de la ecología trófica de E. asper es el análisis del solapamiento de las dietas de las distintas fracciones en que se han subdividido las poblaciones estudiadas. Los resultados que aquí se obtengan, pueden relacionarse con el concepto de competencia, más si consideramos que un sistema torrencial de montaña media, de carácter claramente oligotrófico, los recursos son limitados al menos en la mayor parte del año.

Sin embargo, la concomitancia entre solapamiento y competencia no es claro. A priori, cabría pensar que cuando dos conjuntos de organismos de la misma o de distinta especie presentan sus dietas solapadas, compiten en mayor o menor grado. Claro está que en un análisis más profundo se llega fácilmente a la conclusión de que, en sí, el solapamiento de los nichos, no requiere la existencia de competencia (PIANKA, 1982); más aún, en muchos casos, un alto grado de solapamiento puede a menudo estar relacionado con una reducción de la competencia. Al igual que un bajo solapamiento puede ser la consecuencia de una fuerte competencia que provoque una exclusión mutua del nicho. Consecuentemente, en cada momento, la relación entre solapamiento y competencia dependerá de la tasa de demanda y/o el grado de saturación del medio (PIANKA op cit.). Logicamente, las situaciones de fuerte competencia se dan con altas tasas de demanda y elevados grados de saturación, que pueden reflejarse tanto en un solapamiento alto como

bajo.

Otro aspecto muy importante a tener en cuenta es la puntual medida de solapamiento que se realiza. El nicho trófico se desglosa en multitud de componentes, de los que tan sólo se analizan unos pocos. Existen un componente taxonómico, de tallas, temporal, espacial, jerárquico, etc. que en conjunto conforman el nicho y que tienen su mayor o menor peso en el nicho trófico. En esta situación es el investigador, quien a tenor de los resultados y sus observaciones, escoje la situación que en su opinión se ajusta más a la realidad.

Como método indirecto de estima de la competencia y de las interacciones existentes entre poblaciones, el solapamiento es uno de los parámetros ecológicos más frecuentemente utilizados en los análisis de la dieta (PEREZ MELLADO, 1982, DIAZ-PANIAGUA, 1985, LIZANA et al, 1986). Este puede determinarse a "grosso modo" de forma visual, sin embargo es mucho más interesante trabajar con un índice que nos estime cuantitativamente este solapamiento.

En la bibliografía existen diversos índices que intentan hacer una estima lo más real posible del solapamiento (MORISITA, 1959; HORN, 1966; SCHOENER, 1968 y PIANKA, 1973). La mayor parte de ellos son aproximaciones probabilísticas, es el caso de los índices de SCHOENER (1968), PIANKA (1973) y MORISITA (HORN 1966); mientras que otros se basan en la teoría de la información, como el de HORN (1966).

Recientemente, LINTON et al (1981) comparan mediante un modelo teórico los cuatro índices de solapamiento más utilizados. Según estos autores, los índices de Pianka, Horn y Morisita se comportan de una forma virtualmente idéntica. Una de las conclusiones más interesantes a la que llega dicho estudio, es la de establecer intervalos de fiabilidad de los distintos índices. Así, entre el 7 y el 85% de solapamiento, es el índice de Schoener el que ofrece una estima más ajustada. Los otros, falsean sustancialmente la realidad, sobreestimando por lo general el solapamiento real (LINTON et al op. cit). Los cuatro índices, tienen un comportamiento similar entre el 85 y el 90% mientras que por debajo del 7% y por encima del 90% los índices de Schoener y Horn son malos estimadores.

A tenor de estos resultados, se decidió utilizar el índice de Schoener como estimador principal, complementando secundariamente con el de Pianka para los casos antes descritos.

Los índices utilizados son pues:

$$\text{Schoener (1968) } R_o = 1 - 1/2 \sum | p_{ij} - p_{ik} |$$

$$\text{Pianka (1973) } R_o = \frac{\sum p_{ij} \cdot p_{ik}}{\sqrt{\sum p_{ij}^2 \cdot \sum p_{ik}^2}}$$

Donde p_{ij} y p_{ik} son los porcentajes de utilización del recurso i en los j y k items comparados.

En nuestro caso debe sustituirse p_{ij} y p_{ik} por λ''_{ij} y λ''_{ik} respectivamente, ya que aunque en la mayor parte de la literatura, estos índices se aplican directamente a los %N, las ventajas que incorpora el índice λ^* hace más aconsejable su utilización. De esta forma, se obtiene una imagen mucho más real de este solapamiento, al considerar tanto las filas como las columnas de la matriz trófica; evitando así el error que pueda ocasionar la sobrerrepresentación de una determinada presa en uno o unos pocos estómagos (presas con %P bajos y %N elevados).

El análisis del solapamiento, se ha realizado en nuestro caso desde dos componentes del nicho trófico distintos. Por una parte se ha estimado éste desde una perspectiva numérica, analizando si la distribución de taxones es igual en las dos dietas comparadas, y por otra desde el análisis de las tallas de las presas viendo, al compararlo con el tratamiento anterior, si el solapamiento se produce en los tipos de presa, en las tallas, en ambos a la vez o en ninguno.

Para comparar, tanto numéricamente como en tallas, si las distribuciones de presas en dos dietas determinadas son significativamente iguales o distintas, se ha utilizado la prueba de X^2 . Obviamente, cuando el solapamiento es bajo el estadístico X^2 nos separa significativamente las dos dietas, ahora bien, cuando los índices son elevados (>70%) este test nos clasifica si este solapamiento se produce con distribuciones similares o no.

En otro ámbito del estudio de la ecología trófica, también se ha analizado la relación existente entre el tamaño del depredador y de la presa. Para ello se ha utilizado el test de correlación de Spearman confrontando la longitud cabeza-cuerpo con la talla media de las presas del contenido de ese depredador. La talla máxima y mínima de las presas se han omitido en el análisis debido al carácter casual de este suceso.

2.2 Resultados:

2.2.1 Análisis de la dieta de E. asper:

En este capítulo se describen cualitativa y cuantitativamente la dieta de E. asper en las dos poblaciones estudiadas, analizando al mismo tiempo las velocidades intra e inter poblacionales existentes, con la finalidad de enmarcar lo más claramente posible el nicho trófico del tritón pirenaico en el ecosistema fluvial de la montaña media. Con la misma finalidad se han analizado las dietas de las especies simpátricas: S. salamandra y S. trutta fario.

Este objetivo se ha abordado desde tres perspectivas bien diferenciadas. Por una parte el análisis numérico que nos informará sobre que categorías de presas son porcentualmente las dominantes o importantes, por otra el análisis en biomasa nos muestra aquellas presas energéticamente más importantes, y por otra el estudio de la dieta por clases de talla nos indicará sobre que tamaños de presas se centra la depredación.

2.2.1.1 Relación de presas:

En este epígrafe se presentan y comentan las distintas presas halladas en los contenidos de E. asper, S. salamandra y S. trutta fario analizados. Siempre que ha sido posible la diagnosis de la dieta se ha realizado hasta el nivel taxonómico de especie.

Listado taxonómico de las presas:

Tipo Platelminos:

- Clase Turbellarios
- Orden Triclados
- Familia Dugesiidae
- Dugesia sp

Tipo Anélidos:

- Cl. Oligoquetos
- O. Opisthoforos (Lumbricimorfos en la matriz trófica)
- F. Lumbriculidae
- no id.

Tipo Moluscos:

- Cl. Gasterópodos
- Infraclase Pulmonados
- O. Estilomatóforos
- F. Helicidae
- no id.

Tipo Artrópodos:

- Subtipo Quelicerados
- Cl. Arácnidos
- O. Pseudoescorpiones
- O. Arácnidos
- F. Licosidae
- O. Opiliones

- O. Acaros
 - F. Hidrácnicos
- SubT. Mandibulados
 - Cl. Miriápodos
 - SuperO. Diplopodos
 - O. Polidesmidos
 - F. Polidesmidae
 - O. Julimorfos
 - F. Julidae
 - SuperO. Quilópodos
 - O. Litobiomorfos
 - O. Escolopendrimorfos
 - O. Geofilomorfos
 - Cl. Insectos
 - Subclase Apterigotos
 - O. Colémbolos
 - SubCl. Pterigógenos
 - Sección Paleópteros
 - SuperO. Efemerópteros
 - O. Efemerópteros
 - F. Polymitarcidae
 - Ephoron virgo
 - F. Potamanthidae
 - Pottamanthus luteus
 - F. Heptageniidae
 - Ecdyonurus angelieri
 - E. lateralis
 - Epeorus torrentium
 - F. Siphonuridae
 - Siphonurus sp
 - F. Baetidae
 - Baetis sp
 - Sección II Neópteros Polineópteros
 - SuperO. Ortopteroideos
 - O. Plecópteros
 - SO. Filipalia
 - F. Taeniopterygidae
 - Rhabdiopterix
 - F. Nemouridae
 - Nemoura erratica
 - N. cambrica
 - Protonemura
 - P. vandeli
 - F. Leuctridae
 - Leuctra leptogaster
 - F. Capniidae
 - Capnia sp
 - Capniopsis schileri
 - SO. Setipalia
 - F. Perlodidae
 - Perlodes
 - F. Perlidae
 - Dinocras ferreri
 - D. klapaleki

- O. Ortópteros
 - F. Acrididae
- SuperO. Dermapteroides
 - O. Dermápteros
 - F. Forficulidae
 - Forficula sp
- Sección III Neópteros Oligoneópteros
 - SuperO. Coleopteroides
 - O. Coleópteros
 - F. Dytiscidae
 - SF. Ditiscinae
 - Yola sp
 - Platambus sp
 - Cuignotus sp
 - Ditiscus sp
 - Agabus sp
 - Oreodytes sp
 - F. Hygrobiidae
 - Hygrobia sp
 - F. Hydrophilidae
 - Hydrophilus sp
 - F. Hydrochidae
 - Hydrochus sp
 - F. Helodidae
 - Helodes sp
 - F. Carabidae
 - Carabus aureus
 - no id.
 - F. Tenebrionidae
 - F. Stafilinidae
 - F. Eubriidae
 - SuperO. Neropteroides
 - O. Tricópteros
 - F. Rhyacophilidae
 - Rhyacophila sp
 - F. Limnephilidae
 - SubF. Limnephilinae
 - Tribu Stenophylacini
 - Stenophylax sp
 - F. Hydropsichidae
 - F. Beraeidae
 - Beraeodes sp
 - F. Odontoceridae
 - Odontocerum
 - F. Philopotamidae
 - F. Ecnomidae
 - Ecnomus sp
 - F. Polycentropodidae
 - O. Lepidópteros
 - F. Zigaenidae
 - Zigaena sp
 - no id
 - O. Dípteros
 - SO. Nematoceros
 - F. Tipulidae
 - Tipula sp

otros

F. Limonidae
 F. Psychodidae
 F. Dixidae
 Dixa sp
 F. Culicidae
 F. Simuliidae
 Simulium sp
 F. Chironomiidae
 SF. Tanypodinae
 SF. Chironominae
 F. Ceratopogonidae
 SO. Braquiceros
 F. Stratiomyidae
 F. Empididae
 SF. Atalantinae
 F. Dolichopodidae
 F. Tabanidae
 F. Atericidae

(Rhagionidae)

Aterix sp
 F. Muscidae
 Musca sp
 SuperO. Himenopteroides
 O. Himenopteroides
 SO. Apócritos
 F. Cinipidae
 Diplolepis rosae
 F. Formicidae

Sección IV Neópteros Paraneópteros

SuperO. Hemipteroides
 O. Heterópteros
 SO. Geocóridos
 F. Hydrometridae
 Hydrometra sp
 F. Veliidae
 Velia sp
 O. Homópteros
 F. Cicadidae

Cl. Crustaceos
 O. Isópodos
 F. Oniscoidae
 Oniscus sp
 O. Ostrácodos
 F. Ciprididae
 Heterocypris sp
 O. Copépodo
 Cyclops sp

Tipo Cordados
 Subtipo Vertebrados
 Cl. Anfibios
 O. Urodelos
 F. Salamandridae
 Salamandra salamandra
 Euproctus asper

2.2.1.2 Características topo-ecológicas de las presas:

Las presas que se han identificado en los contenidos estomacales analizados, pertenecen en su mayoría al medio potámico o bien están muy relacionadas con el ecotono agua-tierra.

Los grupos acuáticos consumidos son principalmente epibentónicos (larvas de plecópteros, efemerópteros, tricópteros y coleópteros), endobentónicos (lumbrícidos) o bien forman parte del tectoplancton del plocon (larvas de simúlidos y quironómidos). Otras presas habitan la película superficial del agua en la interfase aire-agua y forman parte del epineuston. Los taxones pertenecientes al medio terrestre están representados por especies que habitan frecuentemente las orillas del curso del torrente. Faltan casi por completo organismos pertenecientes al necton debido principalmente al handicap que supone la energía cinética del agua para la presencia de estos grupos. Únicamente algunos copépodos y ostrácodos deben habitar las zonas más remansadas del torrente y las propias larvas de urodelos que deben considerarse tanto como parte del necton como del bentos. De difícil evaluación es la importancia del sirton (organismos derivantes) en la dieta, aunque en muchos casos las especies terrestres presentes en los contenidos, muy probablemente provengan del sirton.

Los organismos epibentónicos representados principalmente por las larvas de plecóptero, efemeróptero, tricóptero y coleóptero, presentan claras diferencias ecológicas entre sí.

Las larvas de efemeróptero son mayormente limnófilas y micrófagas de superficie, raspando la superficie de las piedras y bloques sumergidos (Margalef 1983). Son andadoras y al situarse en la superficie de las rocas, deben ocupar las zonas más remansadas del torrente. Existen no obstante algunas especies de cuerpo aplanado que están adaptadas a la fuerte corriente (reofilia), como en el caso de la familia Heptagenidae, capaces de pegarse al sustrato como verdaderas ventosas. Esta familia, es además la que posee mayor tamaño relativo, las larvas de plecóptero consumidas son principalmente macrófagas y presentan una marcada reofilia. Se localizan en las zonas de mayor corriente y se sitúan en la zona hiporreica del sustrato al igual que los efemerópteros heptagénidos. Las especies carnívoras de la familia Perlodidae aunque presentes son consumidas muy raramente.

Los hemípteros encontrados en la dieta pertenecen a la familia Velidae y son consumidos en todas las etapas de su desarrollo. Pertenecen al epineuston y ocupan las zonas más remansadas y aunque forman pequeños grupos nunca se presentan en número muy elevado en los contenidos.

Las larvas de díptero pertenecen principalmente a dos familias, simúlidos y quironómidos. Los representantes de la familia Simulidae se sitúan en las zonas de fuerte corriente fijados directamente sobre la roca desnuda o formando parte del tectoplancton del plocon en el que también están integradas las larvas de Chironomidae. Estas presas son consumidas muy probablemente en esta comunidad habitualmente

frecuentada por los tritones adultos. Son frecuentes en la dieta, sobre todo en 1983 y se desarrollan en gran cantidad después del deshielo (Margalef 1983) aprovechando las aguas que bajan ricas en material en suspensión. La importante presencia en la dieta en 1983 se debe muy probablemente a las excepcionales riadas de Noviembre de 1982, que provocaron por una parte que las aguas arrastraran un mayor porcentaje de partículas en suspensión, y por otra la disminución del número de depredadores en este medio. Los quironómidos sin embargo también abundan entre los depósitos acumulados en las cubetas del lecho del torrente y entre los micrófitos y macrófitos de las zonas más remansadas.

Otras familias de dípteros como son las Tipulidae, Ceratopogonidae y Rhagionidae son consumidas más esporádicamente y son de costumbres más hiporreicas.

Las larvas de tricóptero localizadas en la dieta, son especies pertenecientes a familias que no construyen verdaderos estuches de forma típica (Rhyacophilidae, Limnephilidae, Philopotamidae, Hydropsichidae y Polycentropodidae). Sin embargo, las especies que construyen un habitáculo bien definido también son consumidas aunque en menor medida, debido en parte a su menor abundancia. Todas las especies localizadas son marcadamente reófilas y son voraces depredadores de otros invertebrados e incluso larvas de anfibio.

2.2.1.3 Dieta de los adultos de E. asper en el torrente de Pi:

Los resultados que se presentan a continuación únicamente se refieren a contenidos estomacales. La información obtenida a partir del estudio de los intestinos y cloaca se ha desechado por los motivos ya expuestos en el apartado de material y métodos. En la tabla 2.2 se muestra a que tipo de presa corresponde cada número de las figuras de %P, %N y λ'' que aparecen en todo el capítulo.

2.2.1.3.1 Análisis global (machos + hembras)

Se diseccionaron un total de 113 tritones adultos de los que 110 presentaron el estómago con al menos una presa, lo que representa un porcentaje de replección del 97,34%. Se han identificado 26 tipos distintos de presas incluidas las no identificadas contabilizándose un total de 1190 presas. El número máximo de presas por estómago es de 52 y el número medio es de 10,62.

Se ha comprobado la presencia de mudas en los contenidos estomacales, aunque obviamente no se han incluido en el análisis de la dieta. No obstante, estos exuvios se encontraron presentes en un 12,7% de los estómagos.

2.2.1.3.1.1 Análisis taxonómico-numérico:

En la tabla 2.3 se encuentra representada la matriz trófica numérica global, indicándose su distribución por meses y sexos.

El estudio de los índices de dominancia y amplitud de nicho trófico muestra que la dieta de E. asper desde esta perspectiva queda estructurada de la siguiente forma: (tabla 2.4)

Presas dominantes:
larvas de plecóptero ($\lambda'' = 33,21$)
larvas de efemeróptero (24,07)
Presas secundarias:
larvas de díptero (16,65)
Presas accesorias:
larvas de tricóptero (9,88)
Presas accidentales:
No identificadas (6,32) *
coleópteros (larvas) (1,96)
heterópteros (1.507)

Ahora bien debe puntualizarse que la mayor parte de las no identificadas son larvas de plecóptero o efemeróptero que no han podido incluirse en uno u otro orden.

Estos valores de λ'' se corresponden en gran manera con los porcentajes de presencia y numéricos más elevados. Destaca el hecho que larvas de coleóptero y heteróptero presentan porcentajes de presencia relativamente elevados

aunque numéricamente no representan una fracción importante.

Todos los urodelos encontrados en los estómagos analizados son ejemplares larvarios de Salamandra salamandra. Esta presencia de larvas de S. salamandra en la dieta de los adultos del tritón pirenaico, pone de manifiesto la existencia de una cierta presión depredatoria unidireccional a nivel interespecífico entre estas dos especies de urodelos.

Sin embargo, si bien a nivel alimenticio las larvas de S. salamandra no representan una fracción importante de la dieta, (0,17%), la relativa escasez de las mismas y su presencia en el torrente durante unos pocos meses, hacen que en las zonas de simpatria la depredación del tritón pirenaico sobre la salamandra común sea mucho más fuerte de lo que parecen indicar las cifras en el análisis global.

No se ha encontrado en ningún caso alguna prueba que diera luz acerca de la existencia de canibalismo en E. asper, aunque no se descarta su existencia. Probablemente, la mayor agilidad y movilidad de las larvas de tritón pirenaico, así como sus hábitos más retraídos dificultan su captura por parte de los adultos. A este respecto cabe indicar que las larvas de Salamandra salamandra se encuentran normalmente a descubierto o poco ocultas, realizando únicamente una corta huída ante cualquier peligro o molestia.

El mayor porcentaje de la dieta está formado por presas de vida acuática, mientras que sólo el 8,26% está representado por presas provenientes del medio aéreo o terrestre. Sin embargo un 48,18% de los estómagos presentaron presas de este hábitat.

2.2.1.3.1.2 Análisis taxonómico en biomasa:

La matriz trófica global en base a biomasa se presenta en la tabla 2.5. El espectro trófico de los ejemplares adultos de E. asper cambia sustancialmente si el análisis de la dieta se hace en base a la biomasa.

Desde esta nueva perspectiva, el mayor porcentaje en biomasa (tabla 2.6) está representado precisamente por las larvas de urodelo (27,46%). A continuación y con valores claramente inferiores se encuentran los heterópteros (11,08%) principalmente de la familia Velidae, las larvas de tricóptero (10,23%) (Rhyacophilidae y Limnophilidae), larvas de díptero (7,95%) representadas principalmente por las familias Simuliidae y Chironomidae, larvas de efemeróptero (8,06%), lumbricimorfos (7,90%), ortópteros (6,03%) y larvas de plecóptero (5,73%). Claro está, que en la mayoría de los casos, los bajos porcentajes de presencia hacen que la importancia de una presa disminuya enormemente, como así refleja la λ " (tabla 2.6).

Si analizamos el índice de dominancia porcentual (λ ") el espectro alimentario de los ejemplares adultos queda como

sigue.

Presas dominantes:
 efemerópteros (larvas) (20,38%)
 tricópteros (larvas) (20,06%)
 plecópteros (larvas) (14,78%)
Presas secundarias:
 heterópteros
 larvas de dípteros
Presas accesorias:
 No identificadas
Presas accidentales:
 lumbricimorfos
 Ortópteros
 dípteros adultos
 urodelos

La diferencia más evidente con el tratamiento numérico se da en las larvas de tricóptero, que pasan de ser accesorias a dominantes y en los heterópteros que se muestran como una presa secundaria. Los no identificados deben observarse con los mismos considerandos aducidos en el tratamiento numérico.

El pocentaje en biomasa de las presas terrestres también difiere notablemente ya que porcentualmente el 30% de la dieta proviene de este hábitat. La biomasa media por estómago es de $26,004 \times 10^{-3}$ gramos.

2.2.1.3.1.3 Análisis por tallas de presas:

Si analizamos sobre que tallas incide la mayor presión de predación de los ejemplares adultos de E. asper (tabla 2.7), vemos, que el tritón pirenaico depreda principalmente sobre un estrecho rango de tallas situado entre los 3 y 8 mm. En éste intervalo están incluídas el 80,16% de las presas o el 87,20% de la dominancia porcentual (λ). En la tabla 2.8 está representada la matriz trófica en tallas de presa.

Sin embargo la clase dominante en la dieta puede considerarse la talla 6, intervalo en el que también coincide la moda y la media ($\bar{X}_t=6,2204$; $\sigma_{n-1}=3,22$; $n=1049$) (tabla 2.7).

Las presas de mayor tamaño pasan a ser esporádicas, aunque lógicamente, sean mucho más rentables energéticamente. Por tipos de presa, la distribución de tallas se presenta en la tabla 2.9.

Las larvas de efemeróptero y plecóptero son de similar talla, alcanzando tamaños algo mayores las larvas de efímera. Este hecho unido a la mayor corpulencia de las larvas de la familia Heptagenidae (muy frecuente en la dieta) hace que en biomasa adquieran una mayor representatividad, aunque numericamente sean menos frecuentes (tablas 2.4 y 2.6).

La depredación sobre las larvas de díptero se centra en familias de pequeño tamaño como son simúlidos, quironómidos y dolícopódidos, siendo otros grupos como tipúlidos, díxidos y aterícidos, ocasionales. Por último se observa que las presas de mayor talla, y frecuentes a la vez, son larvas de tricópteros.

Si analizamos la relación entre el tamaño del depredador y la talla media de la presa, se observa que no existe ningún tipo de dependencia entre las dos variables ($r = 0,1593$).

2.2.1.3.2 Análisis por sexos:

Los 113 estómagos analizados se distribuyen por sexos en 60 machos y 53 hembras.

2.2.1.3.2.1 Machos:

59 de los 60 estómagos presentan al menos una presa o resto de ella cuantificable. Por tanto el porcentaje de repleción es de un 98,33%. Los contenidos analizados se han podido catalogar en 22 categorías distintas de presas (tabla 2.10) pertenecientes a 18 órdenes diferentes. En total se han contabilizado 520 presas que representa una media de 8,66 individuos por estómago, siendo el máximo de 50.

2.2.1.3.2.1.1 Análisis taxonómico-numérico:

En la tabla 2.3 se muestra la matriz trófica numérica en base a la cual se han obtenido los resultados siguientes (tabla 2.10).

La presa fundamental siguen siendo las larvas de plecópteros ($\lambda'' = 36,34$) seguido de las larvas de efemeróptero que se convierten en una presa secundaria de gran importancia y que casi podría considerarse como fundamental.

Como accesorias se encuentran las larvas de tricópteros ($\lambda''=8,77$) y las de díptero ($\lambda''=15,53$) y como accidentales las larvas de coleóptero, heterópteros, efemerópteros adultos y los no identificados.

Los porcentajes de presencia numérica más elevados siguen presentándose en aquellos grupos que presentan las " más elevadas.

Con respecto a la matriz general están ausentes los adultos de coleópteros acuáticos, los isópodos, lepidópteros adultos y los homópteros, todos ellos a excepción de los primeros pertenecientes al medio terrestre. Un sólo estómago presenta una larva de urodelo y al igual que en el caso anterior los no identificados podrían asignarse a plecópteros o efemerópteros a los que pertenecen la mayoría.

El porcentaje de presas de origen terrestre (5,73%) es inferior al global (8,07%) considerando además que un 1,7% del primero corresponden a heterópteros de la familia Velidae que desarrollan gran parte de actividad sobre la película superficial de agua.

Dentro de este grupo de presas terrestres únicamente un 30% son presas voladoras que con toda seguridad son ingeridas cuando accidentalmente caen al agua.

2.2.1.3.2.1.2 Análisis taxonómico en biomasa:

Al igual que ocurre en el análisis global, la dieta en biomasa difiere notablemente por lo que respecta a la importancia y dominancia de los distintos tipos de presas (tabla 2.11).

De esta forma porcentualmente siguen siendo los urodelos los que aportan una mayor biomasa (%B=30,16%) aunque realmente no se trate más que de una presa muy ocasional y no presente todo el año. Lo mismo podría decirse del grupo taxonómico que le sigue en importancia (Lumbricimorfos) cuyo %B=13,16% aunque su presencia en la dieta sea ya más habitual (%P=5,08).

A cierta distancia de estos dos tipos de presa se encontraría un grupo de 6 taxones (1. plecóptero, 1. efemeróptero, 1. tricóptero, ortópteros, 1. díptero y heterópteros) de relativa importancia en cuanto a % de biomasa, pero cuya presencia por lo general frecuente en los estómagos hace que su valor real desde el punto de vista energético sea substancial. Este hecho queda claramente señalado en el índice de dominancia porcentual en el que se observa que urodelos y lumbrícidos dejan de ser presas fundamentales pasando a ser accidentales y quedando el espectro trófico de los machos de E. asper por lo que respecta a biomasa de la siguiente forma.

- Presas fundamentales:
 - 1. efemerópteros (22,02%)
 - 1. plecópteros (19,06)
 - 1. tricópteros (17,35)
- Presas secundarias:
 - 1. dípteros (10,91)
- Presas accesorias:
 - heterópteros (7,49)
- Presas accidentales:
 - lumbrícidos
 - ortópteros
 - himenópteros
 - araneidos
 - urodelos
 - No identificados

En este caso aunque sólo un 5,75% de la dieta numérica sea no acuática, en biomasa representa un 25,7% de la dieta, valor por otro lado relativamente elevado si tenemos en

cuenta que un 33,3% de los estómagos presentan alguna presa terrestre.

La biomasa media por estómago, siempre en peso seco es de $22,10 \times 10^{-3}$ gramos.

Seis ejemplares presentaron mudas o restos de ellas en sus contenidos, los que representa un 10% de los contenidos analizados.

2.2.1.3.2.1.3 Análisis por tallas de presas:

Al igual que ocurre en el análisis global, el rango de tallas de 3 a 8 mm es el que incorpora el mayor porcentaje de presas (%N=86,92%) e incluye un 87,47% de la dominancia porcentual. Las tallas más pequeñas parecen carecer de importancia y únicamente algunas tallas grandes aparecen con cierta significación (tabla 2.12). Es importante destacar que es este el rango en el que están incluídas la mayor parte de los plecópteros, efemerópteros, tricópteros y dípteros que son numéricamente las presas más consumidas ($\Sigma\%N=82,68$).

La moda y la media coinciden en el intervalo 6 (Fig. 2.1) igual que en el análisis global, aunque la media es algo menor ($\bar{X}_6=6,0917$, $\sigma_{n-1}=3,54$ y $n=512$).

La gran desviación obtenida y el obligado sesgo de tallas a la izquierda nos impiden utilizar el nivel de confianza del 95% para la curva de distribución normal ($95\% = 2\sigma \cdot 1,96$).

Por grupos (tabla 2.13) las presas se comportan de forma similar al tratamiento global aunque las tallas en las presas de los machos parecen estar más agrupadas en tallas algo menores aunque no significativamente distintas del tratamiento total.

2.2.1.3.2.2 Hembras:

El porcentaje de replección obtenido es del 96,22% ya que únicamente dos de los 53 individuos analizados presentaron el estómago vacío. Este valor es muy similar al de los machos si bien el número de presas por estómago es algo superior (12,64), lo que indicaría una mayor voracidad o una mayor eficacia en la captura de alimento. Se han identificado 22 categorías distintas de presas (tabla 2.14), cuatro más que en los machos; contabilizándose un total de 670 individuos como resultado de la suma de todos los contenidos.

2.2.1.3.2.2.1 Análisis taxonómico-numérico:

La matriz trófica numérica está representada en la tabla 2.3.

Larvas de plecóptero y efemeróptero se erigen como

fundamentales (tabla 2.14) pasando a ser las larvas de díptero una presa secundaria de gran importancia ($\lambda''=18,00$). Las larvas de tricóptero como en los casos anteriores se mantienen en un tercer plano, siendo presas accesorias, siempre desde la perspectiva numérica, y las no identificadas, los coleópteros acuáticos, dípteros adultos y heterópteros se configurarían como presas ocasionales.

Por lo que hace referencia a los porcentajes de presencia y numéricos se observa como resultado digno de mención el alto o relativamente alto porcentaje de presencia de los tricópteros y las larvas de coleóptero, que no se ve contestado por un alto porcentaje numérico. De ahí se explica la disminución en importancia de la λ'' , que es mucho más aparente en los coleópteros. Las presas de ambiente aéreo o terrestre representan una proporción del 10,17% valor que porcentualmente casi dobla al de los machos. El porcentaje de presas voladoras es de un 16,33% y los heterópteros de la familia Velidae representan un 26,45% del total de terrestres y aéreas.

Los ácaros están más representados en las hembras al igual que quilópodos, larvas de efemeróptero, tricópteros, coleópteros y heterópteros. Mientras que desciende el %P de lumbrícidos y diplópodos.

2.2.1.3.2.2.2 Análisis taxonómico en biomasa:

Desde esta perspectiva la importancia de los distintos grupos en la dieta de E. asper varía considerablemente.

Como en los machos el mayor porcentaje en biomasa corresponde a los urodelos con un 25,21% (tabla 2.11) aunque un bajo %P (1,96) hace que baje enormemente el valor de λ'' .

A continuación se sitúan en importancia los heterópteros (14,44%) y los tricópteros (12,69) quedando las larvas de plecóptero (4,61) y de efemeróptero (8,28) en un tercer grupo que comparten con las larvas de díptero (8,79) y ortópteros (5,54). Ahora bien aquí deberíamos repetir el comentario hecho para las hembras con respecto a la importancia de los urodelos en la dieta, siendo más interesante destacar que presas mucho más habituales como son tricópteros y heterópteros, e incluso los efemerópteros y dípteros representan juntos un 44,2% de la biomasa total con un total de 406 presas.

Si analizamos sin embargo la λ'' , estadístico que nos estima mejor la dieta, observamos la siguiente distribución de presas: .

Presa fundamental:

- 1. tricópteros (23,28%)
- 1. efemerópteros (18,42%)

Presa secundaria:

- heterópteros (13,19%)

Presa accesoria:

- l. plec6pteros (9,68)
- l. d6pteros (9,04)
- Presa ocasional:
 - No identificados (4,72)
 - dipl6podos(4,5)
 - hom6pteros (2,7)

N6tese la gran disminuci6n de las larvas de plec6pteros en uno u otro tratamiento y el aumento de la importancia de las larvas de tric6ptero, que pasan a ser la presa fundamental.

Las presas de ambiente terrestre, representan en biomasa un 35,44% del total. Este porcentaje es sustancialmente m6s alto que el que representan en el an6lisis num6rico. Este hecho se debe a que por lo general las presas terrestres son de mayor tama1o que las acu6ticas, y aunque sean m6s escasas son energ6ticamente m6s importantes. De esta forma el aporte de alimento del ambiente extratorrent6cola adquiere una importancia no reconocida hasta el momento.

La biomasa media por est6mago es de $31,1 \times 10^{-3}$ g. y en un 50,94% de los est6magos se presenta al menos una presa terrestre.

2.2.1.3.2.2.3 An6lisis por tallas de presas:

Se mantiene la t6nica general en la que la mayor representatividad de talla se da entre los 3 y 8 mm (84,46%N) que representa adem6s un 86,81% de la dominancia. Las tallas mayores no alcanzan sino que una representatividad de talla ocasional no consider6ndose por este motivo (tabla 2.12).

Se observa claramente que las tallas peque1as no est6n casi representadas (fig 2.2, tabla 2.15) como si fueran desechadas en el momento de elegir una u otra presa.

Los porcentajes de presencia muestran valores relativamente bajos como si de una selecci6n de talla se tratara en el conjunto de la poblaci6n.

La talla consumida con preferencia sigue siendo la clase 6, siendo la talla media algo superior a la media global ($\bar{X}_t=6,3971$ $\sigma_{n-1}=2,924$ $n=637$), aunque la diferencia con los machos no es significativa. El mismo comportamiento se observa por categor6as de presa, siendo consumidas por las hembras presas de mayor tama1o.

2.2.1.3.3 An6lisis temporal:

En este apartado se presentan los resultados obtenidos del an6lisis estacional y mensual de los contenidos. Estos resultados ponen de manifiesto las variaciones en la dieta debidas al componente temporal del nicho, evidenci6ndose como consecuencia los distintos h6bitos alimentarios de los

tritones adultos a lo largo de todo el ciclo biológico.

Parece lógico pensar a priori, que la dieta vendrá determinada por la disponibilidad de alimento en el medio, siendo aquellas especies más abundantes en la zona de "campeo" de E. asper las consumidas en una mayor proporción.

Análisis estacional: Las estaciones consideradas se han obtenido agrupando los meses como siguen:

Primavera: Abril-Mayo-Junio
Verano: Julio-Agosto-Setiembre
Otoño: Octubre
Invierno: Noviembre-Diciembre-Enero-Febrero-Marzo

El número de estómagos analizados por meses y estaciones están representados en la tabla 2.1. Unicamente durante la primavera el porcentaje de repleción no es del 100% (92,68%), aunque se acerca a él. No obstante no deja de ser significativamente atrayente el hecho de que los tres únicos estómagos encontrados vacíos pertenezcan a la misma estación.

En la tabla 2.16 se han representado por estaciones la dieta de E.asper en el torrente de Pi, el porcentaje de presas terrestres, el de presas por estómago y el de mudas halladas en los contenidos.

Obsérvese que el número de presas medio por estómago disminuye en los meses más cálidos y es más alto en los meses más fríos. Este hecho podría interpretarse de varias maneras distintas.

Tal vez, durante los meses más fríos, las presas se concentraron más en aquellos puntos donde las variaciones térmicas fueron menos perceptibles y por tanto la accesibilidad del alimento fuera mayor. O bien, podría deberse este fenómeno a que las bajas temperaturas ralentizaran la digestión, acumulándose en el estómago las presas de un periodo más largo que durante los meses estivales en los que la digestión sería más rápida y el alimento ciclaría a una mayor velocidad. Particularmente, esta segunda posibilidad nos parece más plausible; además las observaciones de campo no apoyan la primera hipótesis.

El nuevo máximo de presas se da en los meses más fríos y más cálidos a la vez, interpretándose este fenómeno como una consecuencia de una mayor disponibilidad de alimento en los meses de verano y como el resultado de una digestión más lenta durante el invierno.

También el número de órdenes presentes en el conjunto de estómagos de una estación dada es menor en otoño e invierno, aunque este resultado debe interpretarse con cuidado pues el número de estómagos analizados es bajo. Lógicamente, al incrementar el número de estómagos aumenta la probabilidad de que aparezca una nueva categoría de

presa.

Finalmente destacar que el número de mudas más alto aparece en los meses de verano, no habiéndose encontrado en ningún estómago del periodo otoño-invernal.

2.2.1.3.3.1 Análisis taxonómico-numérico:

La tabla 2.3 muestra las matrices tróficas numéricas por estaciones utilizadas en el análisis temporal de la dieta.

Los porcentajes de presencia, numéricos y los índices de dominancia se presentan en las tablas 2.17 y 2.18. A partir del análisis de estos estadísticos se ha confeccionado el espectro trófico estacional para los adultos del tritón pirenaico (tabla 2.19).

Las larvas de plecóptero se infieren como una presa fundamental a lo largo de todo el año aumentando su importancia en los meses más fríos. Las larvas de efímera, otrora fundamentales en el análisis global, únicamente mantienen este status durante los meses de verano, representando conjuntamente con las larvas de díptero y las de plecóptero el 66% de la dominancia en este periodo. Esta mayor diversificación en la dieta de E. asper en verano se debe con toda seguridad a dos motivos fundamentalmente. Por una parte el crecimiento explosivo que sufren las poblaciones de invertebrados acuáticos durante ese periodo, y por otra el periodo de estiaje que hace aumentar la densidad de posibles presas en el curso del torrente.

El mayor porcentaje de presas terrestres se da en verano (11,5%) y primavera (7,83%), (tabla 2.19), aunque la mayor responsabilidad de este último porcentaje se deba a las presas terrestres del mes de junio (tabla 2.16).

De forma muy evidente, la dieta de E. asper se caracteriza por una mayor diversificación en los meses más cálidos y consecuentemente una clara especialización en los meses más fríos. Es claro, en este sentido, que durante los meses de otoño e invierno la falta de presas obliga a dirigir la depredación hacia las escasas especies que pasan el periodo invernal en el agua.

Mensualmente se observan las mismas tendencias generales que en el análisis estacional (tabla 2.16).

Las larvas de plecóptero, son las presas consumidas preferentemente a lo largo de todo el año (tabla 2.16), disminuyendo su importancia en los meses más cálidos por la aparición o mayor abundancia de otras posibles presas en el curso del torrente. Este es el caso de las formas larvarias de efemerópteros y tricópteros. Estos órdenes presentan los máximos de dominancia en los meses más calurosos (tabla 2.16) es decir en Julio y Agosto. Ahora bien cabe puntualizar que las larvas de tricóptero no son más que una

presa importante muy esporádicamente.

Mayor es la representatividad en la dieta de las larvas de díptero, que se mantienen más o menos a lo largo de todo el año como una presa de segundo orden, siendo una de las presas fundamentales en los meses de Julio y Setiembre. La fuerte variación observada en la dominancia de las larvas de díptero se debe con toda certeza al carácter explosivo y oportunista de las especies localizadas en los contenidos (principalmente simúlidos y quironómidos) y a la deriva que puedan presentar ocasionada por las crecidas.

Las presas terrestres unicamente adquieren cierta importancia durante los meses de verano consecuencia clara de su mayor abundancia, aunque ni numéricamente ni en dominancia lleguen a alcanzar cotas realmente significativas (max=14,13 en el mes de Setiembre).

El número de presas por estómago sufre pequeñas oscilaciones a lo largo del año, (tablas 2.20, 2.21 y 2.22), pero de forma general se confirma que en los meses más fríos los estómagos analizados contienen un número mayor de presas como ya mostraba el análisis estacional.

El análisis estacional por sexos muestra que numéricamente existe una gran similitud en la dieta de machos y hembras, (Tabla 2.20) si bien las hembras presentan en general un mayor porcentaje de larvas de efemeróptero y los machos de plecóptero. La estación otoñal no se ha considerado debido al escaso número de estómagos que la representan al separar machos y hembras, y el invierno debe analizarse con ciertas reservas por el mismo motivo.

2.2.1.3.3.2 Análisis taxonómico en biomasa:

Con una perspectiva estacional la dieta en biomasa presenta notables variaciones (tablas 2.23 y 2.24).

Un análisis global de la dieta estacional destaca de forma general el aumento de importancia de los tricópteros que pasan a ser presas secundarias en primavera y fundamentales en verano.

En otoño, los resultados obtenidos deben tomarse con cierta cautela debido a que en biomasa las variaciones debidas al azar del muestreo pueden influir de una forma muy importante el resultado final.

De hecho esto ocurre con los lumbricimorfos y heterópteros, que numéricamente no están representados en la dieta (tabla 2.17) aunque si forman parte del espectro trófico de la especie (tabla 2.4).

Las presas terrestres adquieren mayor importancia en la primavera y verano llegando a alcanzar un 36,9% del porcentaje en biomasa. Estas presas de origen terrestre no son buscadas por parte de los tritones, sino que son un

recurso trófico accesorio cuyo origen se encuentra en los numerosos artrópodos que accidentalmente caen al curso del torrente.

La biomasa media por estómago es mayor en verano como consecuencia de la abundancia de presas terrestres y de la mayor talla de las larvas de insectos acuáticos que ya se encuentran en muchos casos próximas a iniciar su vida de imago.

El análisis estacional por sexos está representado en las tablas 2.25 y 2.26. La estación otoñal se ha omitido debido al escaso número de ejemplares que se poseían de cada sexo. La tabla 2.27 muestra la estratificación mensual de la dieta en base a biomasa.

2.2.1.3.3.3 Análisis por tallas de presas:

El análisis estacional por tallas, (tabla 2.28), muestra que en primavera el porcentaje mayor de presas se sitúa en el intervalo de 3 a 11 mm (94,96% de las presas), aunque en dominancia (λ ") las presas comprendidas entre 3 y 9 mm acaparan el 94,37% de la misma.

En verano el comportamiento de los tritones es similar. No obstante hay algunas diferencias interesantes con respecto a la estación anterior. El intervalo de presas que incluye un porcentaje similar al de la primavera es mayor (el 93,4% de las presas se encuentran entre los 12 y 14 mm). Lo mismo ocurre si analizamos la dominancia, pues el 95,36% de λ " se obtiene con este mismo intervalo.

Durante el otoño se observa un comportamiento algo irregular debido a la escasa muestra que se posee, no obstante el 98,76% de la dominancia se concentra entre las tallas 3 y 8.

En invierno el intervalo comprendido entre los 4 y 8 mm incluye el 86,23% de λ ". La clase de talla 10 (tabla 2.28) está muy bien representada debido a la frecuente presencia en la dieta de las larvas de tricóptero, relativamente abundantes en esta estación.

Si observamos la talla media consumida estacionalmente o mensualmente (tabla 2.29), vemos que en los meses de verano se consumen tallas mayores. Ahora bien, en este periodo es cuando las larvas acuáticas de insectos presentan sus mayores tallas (Margalef, 1983) si exceptuamos las larvas de díptero que proporcionalmente son menores (Margalef, 1983).

El valor extremo que se ha obtenido para el mes de diciembre, se debe al escaso número de estómagos (n=2) y a la mayoritaria presencia de tricópteros en los contenidos analizados.

Estacionalmente los machos consumen presas menores que

las hembras debido en parte al menor tamaño de estos (tabla 2.29 y 2.30).

2.2.1.3.4 Dinámica trófico-ecológica:

En las tablas (2.31. y 2.32) se indican los resultados obtenidos en el cálculo de los índices de amplitud de nicho trófico y diversidad descritos en el apartado de material y métodos.

Tanto en el tratamiento global como temporal y sexual sólo se han calculado estos índices para la dieta numérica y en tallas.

2.2.1.4 Dieta de los ejemplares adultos de E. asper en el torrente de Ingla:

2.2.1.4.1 Análisis global:

Se han analizado un total de 70 estómagos con un porcentaje de repleción del 100%. Se diferenciaron 20 categorías de presas, no identificadas pertenecientes a 16 órdenes distintos. Se contabilizaron un total de 1230 presas. El número máximo de presas por estómago es de 141, y el número medio es de 17,57, valor claramente mayor que el obtenido para la población de Pi. Se encontraron restos de mudas del propio tritón en un 18,5% de los contenidos.

2.2.1.4.1.1 Análisis taxonómico-numérico:

La matriz trófica numérica global está representada en la tabla (2.33).

El estudio de los índices de dominancia (tabla 2.34) demuestran que la dieta global de E. asper en el Vall d'Ingla queda configurada de la siguiente forma:

- Presas fundamental:
 - 1. efemerópteros (23,30%)
- Presas secundarias:
 - no existe representación
- Presas accesorias:
 - 1. plecóptero (18,54)
- Presas ocasionales:
 - 1. dípteros (12,56)
 - 1. tricópteros (3,40)

Según se observa, queda patente la dominancia de los efemerópteros en la dieta, principalmente heptagénidos, baetidos y polimitarcidos.

Las larvas de plecóptero, aunque en número representen únicamente un 15% de las presas, poseen un elevado %P que hace que estén consideradas como una presa ocasional pero frecuente. Algo similar sería lo que ocurriría con las larvas de dípteros y de tricópteros.

Es importante también la presencia, aunque sólo se trate de 1 ejemplar, de las larvas de S. salamandra en la dieta, comprobándose de esta forma la depredación de E. asper sobre esta especie como ya se había observado en el otro torrente. Las mismas consideraciones hechas al respecto para la Vall de Pi valen para este caso.

El porcentaje numérico de presas de vida terrestre es muy bajo (1,84%), más si lo comparamos con la otra población. Además, los porcentajes de presencia en ningún caso superan el 5% con lo que su presencia en la dieta es puramente testimonial. Sin embargo un 22,8% de los estómagos presentaron al menos una presa terrestre.

2.2.1.4.1.2 Análisis taxonómico en biomasa:

La matriz trófica en biomasa se representa en la tabla 2.35. La estructuración de la dieta (tabla 2.6) no cambia sustancialmente en el tratamiento en base a biomasa, quedando ésta configurada de la siguiente forma:

- Presa fundamental:
 - 1. efemerópteros (51,98%)
- Presa secundaria:
 - no representadas
- Presa accesoria:
 - 1. plecópteros (13,19)
- Presa accidental:
 - 1. tricópteros (11,81)
 - 1. dípteros (9,05)
 - lumbricimorfos (5,54)

La modificación fundamental es el ligero retroceso en dominancia de las larvas de dípteros y el aumento de % de λ " en los lumbricimorfos y las larvas de tricóptero, debido fundamentalmente a una mayor biomasa absoluta consecuencia de su mayor talla.

El porcentaje en biomasa de las presas de vida aérea representa un 11,73% del total. Este valor es mayor que el obtenido en el tratamiento numérico, pero aún así es significativamente bajo. El mayor porcentaje en biomasa está representado por los efemerópteros (29,54%) (tabla 2.6) y por los urodelos (21,69%) aunque como ya se ha comentado, estos últimos no son más que una presa muy esporádica.

2.2.1.4.1.3 Análisis por tallas de presas:

En la tabla 2.7 se muestran los resultados obtenidos en el análisis por tallas de la dieta. La tabla 2.36 muestra la matriz trófica por tallas.

Los ejemplares adultos de E. asper según esto, ejercen principalmente su depredación sobre las tallas comprendidas entre los 3 y 9 mm este intervalo incluye el 93,66% de las tallas y el 95,8% de la dominancia.

La talla dominante es la clase 6, donde se encuentran a la vez la moda y la media ($\bar{X}_t=6,82$). Las presas mayores no aparecen en la dieta más que ocasionalmente, y son las tallas más próximas a las más representadas aquellas que presentan porcentajes de presencia mayores. La clase 30 donde se incluyen todas las presas de 30 o más milímetros está representada únicamente en un 4,29% de los estómagos. La distribución de las tallas según categorías de presa se muestra en la tabla 2.37.

En ningún caso se ha obtenido un coeficiente de correlación con un nivel de significación aceptable, al confrontar la talla del depredador con la de la presa.

2.2.1.4.2 Análisis por sexos:

De los 70 estómagos analizados, 36 pertenecen a ejemplares machos y 34 a hembras.

2.2.1.4.2.1 Machos:

El 100% de los contenidos presentaban al menos una presa, agrupándose éstas en 16 categorías distintas (tabla 2.38) pertenecientes a 11 órdenes diferentes. Se han contabilizado 427 presas en el total de los estómagos. La media de presas por estómago es de 11,86 siendo el número máximo de 30.

2.2.1.4.2.1.1 Análisis taxonómico-numérico:

La matriz trófica numérica a partir de la cual se han obtenido los resultados se extrae de la tabla 2.33. La estructuración de la dieta en dominancia (λ) se muestra en la tabla 2.39.

Los efemerópteros, en sus formas larvarias, siguen siendo la presa dominante con un índice de dominancia porcentual (λ) que dobla sobradamente al de la siguiente presa en importancia que son las larvas de plecópetero.

Los porcentajes de presencia (tabla 2.38) también coinciden con los datos aportados por el índice de dominancia, siendo las presas más frecuentes las más representadas y por tanto las que presentan una " " mayor.

Con respecto a la matriz general, faltan los diplópodos, ortópteros, heterópteros, ácaros y urodelos. Estas ausencias entran dentro de lo esperado en casi todos los casos ya que presentan porcentajes de presencia muy bajos en la matriz general. Sin embargo cabría esperar que heterópteros y ácaros estuvieran representados en la muestra. En este sentido, cabe puntualizar que en la población de Pi, estos grupos también se encuentran infrarrepresentados en los machos.

Las presas terrestres tan solo alcanzan el 2,79% del porcentaje numérico y el 0,73% de la dominancia porcentual. Como consecuencia su importancia en la dieta es prácticamente anecdótica. Se han encontrado mudas en un 21,05% de los estómagos, porcentaje en si mismo bastante elevado.

2.2.1.4.2.1.2 Análisis taxonómico en biomasa:

En las tablas 2.40 y 2.42 se encuentra representada la composición de la dieta en base a biomasa. Como puede observarse, no existe un cambio sustancial con respecto al análisis numérico (tabla 2.39).

Destaca sin embargo la entrada en liza de las larvas de tricóptero que presentan un fuerte incremento de dominancia.

Lo mismo ocurre con los lumbricimorfos que debido a su gran talla adquieren una relativa importancia.

El porcentaje en biomasa y en dominancia porcentual son también bajos si los comparamos con la otra población. La biomasa media por estómago es de $19,69 \times 10^{-3}$ gramos.

2.2.1.4.2.1.3 Análisis por tallas de presas:

Como se observa en las tablas 2.37 y 2.41, el mayor porcentaje de las presas se encuentra entre los 4 y 9 mm (90,37%). Este intervalo agrupa además el 95,37% de la dominancia de tallas. Las tallas inferiores a 4 mm no representan más que un 2,06% del total de las capturas. La clase 5 es la más consumida (tabla 2.41) aunque el mayor porcentaje en dominancia se da en la talla 7.

Por tipos de presas (tabla 2.37) la distribución de los contenidos analizados muestra que la media se encuentra entre las dos clases de efemerópteros más consumidas. La mayoría de efemerópteros pertenecen a las familias Heptagenidae y Baetidae. Simulidae, Chironomidae y Ceratopogonidae presentan por lo general tallas inferiores a la media y los tricópteros de las familias Hidropsichidae, Rhyacophilidae y Limnephilidae son de mayor talla, lo que hace que su importancia en biomasa aumente.

La relación entre el tamaño del depredador y la presa no muestra ningún tipo de dependencia, comportándose de forma similar al tratamiento global.

2.2.1.4.2.2 Hembras:

Se han conseguido contabilizar 803 presas individualizadas que se agrupan en 17 órdenes o categorías de presas distintas. Con referencia a la matriz general faltan por representar los quilópodos, dípteros adultos, araneidos y dermápteros aunque todos ellos poseen el porcentaje numérico más bajo posible (un individuo=1,43%) (tabla 2.38). El porcentaje de mudas (tabla 2.39) es claramente inferior al obtenido para los machos y el número de presas medio por estómago es de 23,61; valor claramente inferior al obtenido en el sexo contrario o en el tratamiento estacional.

2.2.1.4.2.2.1 Análisis taxonómico-numérico:

La matriz trófica numérica en base a la que se han obtenido los presentes resultados puede extraerse de la tabla 2.33 .

El porcentaje numérico más elevado lo representan las larvas de efemeróptero (tabla 2.38) que al mismo tiempo están representadas en la mayoría de estómagos. Las larvas de díptero y de plecóptero se sitúan ya a considerable distancia pues sólo representan un 25,28% y un 13,95% respectivamente del total de presas. Las larvas de

tricóptero, aunque presentes en cerca de un 50% de los estómagos, nunca son muy abundantes en un mismo contenido, de ahí que sólo representen un 3,86% del total. En similar condición, aunque con una menor representación se encuentran las larvas de coleóptero, ditíscidos principalmente.

La estratificación en dominancia de la dieta se representa en la tabla 2.39. Fundamentalmente la composición de la dieta es la misma, aunque en comparación con los machos existe un aumento en dominancia de las larvas de efemeróptero y díptero, distanciándose aún más las primeras como presa fundamental, en detrimento de las larvas de plecóptero que reducen su importancia a la mitad.

Acaros y heterópteros, ausentes en los machos, aparecen el 8,82% de los estómagos de las hembras. En el mismo sentido, los urodelos sólo se presentan en éste sexo. Las presas terrestres únicamente representan un 1,35% del total de presas o bien un 1,53% de la dominancia. Estos valores otorgan a las presas terrestres la categoría de muy ocasionales. Estas con toda seguridad son consumidas cuando accidentalmente caen al agua.

2.2.1.4.2.2.2 Análisis taxonómico en biomasa:

El análisis en biomasa ratifica en líneas generales los resultados obtenidos en el análisis numérico (tabla 2.42). Sin embargo algunos aspectos de la dieta destacan en el tratamiento en peso.

El único urodelo consumido debido a su gran tamaño es la categoría de presa que representa un mayor porcentaje de la biomasa, aunque evidentemente el mayor número de larvas de efemeróptero hacen que energéticamente sean más importantes estas últimas.

En dominancia la dieta queda estructurada según indica la tabla 2.40. La importancia de la presa fundamental (efemerópteros) disminuye apreciablemente respecto al tratamiento numérico. Este descenso es provocado en gran parte por la aparición en la dieta de presas con mayor biomasa absoluta, este es el caso de los ortópteros, urodelos, lumbricimorfos y tricópteros.

El porcentaje en biomasa de las presas terrestres sólo representa el 12.5% del total, o un 8,64% de la dominancia. La biomasa media por estómago es de $33,848 \times 10^{-3}$ gramos.

2.2.1.4.2.2.3 Análisis por tallas de presas:

El análisis por tallas demuestra que E. asper centra su depredación sobre las presas comprendidas entre los 3 y 9 mm (tabla 2.41). Este intervalo incluye el 94,47% de las presas y representa el 95,63% de la dominancia por tallas.

Sin embargo, la talla dominante en la dieta es la clase 6 que es la más representada, tanto numéricamente como en

dominancia. La talla media por estómago para las hembras es de 6,66mm. Las presas de mayor tamaño no se consumen más que esporádicamente, y no representan en dominancia ningún porcentaje mínimamente relevante.

Por grupos las presas se comportan de forma similar a los machos (tabla 2.37). No se ha observado ninguna relación entre el tamaño corporal del depredador y la talla de la presa.

2.2.1.4.3 Análisis temporal:

Aquí se presentan los resultados obtenidos del tratamiento estacional de los resultados. El mayor caudal del torrente ha hecho que la muestra sea muy pequeña en los meses de final de invierno y otoño por lo que únicamente se han tenido en consideración las estaciones primaveral y estival. En las tablas 2.39 y 2.43 se reflejan los resultados obtenidos en el tratamiento estacional. El número de presas por estómago es similar en ambos meses habiéndose identificado un total de 449 presas en primavera y 735 en verano. Se han localizado mudas dentro de los contenidos en ambas poblaciones aunque el porcentaje es considerablemente mayor en primavera.

2.2.1.4.3.1 Análisis taxonómico-numérico:

La matriz trófica numérica para el tratamiento estacional puede extraerse de la tabla 2.33. Los porcentajes de presencia, numéricos y dominancia se presentan en la tabla 2.43. Como resultado del análisis de estos parámetros tróficos la dieta del tritón pirenaico queda estructurada según se indica en la (tabla 2.39).

En primavera la dominancia está compartida por los efemerópteros (39,24%) y los plecópteros (35,31%), sin embargo, estos últimos pasan a ser una presa ocasional en verano. Los efemerópteros pasan a capitalizar casi con exclusividad la dominancia porcentual.

El porcentaje de presas terrestres así como la dominancia de las mismas es casi despreciable en primavera e insignificante en verano. Por lo que respecta a los porcentajes de presencia se observa que las presas habituales, esto es, tricópteros, dípteros y plecópteros, siguen presentándose en los contenidos con cierta asiduidad aunque numéricamente no representen una fracción importante.

El análisis estacional por sexos (tabla 2.44) denota interesantes diferencias en la composición de la dieta primaveral. Los machos durante esta estación no basan sólo su alimentación en los efemerópteros si no que los plecópteros están igualmente representados. En contraste, parece que las hembras depreden de forma preferencial sobre las larvas de efemeróptero. Sin embargo, esta especialización no es tan acusada como en los meses de verano, en los que tanto machos como hembras se muestran en

extremo especializados y consumen casi exclusivamente larvas de efemeróptero.

El porcentaje, tanto numérico como en dominancia de las presas terrestres mantiene valores muy bajos en las dos estaciones, aunque claramente en verano éstas están más representadas en ambos sexos.

El análisis mensual de la dieta se presenta en la tabla 2.45. Obsérvese que se confirman las pautas generales de alimentación descritas estacionalmente.

2.2.1.4.3.2 Análisis taxonómico en biomasa:

El estudio de la dieta en base a la biomasa consumida, no muestra claras diferencias con el análisis numérico fuera de las ya esperadas. En primavera las larvas de tricóptero aumentan su importancia relativa pasando a ser una presa secundaria, manteniéndose las otras presas en su nivel anterior (tabla 2.40).

En verano se observa la ya esperada aparición en la dieta de las presas de mayor tamaño relativo como son lumbricimorfos, araneidos y ortópteros. El porcentaje en biomasa y dominancia es claramente superior en verano, evidenciándose la mayor disponibilidad de este tipo de presas en esta estación. No obstante su representación en la dieta es baja. La biomasa media por estómago es de $16,75 \times 10^{-3}$ gramos en primavera y $33,37 \times 10^{-3}$ gr para el verano.

El análisis estacional por sexos (tabla 2.46) destaca de una forma más clara los resultados obtenidos en el análisis numérico. Así, los machos en primavera se muestran algo más generalistas basando su dieta en varios grupos (tabla 2.46). Los tricópteros presentan un fuerte incremento de la dominancia en detrimento de efemerópteros y plecópteros.

El resto de los grupos analizados muestran una clara dominancia de los efemerópteros que parecen constituirse, a medida que nos encontramos en los meses cálidos, como una presa casi exclusiva.

El porcentaje numérico y de dominancia en biomasa sigue la misma tónica que en el análisis numérico consecuencia de la mayor talla relativa de las presas de este ambiente. La evolución mensual de la dieta se refleja en la tabla 2.47, y confirma la misma tónica general descrita.

2.2.1.4.3.3 Análisis por tallas de presas:

El análisis estacional por tallas (tabla 2.48) muestra que en primavera, el mayor porcentaje de presas se localiza entre 3 y 9 mm. Este intervalo incluye el 92,62% de todas las presas o el 93,67% de la dominancia. En verano se

observa un comportamiento similar. La talla media por estómago es de 6,91 en primavera y 6,65 en verano. No obstante, la moda se encuentra localizada en la talla 6 en ambas estaciones.

Por sexos en primavera, el 99,07% de las presas consumidas por los machos (tabla 2.49) se sitúa en el intervalo 3-12 mm (98,48% de λ). Este rango de tallas de presas es marcadamente más amplio que el consumido por las hembras en las que el 96,19% de la dominancia se centra entre los 3 y los 9 mm.

En verano, el 94,3% de las presas de los machos están comprendidas entre los 3 y 9 mm. Sin embargo, el 98,55% de la dominancia está entre los 4 y 9 mm. Las hembras muestran un comportamiento similar en porcentaje numérico aunque en dominancia el 91,77% de las presas pertenecen al intervalo 5-8 mm.

La moda en todos los casos sigue situándose en la clase 6 en las hembras, mientras que la moda de los machos se localiza en la talla 8 en primavera y 7 en verano.

2.2.1.4.4 Dinámica trófico-ecológica:

En las tablas (2.50 y 2.51) se indican los resultados obtenidos en el cálculo de los índices de amplitud de nicho trófico y diversidad descritos en el apartado de material y métodos. Tanto en el tratamiento global como temporal y sexual sólo se han calculado estos índices para la dieta numérica y en tallas.

2.2.1.5 Dieta de las larvas de E. asper en el torrente de Pi:

Los resultados referidos a continuación se deben al análisis de los contenidos gástricos de las larvas de E. asper, no teniéndose en cuenta la información obtenida en los intestinos para tratamiento estadístico de los datos.

2.2.1.5.1 Análisis global:

Se capturaron y diseccionaron un total de 116 larvas de Euproctus asper de las que 111 presentaron al menos una presa. El porcentaje de repleción es consecuentemente del 95,68%. Se han identificado y cuantificado un total de 993 presas individualizadas pertenecientes a once taxones distintos a nivel de orden. El número máximo de presas contabilizadas en un contenido es de 45 y el número medio de presas por estómago es de 8,94.

2.2.1.5.1.1 Análisis taxonómico-numérico:

La matriz trófica numérica global, en base a la que se han obtenido los resultados que se presentan, se muestra en la tabla 2.52. Así mismo, se indica la distribución por meses de los estómagos analizados. Los porcentajes de presencia, numéricos y de dominancia obtenidos en el tratamiento estadístico de la matriz trófica numérica se presentan en la tabla 2.53.

Las larvas de díptero, efemeróptero y plecóptero, se encuentran en un porcentaje similar de estómagos (cerca del 70%), aunque las larvas de díptero destacan por su mayor frecuencia. Este orden está representado principalmente por dos familias, Quironomidae y Ceratopogonidae. Otras familias no aparecen en los contenidos más que de forma muy esporádica.

El estudio de los índices de dominancia y amplitud de nicho trófico conforman un espectro trófico que se estructura de la siguiente forma:

- Presa fundamental:
 - 1. de díptero (50,61%)
- Presa secundaria:
 - no representada
- Presa accesoria:
 - 1. de efemeróptero (21,82)
 - 1. de plecóptero (17,05)
- Presa accidental:
 - ostrácodos (2,41)
 - 1. de coleóptero (2,11)

Destaca la presencia de los ostrácodos en la dieta, aunque con valores muy bajos tanto numéricos como de presencia. Las presas de origen terrestre únicamente representan un 2,61% del total o un 2,37% de la dominancia. Son por lo general pequeños gasterópodos que caen

accidentalmente al agua, y coleópteros de la familia de los carábidos principalmente, muy ligados a las orillas del torrente.

2.2.1.5.1.2 Análisis taxonómico en biomasa:

La matriz trófica en biomasa se presenta en la tabla 2.54. El análisis en biomasa, revela importantes cambios en la dieta de las larvas del tritón pirenaico, sobre todo por lo que respecta al número de órdenes que alcanzan un mínimo de representatividad. El mayor porcentaje en biomasa (tabla 2.50), lo poseen las larvas de díptero, aunque con valores inferiores a los conseguidos en el análisis numérico. Esta disminución de importancia relativa es en favor de las larvas de efemeróptero y tricóptero y de los gasterópodos, que incrementan su importancia en este tratamiento. Las larvas de tricóptero halladas en la dieta son principalmente de la familia Rhyacophilidae.

Si observamos el índice de dominancia porcentual (λ'') el espectro alimentario de las larvas de tritón pirenaico del Vall de Pi queda estructurado de la siguiente forma:

- Presa fundamental:
 - 1. de díptero (45,86%)
- Presa secundaria:
 - 1. de efemeróptero (29,05)
- Presa accesoria:
 - 1. de plecóptero (11,60)
- Presa accidental:
 - 1. de tricóptero (4,39)
 - gasterópodos (2,61)
 - no identificados (2,31)

Obsérvese el avance de las larvas de efemeróptero ya comentado con anterioridad debido principalmente a que éstas están representadas en la mayoría de los casos por la familia Heptagenidae cuyos representantes se caracterizan por su corpulencia en comparación con las otras familias. Hay que considerar que aunque los gasterópodos aparezcan en la dieta, presentan un gran peso muerto debido a la concha que poseen.

El porcentaje en biomasa de las presas terrestres representa un 9,93% del total de la consumida que a nivel de dominancia se traduce en un 3,15%. La biomasa media por estómago obtenida fue de $2,796 \times 10^{-3}$ gramos.

2.2.1.5.1.3 Análisis por tallas por tallas de presas:

El análisis por tallas (tabla 2.56) muestra que el rango de tallas en el que se centra la depredación es bastante amplio, y no destaca ninguna talla sobre las demás. Los mayores porcentajes numéricos se sitúan entre los 2 y 3 mm al igual que la dominancia. Las clases no enteras están infrarrepresentadas por la existencia de tendencias en la asignación de tallas. La talla media por estómago es de 3,02

y la moda se sitúa en la clase 2 (tabla 2.57). La matriz trófica por tallas se presenta en la tabla 2.58.

Se ha obtenido un coeficiente de correlación de 0,3815 significativo para $p \leq 0.01$ y 107 g.d.l. al confrontar la talla media de las presas de cada estómago y la longitud cabeza-cuerpo del depredador.

2.2.1.5.2 Análisis temporal:

En este subapartado se presentan los resultados obtenidos en el análisis estacional y mensual de los datos. En la matriz trófica global de las larvas de E. asper del valle de Pi (tabla 2.52), se ha indicado el periodo temporal al que pertenece cada estómago analizado. Los meses con escasa representación numérica deben considerarse con ciertas reservas, sobre todo en el estudio de los índices de amplitud de nicho trófico o diversidad.

2.2.1.5.2.1 Análisis taxonómico-numérico:

El análisis estacional de la dieta de las larvas de E. asper (tabla 2.59) muestra que el porcentaje de repleción es del 100% durante todo el año excepto en verano, aunque es cercano a este valor.

Las presas de origen terrestre unicamente están presentes en la dieta durante el verano y otoño, aunque nunca llegan a representar un porcentaje importante del total de presas. El número de presas por estómago es muy similar en todo el año si se exceptúa la estación invernal, que contrariamente a lo que ocurría en los adultos, disminuye.

En primavera (tabla 2.53) el mayor porcentaje de presencia se da en las larvas de efemeróptero, que debido a su menor representación numérica no son la presa fundamental en dominancia. En verano (tabla 2.53) queda muy marcada una especialización en la alimentación al ser los dípteros la presa consumida con preferencia. En esta estación las presas terrestres están presentes en la dieta aunque con porcentajes muy bajos.

En otoño ésta fracción de la dieta, aumenta ligeramente, aunque sólo los coleópteros adultos la conforman. No obstante destaca el importante porcentaje de presencia de estos insectos terrestres. La mayor parte de éstos coleópteros son pequeños carábidos de unos 2 mm de tamaño (tabla 2.53) habitantes de las orillas del curso. En esta estación, el espectro trófico es mas estrecho (tabla 2.53) aunque las larvas de E. asper no parecen centrar tanto su dieta en un sólo tipo de presa.

El periodo invernal se caracteriza por un descenso claro en el número de presas por estómago (tabla 2.53) amén de la no existencia de presas terrestres en la dieta. Los dípteros vuelven a ser la presa fundamental perdiendo los

plecópteros gran parte de la representación que poseían en otoño. Obsérvese además que los ostrácodos pasan a tener una representación relativamente importante en la dieta.

Mensualmente (tabla 2.60), se observa que la dominancia está representada a lo largo de casi todo el año por las larvas de díptero, alternándose o compartiéndose ésta en algunos meses con las larvas de plecóptero o efemeróptero. Otros tipos de presas, aparecen esporádicamente en las categorías tróficas inferiores. Las presas terrestres únicamente se presentan a partir del segundo semestre, aunque sólo en septiembre y octubre poseen una representación mínimamente importante.

El número de presas por estómago es similar a lo largo de todo el año, y el descenso detectado en invierno se debe únicamente a marzo. En otro sentido, se observa que únicamente en los tres meses considerados de verano el porcentaje de presencia no es del 100%.

2.2.1.5.2.2 Análisis taxonómico en biomasa:

El análisis de la dieta en base a biomasa (tabla 2.61), se caracteriza por mantenerse en líneas generales con una estratificación similar al tratamiento numérico. Únicamente se produce un incremento notable en la representación de las larvas de efemerópteros. Estas, como ocurría ya en las otras dietas estudiadas, son principalmente heptagénidos.

Las larvas de esta familia, aunque presentan una longitud similar a los otros invertebrados consumidos, son mucho más corpulentas y por tanto poseen una mayor biomasa relativa. Las larvas de tricóptero presentan también un ligero incremento, aunque numéricamente no son muy importantes ni poseen tallas mayores a la media general.

En las tabla 2.62 se presentan los resultados de los análisis en biomasa de la matriz trófica por estaciones. Por meses (tabla 2.63) la dieta ratifica las líneas generales apuntadas en el tratamiento mensual. Sin embargo, el análisis mensual muestra más claramente una repartición de la dominancia entre larvas de efemerópteros y dípteros, accediendo sólo esporádicamente a ella las larvas de plecópteros. Es interesante puntualizar que la importante λ que presentan los ostrácodos en el mes de marzo, se debe a que en el estómago en que se han localizado es la única presa presente, por lo que el índice de dominancia está sobrevalorado.

En otro sentido cabe resaltar que en el mes de agosto los gasterópodos aparecen como una presa secundaria debido a su gran biomasa relativa. Obsérvese que en este mes el 55,23% de la biomasa total consumida son caracoles terrestres.

2.2.1.5.2.3 Análisis por tallas por tallas de presas:

El análisis estacional por tallas (tabla 2.64), muestra que en primavera es cuando se presenta un mayor rango de tallas y va reduciéndose a medida que nos acercamos al invierno. Esta reducción en las tallas se debe a que en verano los ejemplares de mayor talla abandonan el medio acuático al producirse la metamorfosis y a la incorporación en la población de los individuos ya eclosionados que lógicamente poseen una talla mucho menor. Este mismo comportamiento se observa en la talla media consumida estacionalmente (tabla 2.65). En primavera se consumen presas mayores. El tamaño medio consumido se reduce paulatinamente hacia el otoño y aumenta ligeramente en invierno debido al crecimiento de las larvas eclosionadas al final del verano y principios del otoño.

Mensualmente se perfila de una forma más evidente lo apuntado estacionalmente. El máximo de talla media consumida se alcanza en mayo, junio y julio reduciéndose bruscamente en agosto debido a que la mayoría de los ejemplares de mayor talla ya han abandonado el agua.

2.2.1.5.3 Dinámica trófico-ecológica:

En las tabla 2.66 se indican los resultados obtenidos en el cálculo de los índices de amplitud de nicho trófico y diversidad descritos en el apartado de material y métodos. Tanto en el tratamiento global como temporal sólo se han calculado estos índices para la dieta numérica y en tallas.

2.2.1.6 Dieta de las larvas de E. asper en el torrente de Inгла:

A partir de los considerandos aducidos en el inicio de la presentación de los resultados de la dieta de las larvas en el Vall de Pi, debemos considerar que el menor número de contenidos estomacales es el resultado de las características especiales de este torrente: El mayor caudal, anchura y la presencia de truchas dificultan en gran medida la localización de las larvas en el curso del torrente. Por tanto, la muestra adolece de representación en los meses de mayor caudal y durante el periodo de gelivación.

2.2.1.6.1 Análisis global:

Se capturaron y analizaron un total de 21 ejemplares larvarios de E. asper de los que en 19 se encontró al menos una presa o resto de ella. El porcentaje de replección es por tanto de 90,47%. Se han identificado un total de 204 presas distintas que se han agrupado en 10 categorías de presa de nivel taxonómico de orden. El número máximo de presas localizado en un estómago es de 10,73.

2.2.1.6.1.1 Análisis taxonómico-numérico:

En la tabla 2.67 está representada la matriz trófica numérica que ha sido la base del análisis estadístico de la

dieta. En ella está también indicada la distribución temporal de los estómagos.

En la tabla 2.68 se muestran los resultados de los diferentes estadísticos estudiados por categoría taxonómica. Destaca el relativo mayor porcentaje de presencia numérico de las larvas de díptero, seguidas a corta distancia por las larvas de plecóptero y efemeróptero. Los ácaros, muestran una representatividad elevada (31,58%) mientras que las otras presas se mantienen en valores más o menos cercanos al 10% y con porcentajes numéricos de escaso valor.

La combinación de estos factores en el análisis de la dominancia conforma un espectro trófico que se estructura como se indica en la tabla 2.69. Obsérvese también que las presas de ambientes terrestres son una muy escasa fracción de la dieta, mas que nada testimoniales. Estas presas están representadas únicamente por coleópteros de la familia Carabidae.

2.2.1.6.1.2 Análisis taxonómico en biomasa:

El resultado más evidente que puede extraerse en una primera observación de la tabla 2.70, es el mayor grado de representatividad en la dieta, por lo que se refiere a número de órdenes presentes en la estructuración en dominancia.

Un análisis más detallado muestra que permite observar que las larvas de díptero representan el mayor porcentaje en biomasa, aunque a corta distancia se sitúan las larvas de efemeróptero y los coleópteros terrestres debido a su mayor biomasa relativa.

En la tabla 2.69 se indica la estructuración vertical de la dieta de las larvas de E. asper del Vall d'Inglà en base a biomasa. La biomasa media por estómago es de $40,94 \times 10^{-4}$ gramos.

2.2.1.6.1.2 Análisis por tallas de presas:

El análisis por tallas (tabla 2.71) refleja que existe un amplio rango de tamaños de presa sobre los que depredan las larvas de tritón pirenaico de este valle. La talla media de presa por estómago es de 3,66 situándose la moda porcentual en las tallas 4 y 1 mientras que en dominancia parece centrada casi de forma exclusiva en la clase 4 mm.

En la tabla 2.72 se muestra la distribución por tallas de las categorías de presa más importantes en la dieta.

Se ha estudiado la relación entre la talla del depredador (CC) y la talla media de las presas de cada ejemplar. Al confrontar estas dos variables mediante correlación se ha obtenido un coeficiente de $r_s = 0,457$ significativo con 17 g.d.l. para $p \leq 0.05$.

2.2.1.6.2 Análisis temporal:

Como ya se ha indicado anteriormente, sólo se posee muestra para la estación estival, por tanto el tratamiento temporal se reducirá a presentar los resultados obtenidos en esta estación y en los meses que la forman, para permitir así una posterior comparación con otras poblaciones.

2.2.1.6.2.1 Análisis taxonómico-numérico:

Al extraer un único estómago de la muestra, que no pertenecía a la estación estival, no se pueden obtener resultados sustancialmente distintos. Ahora bien, se observa que las larvas de efemeróptero, adquieren la categoría de presa fundamental (tabla 2.73), aunque a tenor de la pequeña diferencia existente en la λ ", la diferencial catalogación en los dos tratamientos no deja de ser mas que puramente formal. Por tanto en líneas generales y debido a las características de la muestra, podemos equiparar los resultados de la dieta estival a la total.

Mensualmente, tabla 2.74, se observa que las larvas de díptero únicamente son la presa fundamental en julio y setiembre, siendolo en agosto las larvas de efemeróptero. Destaca la presencia de ácaros en la dieta y el porcentaje de presencia realmente elevado de los copépodos en setiembre, aunque en nivel absoluto sólo signifique dos estómagos.

2.2.1.6.2.2 Análisis taxonómico en biomasa:

La tabla 2.75 muestra el resultado del análisis en biomasa de la dieta de E. asper durante el periodo estival. El espectro trófico de esta población durante el verano queda estratificado como se indica en la tabla 2.76.

Mensualmente cabe destacar la dominancia ejercida por las larvas de díptero en julio y setiembre, y de las de efemeróptero en agosto. Obsérvese también que las presas terrestres representan un 49,55% de la biomasa consumida que disminuye hasta un 20,06% en dominancia. Es interesante de la misma forma resaltar el hecho de la aparición en la dieta de las larvas de tricóptero y coleóptero, ausentes en el tratamiento numérico.

2.2.1.6.2.3 Análisis por tallas de presas:

Por tallas los resultados de verano (tabla 2.77) no difieren en nada de los globales, siendo la clase 4 la más consumida y la talla media por estómago de 3,71 mm. Mensualmente (tabla 2.78) se observa que el rango de tallas disminuye con los meses al igual que la talla media por estómago que es de 4,14 para julio, 3,92 para agosto y 2,48 para setiembre.

2.2.1.6.3 Dinámica trófico-ecológica:

En las tabla 2.79 se indican los resultados obtenidos

en el cálculo de los índices de amplitud de nicho trófico y diversidad descritos en el apartado de material y métodos. Tanto en el tratamiento global como temporal, sólo se han calculado estos índices para la dieta numérica y en tallas.

2.2.1.7 Dieta de los ejemplares recién metamorfoseados de E. asper:

Se han considerado como pertenecientes a esta clase de talla todos aquellos individuos que presentan ya la morfología externa y coloración características del tritón adulto, aunque aún posean restos branquiales. Por lo general se han capturado siempre en los alrededores del curso o en él durante el corto periodo que aún se encuentran relacionados con el medio acuático.

En los dos años de estudio únicamente se consiguieron capturar 22 ejemplares recién metamorfoseados, todos ellos del Vall de Pi. Tan solo 17 de los 22 ejemplares presentaron alguna presa cuantificable en sus estómagos, siendo el porcentaje de repleción del 77,27%. Únicamente se han contabilizado 112 presas en total lo que representa un promedio de 9,33 presas por estómago. Estas 112 presas pertenecen a 15 órdenes distintos de los que 8 son de ambientes terrestres. En general el número de presas es bajo siendo el máximo de 32.

2.2.1.7.1 Análisis taxonómico-numérico:

La matriz trófica numérica que se ha utilizado para el tratamiento estadístico de los datos se muestra en la tabla 2.80. En la tabla 2.81 se indican los porcentajes de presencia, numérico y de dominancia obtenidos.

El mayor porcentaje de presencia lo alcanzan las larvas de díptero (50%) y los coleópteros adultos (41,67%) aunque estos últimos sean muy poco importantes numéricamente. Las presa de origen terrestre representan un (19,93%).

En dominancia (λ) la dieta queda estructurada de la siguiente forma:

- Presa fundamental:
 - 1. de díptero (42,274%)
- Presa secundaria:
 - coleópteros adultos (29,8689)
- Presa accesoria:
 - no representados
- Presa accidental:
 - gasterópodos (7,0736)
 - aranéidos (4,6195)
 - 1. de plecópteros (3,7879)
 - ácaros (3,1438)
 - 1. de tricóptero (2,5618)

Las larvas de díptero y los coleopteros, presas de dos ambientes bien diferenciados, se ratifican como la base de la alimentación de esta clase de edad, acaparando el 72,1429% de la dominancia. Las presas de habitats terrestres engloban el 42,642% de la dominancia porcentual (λ) poniendo de manifiesto la importancia de estas presas en la dieta.

2.2.1.7.2 Análisis taxonómico en biomasa:

La matriz trófica en biomasa se presenta en la tabla 2.82. El espectro trófico de los tritones recién metamorfoseados se estructura de la siguiente forma según los valores de λ :

- Presa fundamental:
 - 1. de díptero (34,80%)
- Presa secundaria:
 - helicimorfos (22,21)
- Presa accesoria:
 - no identificados (16,61)
 - araneidos (11,16)
- Presa accidental:
 - 1. de plecópetero (2,78(4)
 - polidesmidos (2,62)
 - julimorfos (2,42)
 - heterópteros (2,36)
 - 1. de tricópteros (2,28)
 - 1. de efemerópteros (1,55)

Destaca de forma muy aparente (tabla 2.81) el gran avance que presentan las formas de vida terrestre como helicimorfos y araneidos. Por contra los coleópteros otrora importantes numéricamente desaparecen de la dieta debido a su pequeño tamaño.

El porcentaje en biomasa y dominancia que alcanzan este tipo de presas es del 57,17% y 41,72% respectivamente. La biomasa media por estómago es de $93,37 \times 10^{-4}$ gramos.

2.2.1.7.3 Análisis por tallas de presas:

Si estudiamos sobre que tallas depredan principalmente los recién metamorfoseados (tabla 2.83) se observa que un gran porcentaje de la dieta (76,46%) está formado por presas de 1 a 4 mm. Presas de mayor talla pueden considerarse frecuentes al alcanzar en algunos casos %P y %N relativamente importantes.

No obstante, en dominancia, la talla o tallas consumidas preferentemente se sitúan entre las clases 0,5 y 3, careciendo de importancia las presas de mayor tamaño. La moda se sitúa en la clase 3 mientras que la talla media por estómago obtenida fue de 2,46 mm.

No se ha observado la relación existente entre el tamaño de la presa y el depredador, debido a que los

individuos recién metamorfoseados son todos de similar talla. Estos se han considerado conjuntamente con los subadultos en este análisis.

2.2.1.8 Dieta de los subadultos de E. asper:

Como individuos subadultos se han considerado todos aquellos ejemplares que habiendo finalizado la metamorfosis, y por tanto llevando una vida terrestre, han sufrido al menos un periodo invernal y no han alcanzado la madurez sexual ($LT \leq 90$ mm).

Los resultados que se presentan a continuación si bien si pertenecen a la clase de los subadultos, presentan un sesgo importante. Este se debe principalmente a que todos los ejemplares han sido capturados en el curso del torrente o en sus orillas. Por tanto, sólo representan la dieta de una fracción probablemente pequeña de todos los subadultos. Todos los intentos realizados por capturar inmaduros en el medio terrestre han resultado infructuosos como ya se ha comentado en el capítulo en el que se ha analizado el componente espacial del nicho trófico. La muestra obtenida, adolece además de una escasa representación numérica consecuencia de lo ocultas de las costumbres de estos individuos.

En los dos años de estudio se han capturado 15 ejemplares subadultos de los que 14 presentaron alguna presa en sus estómagos. El porcentaje de replección es por tanto del 93,33%. Se han contabilizado un total de 147 presas pertenecientes a 13 categorías de presa distintas. De éstas, 5 eran de hábitats terrestres. La media de presas por estómago es de 10,5 y el máximo de 46. Es interesante destacar que se ha identificado un resto de muda en uno de los contenidos analizados.

2.2.1.8.1 Análisis taxonómico-numérico:

El tratamiento estadístico de la dieta de los subadultos de E. asper se ha realizado a partir de la matriz trófica numérica construida con los resultados de los estómagos analizados (tabla 2.84). Los %P, %N y λ " obtenidos se indican en la tabla 2.81.

El mayor porcentaje de presencia está representado por las larvas de díptero (71,43%) y de plecóptero (64,29%). A su vez éstas presas son las que poseen los mayores %N. Las presas terrestres sólo representan un 10,2% del total aunque aparecen en un 64,28% de los estómagos.

En dominancia la dieta queda estructurada de la siguiente forma:

Presa fundamental:

1. de díptero (43,07%)
1. de plecóptero (34,55)

Presa secundaria:
 no representada
 Presa accesoria:
 no representada
 Presa accidental:
 efemerópteros adultos (5,65)
 1. de efemerópteros (4,05)
 no identificados (4,32)
 1. de lepidópteros (2,53)

Obsérvese que únicamente las larvas de díptero y plecóptero agrupan el 77,62% de la dominancia (λ'') siendo las otras presas muy poco importantes. El porcentaje (λ'') de presas terrestres, es asimismo bajo (10,99%), consecuencia de la vida acuática que lleva esta fracción de subadultos.

2.2.1.8.2 Análisis taxonómico en biomasa:

La tabla 2.85 muestra la matriz trófica en biomasa para los subadultos. El espectro trófico en biomasa se estratifica en dominancia de la siguiente forma:

Presa fundamental:
 1. de díptero (29,63%)
 Presa secundaria:
 1. de plecóptero (21,88)
 Presa accesoria:
 1. de lepidóptero (12,50)
 1. de efemeróptero (11,68)
 Presa accidental:
 no identificados (7,68)
 1. de tricópteros (7,08)
 1. de coleópteros (4,79)
 efemerópteros adultos (2,78)

Claramente se observa un aumento en dominancia de las presas terrestres y de mayor talla. El porcentaje en biomasa de las presas terrestres (34,26%) es claramente superior al %N, debido fundamentalmente a la gran biomasa relativa de las larvas de lepidóptero (tabla 2.83).

En dominancia, estas presas representan el 22,04% de la misma. La biomasa media por estómago obtenida es de $88,82 \times 10^{-4}$ gramos.

2.2.1.8.3 Análisis por tallas de presas:

El análisis por tallas demuestra que 86,01% de las presas consumidas se encuentran en el intervalo de 1 a 3 mm. Existe no obstante un pequeño porcentaje (6,3%) de tallas mayores representadas principalmente por las larvas de tricóptero y lepidóptero (tabla 2.84).

En dominancia resalta más esta misma característica destacándose sobre todo la existencia de dos tallas o intervalos de presa depredados por los subadultos. La talla media consumida es de 2,75 mm y la moda se sitúa en la talla

1,5 en %B y 2 en λ ".

La tabla 2.86 muestra la distribución por tallas de las distintas categorías de presas. No se ha observado ninguna relación entre la talla del depredador y la talla media de la presa siendo el coeficiente de correlación obtenido de $r = 0,109$.

2.2.2 Análisis de la dieta de las especies simpátricas:

2.2.2.1 Dieta de las larvas de S.salamandra del torrente de Pi:

Todos los ejemplares larvarios de la salamandra común se han capturado en áreas de simpatria con la población de E. asper. Sin embargo, y como ya se ha comentado en un capítulo anterior, estas zonas se corresponden con los tramos del torrente en los que existe una menor densidad de población de tritones adultos. No se ha realizado tratamiento estacional debido a que la presencia de S. salamandra en el torrente es discontinua en el tiempo, completando todo el desarrollo larvario en pocos meses.

2.2.2.1.1 Análisis global:

Se han capturado un total de 43 individuos con un porcentaje de repleción del 100%. En el total de los contenidos estomacales se contabilizaron 493 presas, que representan una media de 11,46 presas por estómago. Se han logrado identificar 14 órdenes o categorías de presas distintas de las que 4 son de vida terrestre. El número máximo de presas en un estómago es de 38.

2.2.2.1.1.1 Análisis taxonómico-numérico:

La matriz trófica numérica construida a partir de los resultados extraídos del análisis de los estómagos se refleja en la tabla 2.87. En ella, también está indicada la distribución mensual de los contenidos.

Los porcentajes de presencia, numéricos y de dominancia obtenidos en el tratamiento estadístico de la matriz trófica se indican en la tabla 2.88.

Las larvas de díptero y efemeróptero son las presas que poseen el mayor porcentaje de presencia. Otros grupos presentan ya valores inferiores al 50%. Numéricamente, destacan por encima del resto, las dos categorías mencionadas.

El análisis de la dominancia no hace sino confirmar los resultados apuntados por los dos porcentajes anteriores, consecuentemente, la dieta se estructura en dominancia como muestra la tabla 2.89.

Las larvas de díptero y efemeróptero se ratifican como la base de la alimentación de esta especie, acaparando el 84,53% de la dominancia (λ''). Las presas de vida terrestre o aérea sólo representan un 5,89% del total o bien un 2,89% de la dominancia.

2.2.2.1.1.2 Análisis taxonómico en biomasa:

La matriz trófica en biomasa se presenta en la tabla 2.90. Desde esta perspectiva (tabla 2.91) se observa que

aunque el mayor porcentaje en biomasa esté representado por efemerópteros y dípteros, los coleópteros terrestres otrora sin importancia representan el 18,27% de la biomasa.

En la tabla 2.91 se indica la estructuración vertical del espectro trófico según los porcentajes de dominancia (λ). Las presas más corpulentas adquieren cierto grado de significación en la dieta, aunque nunca alcanzan valores realmente importantes.

Las presas terrestres, en biomasa, casi conforman el 99,35% del peso seco consumido, aunque sólo el 14,08% de λ . La biomasa media por estómago es de $61,88 \times 10^{-4}$.

2.2.2.1.1.3 Análisis por tallas de presas:

La matriz trófica por tallas de presas se representa en la tabla 2.92. El análisis por tallas (tabla 2.93) revela que el rango de presas consumido por las larvas de S. salamandra es bastante amplio y se sitúa entre 1 y 6 mm. Este intervalo se amplía aún más si se tiene en cuenta la dominancia porcentual.

La talla media consumida por estómago es de 4,19 mm y la moda en porcentaje se sitúa en la talla 4 mientras que en dominancia ésta se localiza en la 5.

Si analizamos la relación existente entre el tamaño del depredador y la talla media de la presa se observa una relación directa entre estas dos variables ($r = 0,4569$) significativo para $p \leq 0,01$ y 41 g.d.l..

2.2.2.1.2 Análisis temporal:

El análisis temporal, en Salamandra salamandra, se reduce al periodo en que las larvas de esta especie se encuentran presentes en el torrente, es decir a los meses de mayo, junio y julio.

2.2.2.1.2.1 Análisis taxonómico-numérico:

En la tabla 2.94 están representados los porcentajes de presencia, numéricos y de dominancia (λ) del análisis mensual de la matriz trófica numérica.

Se observa que las larvas de díptero presentan el mayor porcentaje de presencia y numérico a lo largo de los tres meses, con alguna matización en el mes de julio. Otras presas como las larvas de plecóptero sólo adquieren cierta importancia de forma puntual (Junio) y muy probablemente se deba a la variación introducida por el azar en una muestra pequeña.

El porcentaje de presas terrestres (tabla 2.89) se mantiene constante en mayo y junio, sufriendo un ligero aumento en el mes de julio. En este mes aparecen en la dieta

un conjunto de categorías de presa no presentes hasta la fecha. Si observamos el porcentaje de dominancia (λ) podemos considerar que la dieta queda estructurada por meses tal y como se indica en la tabla 2.89.

La presa fundamental son las larvas de díptero que pierden importancia a medida que avanzan los meses. Proceso inverso es el seguido por las larvas de efemeróptero, que de no estar presentes en la dieta de mayo, pasan a ser la presa fundamental de julio. El número medio de presas por estómago parece disminuir hacia el mes de julio.

2.2.2.1.2.2 Análisis taxonómico en biomasa:

El análisis temporal de la dieta en base a biomasa (tabla 2.95) muestra que el mayor porcentaje en biomasa en el mes de mayo son las larvas de díptero (81,29%), distribuyéndose éste en los otros meses, de una forma más equitativa con otras presas. Destaca en gran medida el elevado porcentaje en biomasa representado por las presas de origen terrestre, aunque su pobre representación en los estómagos haga disminuir su importancia en cuanto a dominancia.

Mensualmente, en biomasa, la dieta se estructura como se indica en la tabla 2.91. Se observa la aparición en el espectro trófico de las presas terrestres que numéricamente carecían de importancia, aunque nunca adquieran una significación mayor a la de presa ocasional.

La biomasa media por estómago aumenta hacia el final del desarrollo de S. salamandra debido fundamentalmente al aumento de talla de estas larvas.

2.2.2.1.2.3 Análisis por tallas de presas:

La talla dominante en la dieta (tabla 2.96) va aumentando paulatinamente hacia el mes de julio, al igual que la talla media consumida que es de 3,1 mm para mayo, 4,357 para junio y 4,603 para el mes de julio.

De la misma forma se observa una cierta ampliación en el rango de tallas consumido.

2.2.2.1.3 Dinámica trófico-ecológica

En la tabla 2.97 se indican los resultados obtenidos en el cálculo de los índices de amplitud de nicho trófico y diversidad descritos en el apartado de material y métodos. Tanto en el tratamiento global como temporal sólo se han calculado estos índices para la dieta numérica y en tallas.

2.2.2.2 Dieta de las larvas de S. salamandra del Vall d'Inгла:

El régimen torrencial del torrente d'Inгла ha dificultado la localización y captura de las larvas de S.

salamandra. Debido a ello, el estudio de la dieta de esta especie en este torrente únicamente se ha realizado con 10 ejemplares pertenecientes a mayo y junio.

2.2.2.2.1 Análisis global:

El porcentaje de replección obtenido es del 100%, identificándose un total de 133 presas pertenecientes a 10 órdenes distintos, de los que 4 son de vida terrestre. El número máximo de presas por estómago es de 27 siendo el número medio de 13,3.

2.2.2.2.1.1 Análisis taxonómico-numérico:

Numéricamente (tabla 2.98) se observa que la presa más representada son las larvas de díptero, aunque el mayor porcentaje de presencia corresponde a las larvas de efemeróptero. Las presas terrestres únicamente alcanzan como máximo un 20% de %P y numéricamente sólo representan un 3,75%. En dominancia su importancia aún es menor (0,25%) y no pasan de ser una presa meramente testimonial. La matriz trófica numérica se presenta en la tabla 2.99.

En dominancia la dieta queda estructurada de la siguiente forma:

- Presa fundamental:
 - 1. de dípteros (53,097%)
- Presa secundaria:
 - 1. de efemerópteros (29,48)
- Presa accesoria:
 - 1. de plecópteros (16,68)
- Presa ocasional:
 - no representada

Se observa que el espectro trófico de las larvas de S. salamandra en el Vall d'Inglà es prácticamente idéntico al del Vall de Pi.

2.2.2.2.1.2 Análisis taxonómico en biomasa:

En biomasa (tabla 2.98), destaca la gran importancia adquirida porcentualmente por las presas terrestres (40,36%) consecuencia del gran peso relativo de los coleópteros terrestres y los geofilomorfos. No obstante su importancia disminuye enormemente en dominancia (5,87%).

El espectro trófico en biomasa, se estructura como viene en λ ":

- Presa fundamental:
 - 1. de efemeróptero (43,48%)
 - 1. de díptero (42,20)
- Presa secundaria:
 - no representada
- Presa accesoria:
 - no representada

Presa ocasional:

- 1. de plecóptero (7,93)
- coleópteros adultos terrestres (3,45)
- geofilomorfos (2,38)

Se repite, una vez más el comportamiento observado en los tratamientos en base a la biomasa, es decir, aparición en la dieta de las presas terrestres y aumento de la importancia de los efemerópteros.

2.2.2.2.1.3 Análisis por tallas de presas:

La matriz trófica numérica por tallas se presenta en la tabla 2.100. La talla consumida preferentemente por la muestra estudiada de esta población es la clase 3, aunque en dominancia sea la clase 6 la más importante. La talla media consumida se sitúa entre estos dos valores 4,19.

2.2.2.2.2 Dinámica trófico-ecológica:

En la tabla 2.97 se indican los resultados obtenidos en el cálculo de los índices de amplitud de nicho trófico y diversidad descritos en el apartado de material y métodos. Tanto en el tratamiento global como temporal, sólo se han calculado estos índices para la dieta numérica y en tallas.

2.2.2.3 Dieta de S. trutta fario en el torrente de Inгла:

Para el estudio de la dieta de la trucha común únicamente se han utilizado los controles estomacales, desechando la información obtenida en el análisis del intestino en el tratamiento estadístico de los resultados.

Todas las truchas se capturaron en zonas de simpatria con E. asper intentando que en la muestra estuvieran representadas todas las clases de talla existentes en la población.

2.2.2.3.1 Análisis global:

Se diseccionaron un total de 63 truchas, de las que 59 presentaban al menos una presa en su estómago, lo que representa un porcentaje de repleción del 93,65%. Se han contabilizado un total de 1464 que representa una media de 24,00, siendo el máximo encontrado de 95. Estas presas se agrupan en 21 órdenes (tabla 2.101) de las que 12 son de ambientes terrestres.

2.2.2.3.1.1 Análisis taxonómico-numérico:

En la tabla 2.101 está representada la matriz trófica numérica construída a partir del estudio de los contenidos estomacales de 63 ejemplares de Salmo trutta fario, en ella se indica además la clase de talla a la que pertenece cada ejemplar. En la tabla 2.102 se muestran los resultados obtenidos del análisis estadístico de esta matriz.

En ella puede observarse que el mayor porcentaje numérico está representado por las larvas de díptero (26,6%), pertenecientes en su mayoría a la familia Chironomidae. Con porcentajes algo menores le siguen las larvas de plecóptero (22,45%) y las de efemeróptero (20,49%), otros grupos poseen una representación poco importante. El mayor porcentaje de presencia sin embargo lo poseen los efemerópteros y plecópteros (81,82%) en ambos casos y los dípteros (80,30), destacándose también las larvas de tricóptero que se localizan en un 65,15% de los estómagos.

Las presas terrestres representan un 18,46% de las presas aunque se ha localizado al menos una presa terrestre en un 47,45% de los contenidos. Sin embargo, estas presas no llegan a representar más que un 7,49% de la dominancia porcentual (,)" . En la tabla 2.102 pueden observarse los valores de dominancia porcentual hallados para cada categoría de presa. Según estos la dieta queda estructurada como se indica en la tabla 2.103.

2.2.2.3.1.2 Análisis por tallas de presas:

Los resultados obtenidos a partir del tratamiento estadístico de la matriz de tallas consumidas (tabla 2.104) se reflejan en la tabla 2.105. Se observa que el intervalo comprendido entre las tallas 2 y 6 incluye el 84,07% de todas las presas consumidas.

En dominancia la talla más representada sigue siendo la clase 3 incluyendo el intervalo 2-6 el 94,43% de la misma.

2.2.2.3.2 Análisis por clases de edad:

En este apartado se han considerado únicamente dos clases de edad, las truchas que no han alcanzado la madurez sexual o inmaduros, y aquellas ya reproductoras y que llamaremos adultos.

2.2.2.3.2.1 Inmaduros:

Un total de 18 truchas de las 19 analizadas pertenecientes a esta categoría presentaban algún contenido en su estómago. El porcentaje de replección es por tanto del 94,44%. Se han contabilizado 399 presas pertenecientes a 8 categorías de presas de las que tan solo 3 pertenecen al habitat terrestre. El número medio de presas por estómago es de 22,16 siendo el máximo de 64.

2.2.2.3.2.1.1 Análisis taxonómico-numérico:

En la tabla 2.101 está representada la matriz trófica numérica global a partir de la que puede elaborarse la referente a los inmaduros. La tabla ** muestra los resultados obtenidos en el tratamiento estadístico de los datos.

El mayor porcentaje numérico está representado por las larvas de plecóptero (35,59%) y díptero (34,84%) seguidos ya a cierta distancia por las larvas de efemeróptero (24,56%). La misma tónica se observa en la dominancia porcentual (λ) quedando la dieta estructurada en categorías tróficas según y como se indica en la tabla 2.103.

Las presas terrestres no alcanzan una representación mínimamente relevante, ni en %N (0,75%) ni en λ (0,303%). Únicamente en un 16,66% de los contenidos se localizó alguna presa de este ambiente.

2.2.2.3.2.1.2 Análisis por tallas de presas:

En la tabla 2.105 se muestran los resultados obtenidos en el tratamiento estadístico de la matriz trófica de tallas (tabla 2.105). Se observa que la clase más representada numéricamente es la talla 3 (39,02%), seguida a continuación por la 2 con casi el mismo porcentaje (34,12%). En dominancia, no obstante, las diferencias quedan mucho más marcadas, destacándose claramente la primera. Asimismo se observa un estrechamiento en el rango de presas consumido. El 93,82% de las presas están incluidas en el intervalo 2,5. En dominancia el 96,35% de la misma queda englobado entre las tallas 2 y 4.

2.2.2.3.2.2 Adultos:

2.2.2.3.2.2.1 Análisis global:

Se han diseccionado 46 contenidos con un porcentaje de replección del 93,47%. En estos 43 contenidos se individualizaron un total de 1065 presas que representó una media por estómago de 24,76 pertenecientes a 18 categorías distintas (tabla 2.101). De éstas, 11 pertenecen al hábitat terrestre.

2.2.2.3.2.2.1.1 Análisis taxonómico-numérico:

En la tabla 2.101 está representada la matriz trófica numérica de los adultos en el conjunto de los estómagos. En la tabla 2.102 se exponen los resultados obtenidos en el tratamiento de dicha matriz.

Las larvas de díptero representan el mayor porcentaje de las presas (26,82%) aunque su presencia en los contenidos no sea la más elevada (%P=79,07%).

Las larvas de efemeróptero son el orden que presentan

el mayor porcentaje de presencia al tiempo que un porcentaje numérico elevado. Este hecho se refleja claramente en el índice de dominancia.

2.2.2.3.2.2.1.2 Análisis por tallas de presas:

Los resultados obtenidos en el tratamiento por tallas de la matriz trófica se indican en la tabla 2.104. De forma generalizada se observa el mismo comportamiento descrito en la mayoría de los casos anteriores, esto es, la dominancia de la clase 3 tanto porcentualmente (%N) como en λ'' y la concentración de la mayor parte de las presas en el intervalo situado entre las tallas 2 y 6 ($\Sigma\%N = 90,64\%$ y $\Sigma\lambda'' = 91,89\%$). La talla media consumida es de 3,89mm.

2.2.2.3.2.2.2 Análisis por sexos:

La muestra de 43 adultos estudiada, se reparte por sexos en 23 machos y 21 hembras.

2.2.2.3.2.2.2.1 Machos:

Se han analizado 23 contenidos de machos de trucha común, de los que 22 presentaron al menos una presa, lo que significa un porcentaje de replección del 95,65%. Se contabilizaron un total de 675 presas, pertenecientes a 18 órdenes distintos (tabla 2.101) de los que 11 son de ambientes terrestres o aéreas.

2.2.2.3.2.2.2.1.1 Análisis taxonómico-numérico:

La matriz trófica numérica de los machos puede extraerse de la tabla 2.101. Los resultados obtenidos en el tratamiento estadístico de los datos se reflejan en la tabla 2.102.

El mayor porcentaje numérico está representado por las larvas de díptero (27,11%) claramente más representadas que los otros grupos. Sin embargo no son éstas las que presentan un mayor %P ya que las larvas de efemeróptero (90,91%) plecóptero (86,36%) y tricóptero (86,36%) presentan porcentajes de presencia mayores. Obsérvese como hecho realmente destacable, el alto %P de las larvas de tricóptero en comparación a su bajo porcentaje numérico. De la misma forma deberían mencionarse los dípteros adultos, cuya representación supera el 50% de los contenidos.

Las presas terrestres aumentan su importancia con respecto al tratamiento global, superando el 20% (20,45%). Sin embargo en el 58,63% de los estómagos se encontró al menos una presa terrestre.

En la tabla 2.102 están representados los valores de dominancia porcentual (λ'') obtenidos. En base a estos resultados la dieta queda estratificada tal y como se indica en la tabla 2.103. Obsérvese que las presas terrestres en ningún caso alcanzan valores de cierta importancia y en

total no representan más que el 6,08% de la dominancia.

2.2.2.3.2.2.2.1.2 Análisis por tallas de presas:

El tratamiento estadístico de la matriz de tallas (tabla 2.104) queda reflejado en la tabla 2.105. En ella puede observarse que el intervalo comprendido entre las clases 2 y 6 incluye el 90,12% de todas las presas consumidas, siendo la talla 3 la más representada.

Las mismas características presenta el análisis de la dominancia aunque el intervalo que incluye el 90,78% se sitúa entre las clases 2 y 5.

2.2.2.3.2.2.2.2 Hembras:

De los 23 contenidos analizados, en 21 se localizó al menos una presa siendo por tanto el porcentaje de replección de 91,3%. Se contabilizaron un total de 390 presas lo que representa una media de 18,57 por estómago, pertenecientes a 15 órdenes distintos (tabla 2.101) de los que 9 son del hábitat terrestre o aéreo.

2.2.2.3.2.2.2.2.1 Análisis taxonómico-numérico:

La matriz trófica numérica que ha servido para el análisis matemático de la dieta de las hembras puede extraerse de la tabla 2.101. En la tabla 2.102 se presentan los resultados obtenidos en el tratamiento estadístico de la muestra de hembras.

El mayor porcentaje de presencia, se da en las larvas de efemeróptero (80,95%) y de plecóptero (76,19%), seguido de las larvas de díptero (71,43%). Otros órdenes poseen ya %P más bajos, destacando el descenso de las larvas de tricóptero respecto a los machos (57,14%). En %N son las larvas de díptero, efemeróptero y plecóptero los grupos que aglutinan un mayor porcentaje de las presas (71,28%), quedando los tricópteros en un segundo plano (11,54%) y el resto de presas casi sin representación.

Las presas terrestres tienen aquí una menor importancia, no representando más que un 13,58% del total de la dieta, aunque en dominancia mantienen unos valores similares a los machos ($\Sigma \lambda''_t = 7,07$).

Si observamos los valores de dominancia porcentual (λ'') obtenidos, la dieta queda estructurada como se indica en la tabla 2.103.

2.2.2.3.2.2.2.2.2 Análisis por tallas de presas:

La matriz trófica de tallas que se ha utilizado en este tratamiento puede extraerse de la tabla 2.104. Los %P, %N y λ'' obtenidos se reflejan en la tabla 2.105.

Como se observa, el 91,56% de las presas están

incluidas en el intervalo comprendido entre las clases 2 y 6. La talla 3 sigue siendo la más representada al tiempo que se presenta en un mayor número de estómagos. La talla media por estómago es de 3,68. En dominancia, se mantiene esta misma tónica.

2.2.2.3.3 Dinámica trófico-ecológica:

Los valores obtenidos en el cálculo de los índices de amplitud de nicho trófico (B), diversidad media (H_i), diversidad acumulada (H_z) y diversidad poblacional (\bar{H}_z) tanto numéricos como en tallas están reflejados en la tabla 2.106.

2.2.3 Solapamiento del nicho trófico intra e interespecífico:

En este apartado se presentan los resultados obtenidos en la comparación de los índices de dominancia porcentual (λ) mediante los índices de solapamiento de nicho trófico de Pianka (1971) y de Schoener (1968). La elección de uno u otro índice, así como los motivos por los que se comparan λ y no %N ya han sido expuestos en el apartado de material y métodos.

La confrontación de las dietas, se ha realizado desde dos perspectivas distintas, esto es, considerando por una parte el tratamiento numérico y por otra las λ por tallas. No se han comparado las dietas en biomasa ya que se ha considerado que los dos análisis realizados ya incluyen la mayor parte de la información que aportaría este tratamiento. Además, tanto uno como otro utilizan unidades presa mientras que el tratamiento en biomasa se basa en unidades gramo, que son mucho más ficticias.

Dentro de esta doble perspectiva, se ha estudiado, tanto el solapamiento intraespecífico como interespecífico. El análisis intraespecífico evalúa el solapamiento existente entre sexos o tallas, bien dentro de la misma población, bien entre las dos poblaciones en las que se ha trabajado.

El tratamiento interespecífico intenta analizar el solapamiento existente entre las tres especies que a priori colonizan o intentan ocupar nichos similares durante todo el ciclo, o sólo en algún momento.

También se ha realizado un test de la χ^2 para comprobar si las diferencias existentes en la distribución de la dieta eran significativas o no.

En las tablas 2.107, 2.108 y 2.110 se reflejan los solapamientos y valores obtenidos en la comparación de las dietas de las poblaciones de los dos valles desde una perspectiva numérica. Los solapamientos para el tratamiento por tallas se muestran en las tablas 2.109 y 2.111.

En las tablas 2.110 y 2.111 están representados los índices obtenidos al comparar entre sí distintas fracciones que habitan cursos diferentes, numéricamente y por tallas respectivamente.

Las tablas 2.112 y 2.113, muestran los resultados de la comparación a nivel global de todos con todos.

2.3 Discusión:

Los criterios aplicados en el tratamiento de la dieta nos permiten tipificar cual es la situación trofo-ecológica del tritón pirenaico dentro del sistema fluvial estudiado.

Por una parte, la utilización del índice de Simpson porcentual (λ'') aplicado tanto con criterio numérico como en biomasa o tallas nos revela la importancia real de cada tipo de presa en cada momento del ciclo biológico; por otra, el empleo de los índices de amplitud y diversidad nos informan acerca del grado de esteno o eurifagia de la especie así como de sus tendencias hacia la competencia o segregación trófica a nivel poblacional, y por otra el índice de Levins nos estiman la mayor o menor amplitud del nicho en dos de sus dimensiones.

En este apartado, se discutirán estos y otros parámetros tróficos de interés de forma específica y poblacional, con la finalidad de encuadrar lo más claramente posible el nicho trófico del tritón pirenaico E. asper que a priori parece situarse en la cúspide de su particular pirámide ecológica dentro del sistema fluvial de la montaña media.

En el último apartado se analizarán las relaciones intra e interespecíficas existentes en este ecosistema.

2.3.1 Dieta de E.asper en el torrente de Pi:

Observando la tabla 2.4 se hace patente que las presas fundamentales en la dieta de E. asper, analizada de forma global y numérica, son las larvas de plecóptero y efemeróptero; adquiriendo las larvas de díptero y tricóptero una importancia menos relevante. Sin embargo, el análisis en biomasa, (tabla 2.6) revela que las larvas de tricóptero, además de las de efemeróptero y plecóptero, son las que conforman la base de la dieta, que se ve complementada con los heterópteros y las larvas de díptero. El resto de presas pueden considerarse como banales y únicamente interesan como tipificadoras ecológicas de complemento. El rango de tallas de las especies consumidas (tabla 2.7) es muy estrecho y en general las presas ingeridas son de pequeño tamaño en comparación a la talla del tritón pirenaico. Muy probablemente esta situación aparentemente anómala se deba a la gran abundancia en el medio de presas de pequeña talla relativa. Debería comprobarse en posteriores estudios, si la pequeña talla media de los contenidos se deben a que E. asper se ha especializado en la captura de este tipo de presas, o bien si el tritón pirenaico, depreda arbitrariamente sin seleccionar la presa, y por tanto el espectro de tallas hallado en los estómagos analizados es el reflejo de la disponibilidad en el medio, hipótesis que a priori aparece como más posible.

El intervalo de tallas consumido, corresponde como es

lógico, al rango en el que se encuentran la mayor parte de las presas que conforman la dieta del tritón pirenaico (figs. 2.1 y 2.2). De esta forma podemos considerar globalmente, es decir desde las tres perspectivas de análisis, que la dieta general de E. asper estaría conformada por larvas de plecóptero, efemeróptero y tricóptero, siendo estas dos últimas las energéticamente más rentables debido a la mayor biomasa relativa que poseen los efemerópteros, principalmente Heptagenidae y los tricópteros mayoritariamente Rhyacophilidae, que son las familias más representativas de cada grupo en la dieta.

Aunque la mayor parte de las categorías de presas catalogadas carecen de importancia trófica, sin embargo nos sirven para poder clasificar y enmarcar más claramente el nicho trófico de E. asper.

En el apartado de resultados puede observarse que en la dieta únicamente están representados 7 tipos de presas, de las que sólo 5 tienen cierta importancia. El rango de tipos de presas consumido es amplio ya que se han localizado 27 órdenes distintos (tabla 2.3). Este hecho denota una cierta plasticidad por parte de E. asper por lo que respecta a la dieta, y consecuentemente una tendencia hacia la eurifagia.

Por lo que respecta a las especies acuáticas, estamos completamente de acuerdo con DESPAX (1923) y CLERGUE-GAZEAU (1971), al respecto de que E. asper se alimenta casi exclusivamente de especies de la fauna reófila, siendo consumidas las presas de origen terrestre de forma accidental cuando éstas caen al agua.

Aunque no existen datos comparativos cuantificables en la bibliografía, la poca información existente al respecto (BEDRIAGA, 1987; DESPAX, 1923 y CLERGUE-GAZEAU, 1969a) indica que E. asper se alimenta en función de la disponibilidad del medio, pudiendo variar mucho en función del hábitat. Así por ejemplo mientras los ejemplares provenientes del Lac d'Oncet (DESPAX, 1923) se alimentan básicamente de larvas de coleóptero (Dytiscidae), los provenientes del Lac d'Oredon basaban su dieta en las larvas de díptero (Simulidae) y efemeróptero. Sin embargo, habría que considerar que factores de interferencia pueden darse en cada población en relación a la composición de la biocenosis.

Por lo que hace referencia a los órdenes que poseen una representación inferior al 5%N (en nuestro caso la mayoría, ver tabla 2.4), destaca la presencia de urodelos en esta dieta.

Todos los urodelos identificados en los contenidos, son ejemplares larvarios de S. salamandra. Esta especie, presenta una distribución en el torrente bastante alopatrica con E. asper, habitando en simpatria sólo en las zonas donde E. asper se hace más escaso (ver capítulo de componente espacial del nicho). Esta exclusión en el nicho espacial muy

probablemente sea la consecuencia de la presión predatoria que el tritón pirenaico ejerce sobre la salamandra común. Más si tenemos en cuenta que las condiciones fisicoquímicas del torrente son buenas en toda su longitud. Esta presión unidireccional, numéricamente poco importante (el máximo %N=5,56 para julio), está en realidad subestimada debido a varios factores:

- Las zonas de simpatria son muy pequeñas y coinciden con las áreas donde E. asper escasea.
- S. salamandra en su periodo larvario posee un rápido crecimiento, habitando el torrente sólo durante un corto periodo de tiempo, tres meses a lo sumo.
- Los posibles intentos de colonización de nuevas áreas son rápidamente eliminados debido a la gran cantidad de E. asper presentes en toda la zona central de distribución.
- S. salamandra, aún en sus zonas de alopatria presenta pocos efectivos.

Todo ello hace que, aunque no de forma continua, en algunos momentos del ciclo, la predación sobre estas larvas sea mucho más importante de lo que los resultados expresan. Además esta exclusión competitiva por depredación unidireccional plantea interesantes cuestiones ecológicas en orden a compresión de nicho y utilización de recursos que se comentarán más adelante.

No se ha detectado en la muestra analizada la presencia de otros vertebrados acuáticos en la dieta, aunque experimentalmente si se ha observado la captura de Alytes obstetricans, Rana temporaria y larvas del propio tritón pirenaico.

El sapo partero (Alytes obstetricans) podría ser consumido con cierta frecuencia como así muestra su distribución en el torrente. Precisamente allí donde E. asper abunda, A. obstetricans escasea. La conclusión parece fácil si pensamos de que experimentalmente se ha comprobado que E. asper captura gran cantidad de estas larvas, llegando incluso en estas condiciones a ser la base fundamental de su alimentación. Si que se ha observado en el campo la captura de un sapillo postmetamórfico de esta especie por parte de un macho adulto de tritón pirenaico mientras se encontraba en amplexus. Además, destaca, a título de curiosidad zoológica digna de cualquier texto de tinte darwinista, que el sapo partero capturado presentaba importantes deformaciones teratológicas caracterizadas por una pentabractilia posterior.

No se ha observado en ningún caso, predación sobre Rana temporaria, debido fundamentalmente a que la distribución de las larvas de esta especie es totalmente

alopátrica con E. asper. Únicamente las fuertes lluvias pueden arrastrar a estos anfibios hasta el cauce del torrente siendo entonces posible su captura por parte del tritón pirenaico. Sin embargo ésta debe ser muy casual.

No debe ser en cambio muy frecuente el canibalismo, aunque a priori, E. asper no sepa discernir entre una larva propia o de salamandra. Sin embargo, las primeras son mucho más retraídas y huyen rápidamente a refugiarse al menor viso de peligro, en contraste con S. salamandra. Tal vez esta conducta más recelosa sea la consecuencia de una modificación del nicho conductual provocada por una cierta presión depredatoria en un solo sentido.

Otras presas pertenecientes a este grupo del 5% como son lumbricimorfos, heterópteros, ortópteros y dípteros adultos, ausentes en la dieta numérica adquieren cierta importancia en biomasa (tabla 2.6). No debe por tanto dejar de considerarse estos recursos que poco importantes en el global de la población, para ciertas fracciones y determinados momentos del ciclo biológico de E. asper pueden suponer una parte importante de la dieta, al menos energéticamente. En este sentido es interesante apuntar que un ejemplar adulto de E. asper se mantuvo con vida durante 6 meses a 13°C sin recibir alimento alguno. La resistencia de esta especie al ayuno, por otra parte general en los anfibios, ya fue puesta de manifiesto por CLERGUE-GAZEAU (1969a) al observar que las formas cavernícolas de E. asper cuya alimentación dependía de la deriva del exterior podían presentar largos periodos de inanición sobre todo en invierno debido a que en los torrentes subterráneos no invernaban.

Se ha comprobado la existencia de mudas en un 12,7% de los estómagos, hecho que ya fue puesto de manifiesto por DESPAX (1923). No se ha observado en cambio la existencia de canibalismo en la fase de huevo, aunque esto debe estar motivado por el carácter casual y azaroso de este comportamiento, tal y como apunta también (DESPAX op cit.).

Los índices de diversidad y amplitud de nicho trófico (tabla 2.31 y 2.32), nos muestran que si bien la diversidad individual media es relativamente baja tanto en tratamiento numérico como en tallas, globalmente la población presenta una cierta eurifagia ($H_z = 2,74$), más acusada si nos fijamos en el índice de amplitud de nicho (B).

A nivel poblacional, nos encontramos ante una situación caracterizada por una clara competencia ($H_p = H_z$) en la que todos los ejemplares muestran una dieta muy similar y por tanto existe un solapamiento casi total de las dietas individuales. Similar situación se produce por lo que respecta a las tallas, ya que aunque $H_p > H_z$, la diferencia de 0,25 bits no es suficientemente grande como para determinar una situación de segregación trófica poblacional. Sin embargo, el tratamiento global de la dieta es muy grosero y no es sensible a variaciones estacionales o sexuales que

quedan enmascaradas en el conjunto.

Por sexos, los tres tratamientos de la dieta realizados (tablas 2.10 a 2.14), muestran que no existen claras diferencias entre las dietas de machos y hembras, basándose la dieta fundamentalmente en los grupos que ya aparecían en el tratamiento global. Sin embargo parece observarse una mayor dominancia en machos de las larvas de plec6ptero, tipificadoras de ambientes m6s re6filos. En esta l6nea puede explicarse la menor abundancia de presas terrestres en la dieta de los machos ya que de hecho s6lo el 5,75% de las presas pertenecen a 6ste h6bitat. En hembras, este porcentaje dobla al de los machos (10,17%). Las hembras, durante el periodo de puesta frecuentan asiduamente las zonas m6s remansadas del torrente y ser6a en esos ambientes donde capturar6an un mayor n6mero de presas terrestres. Este fen6meno se evidencia, m6s claramente en el an6lisis estacional. Los %B_t tambi6n marcan claramente la mayor importancia en la dieta de las hembras de estos invertebrados aunque la diferencia no es tan acusada como en %N (ver resultados). Tambi6n el %P de presas terrestres es mayor en hembras poni6ndose de manifiesto que el mayor consumo de recursos de este medio no se debe al comportamiento especializado de unos pocos, sino que es m6s habitual para el conjunto de hembras que de para los machos (%P_t ♂♂ = 33,3% y %P_t ♀♀ = 50,94%).

De esta forma general, destaca en el tratamiento en biomasa el gran %B de urodelos y lumbricimorfos, debido a su gran talla, sin embargo, su importancia real es mucho menor como denota el an6lisis del 6ndice de dominancia (λ") (tabla 2.6). Este 6ndice pone claramente de manifiesto en ambos sexos, que principalmente tric6pteros y secundariamente los heter6pteros son energ6ticamente muy importantes en la dieta, consecuencia de su gran biomasa relativa. Tambi6n destaca la aparici6n en la dieta en biomasa, de presas terrestres, mucho m6s acusado en hembras por los motivos ya comentados. De forma general las hembras se muestran m6s voraces que los machos como denota el mayor n6mero medio de presas por est6mago hallado en ellas. Sin embargo, tambi6n podr6a deberse a la mayor talla de 6stas aunque no se ha encontrado correlaci6n alguna entre estas dos variables. La talla media de las presas consumidas, tambi6n es algo mayor en las hembras, aunque la diferencia no es significativa con respecto a los machos. Sin embargo, aunque no se ha encontrado correlaci6n entre la talla del depredador y la presa, la peque6a desviaci6n podr6a deberse a la diferencia de talla antes aducida.

La diversidad media individual es algo mayor, aunque no significativa, en las hembras, de acuerdo con los resultados obtenidos. De la misma forma se comporta H₂ aunque la peque6a diferencia de 0,18 bits es practicamente desechable. Ahora bien, el 6ndice de amplitud de Levins, nos marca unas diferencias algo m6s claras entre machos y hembras destacando un caracter algo m6s eur6fago en las hembras que en los machos, consecuencia de la mayor diversidad de zonas

que frecuentan y campean las hembras de E. asper sobre todo durante el periodo reproductor. Este mismo hecho parece confirmarse en el análisis de la dinámica troficoecológica a nivel poblacional. Obsérvese que mientras en los machos H_p es igual que H_z y por tanto se presenta una situación de competencia individual, en las hembras parece intuirse una cierta tendencia a la segregación trófica ($H_p > H_z$) consecuencia de la amplificación del nicho espacial en las hembras durante el periodo reproductor, lo que posibilitaría un nicho trófico potencial más amplio. De hecho el número de órdenes presentes en la dieta de este sexo es mayor que en los machos siendo las presas ausentes de ambientes terrestres próximas al torrente o acuáticas de zonas remansada (coleópteros adultos acuáticos). Sin embargo, esta segregación quedaría enmascarada por la presencia en la muestra de las hembras de final de verano, otoño e invierno que no presentarían esta conducta.

Desde una perspectiva temporal, la dieta de los adultos de E. asper está caracterizada por el dominio alternante o compartido de las larvas de plecóptero, efemeróptero y díptero. Las larvas de las moscas de las piedras, como vulgarmente se conoce a los plecópteros, son básicamente las presas fundamentales en los meses más fríos y templados, mientras que las larvas de efemeróptero, y secundariamente las de díptero son las que forman la base fundamental de la dieta en los meses más cálidos (fig. 2.3 y tabla 2.16). Ahora bien, el dominio de los efemerópteros es mucho más acusado en las hembras tal y como puede observarse en las tablas 2.20 a 2.22. Se pone aún más en evidencia el diferencial biotopo de caza para las hembras durante el periodo de puesta. Durante el resto del año, la dieta de machos y hembras es muy similar y se fundamenta principalmente en los plecópteros.

Las larvas de díptero, son consumidas preferentemente durante el verano y en el mes de abril. En el primer caso, E. asper las captura en el plocon, donde habitualmente se sitúa a la busca de aguas más ricas en oxígeno. El consumo de estas presas durante el mes de abril debe atribuirse al aumento explosivo que sufre la población de simúlidos del torrente consecuencia de la gran cantidad de materiales en suspensión que arrastra el río después del deshielo (Margalef, 1983). Destaca en otro orden de cosas (fig. 2.4) la súbita irrupción en verano de las presas terrestres consecuencia clara de su mayor abundancia en el medio. Muy distinto es no obstante la estructura temporal de la dieta en base a biomasa. Desde esta perspectiva (tablas 2.23, 2.24 y 2.27) las larvas de plecóptero, otrora importantes en la dieta pierden representatividad desde esta perspectiva en favor de presas de mayor biomasa relativa y por tanto más rentables energéticamente. En esta situación se encuentran las larvas de efemeróptero, tricóptero y de los heterópteros que se constituyen como la quinta presa en importancia.

A lo largo de todo el año la biomasa media por estómago varía aunque se observa un aumento hacia los meses de verano

provocado por la mayor talla media que también se da en estos meses (fig. 2.4). No obstante el número medio de presas por estómago es menor en los meses más cálidos. Por tanto, la conclusión parece obvia en el sentido de que en los meses más cálidos se consumen presas de mayor talla, como así pone de manifiesto la observación del rango de tallas. Éste es mayor en verano que en invierno.

Las presas de tallas pequeñas, entre 1 y 2 mm no son consumidas más que muy ocasionalmente a pesar de ser relativamente frecuentes. Tal vez éstas debido a su tamaño no se constituyen en un estímulo que de inicio a las conductas de predación. Las tallas mayores no están muy representadas, y únicamente alguna adquiere relativa importancia. Estas tallas corresponden a las larvas de tricóptero.

E. asper en este torrente presenta un porcentaje relativamente elevado de presas no acuáticas que alcanzan su máximo en junio, mes en que el %B_t es de 62,33%. En general, la representación de estas presas en la dieta de E. asper es importante, un poco en oposición a lo que opina CLERGUE-GAZEAU 1969a que considera que la dieta es exclusivamente acuática. En nuestra población estas presas provienen principalmente de deriva estando constituidas por invertebrados que accidentalmente caen al agua. También son importantes en esta fracción los organismos aquellos que habitan la interfase aire-agua y forman parte del epineuston. A esta categoría pertenecen los zapateros de la familia Velidae, consumidos frecuentemente a partir de junio y que constituyen la presa fundamental en septiembre y octubre.

Estacionalmente las hembras consumen presas algo mayores en primavera y verano, accentuándose más este hecho en otoño, aunque la escasa muestra de esta estación haga considerar este resultado. En invierno no obstante, la tendencia se invierte siendo los machos los que consumen presas mayores. Esto puede ser consecuencia de la gran cantidad de efemerópteros principalmente Heptagenidae que consumen los individuos de este sexo y que las hembras parecen no capturar durante esta estación.

La diversidad media calculada estacional y mensualmente (fig. 2.5) aumenta ligeramente en los meses más cálidos, consecuencia de la mayor disponibilidad alimentaria que permite una amplificación del nicho (PIANKA, 1975). Sin embargo, esta diversidad individual es baja y sus pequeñas diferencias pueden ser debidas al propio azar. Sin embargo, el mismo comportamiento presenta la diversidad acumulada (H₂) y el índice de amplitud de nicho trófico (B). Ambos muestran más claramente esta tendencia aunque sea tal vez el índice de Levins (B) el que marque más claramente las diferencias temporales (fig 2.5).

Esta dinámica estacional, hace que E. asper se muestre más especialista en los meses invernales mientras

que su eurifagia aumenta en los meses más cálidos. Estacionalmente se observa también que si bien la amplitud de nicho es similar para machos y hembras, en verano las hembras se destacan como muy eurípagas ($B = 6,14$) debido principalmente a los distintos biotopos que estas ocupan. Recuérdese en este sentido que en los primeros meses de verano y últimos de primavera se realiza la puesta y por tanto las zonas de campeo de las hembras son distintas. Este fenómeno provoca una gran amplitud teórica del nicho en verano para las hembras ya que los machos parecen rehuir las zonas del torrente con menores concentraciones de oxígeno (ver capítulo 3).

Las tallas consumidas muestran una diversidad muy similar a lo largo de todo el año aunque globalmente la población presente una distribución muy similar al tratamiento numérico. Sin embargo, el índice de Levins muestra que en julio y agosto se produce un incremento muy importante en la amplitud de tallas consumido. Esta mayor diversificación de tallas obedece a la aparición en la dieta de grupos no acuáticos, a la mayor concentración de las presas por la disminución del curso y a la yuxtaposición en el torrente de varias generaciones sucesivas de los invertebrados que realizan parte de su ciclo en el torrente.

La dinámica trófico-ecológica a nivel poblacional (tablas 2.31 y 2.32) revela que en la mayor parte del año se produce una situación de segregación trófica, mucho más acusada en invierno. Sin embargo, ésta únicamente destaca mensualmente en junio y julio, meses en los que la totalidad de las hembras realizando o finalizando la puesta y campean áreas donde teóricamente los machos no acceden habitualmente por su mayor dependencia de la concentración de oxígeno en el medio (ver capítulo 3). En marzo ésta también se produce y es consecuencia de que los tritones que recién despiertan de su letargo invernal no pueden habitar toda la totalidad del torrente debido a las aún bajas temperaturas y deben por tanto situarse en las pozas donde las oscilaciones térmicas no son tan acusadas. En esta situación las restringidas y diferenciales zonas de caza que individualmente o en grupos deben utilizar se reflejan en un nivel poblacional por una segregación trófica clara. Más clara incluso si se analizan machos y hembras por separado.

Los machos durante la primavera presentan una clara segregación trófica que puede explicarse por un incremento del área de campeo debido a que la temperatura del agua es la óptima en todas las zonas del torrente o por un aumento de actividad debido a la búsqueda de pareja, aunque ésta conducta no parece presentarse en E. asper. En verano sin embargo los machos mostrarían una tendencia a la dominancia de un recurso. Esta podría interpretarse como una consecuencia de que estos tritones se localizan principalmente en los saltos de agua, que son las zonas donde la concentración de oxígeno es mayor. Los machos son por lo general menos resistentes a las bajas concentraciones de oxígeno y de ahí que se localicen preferentemente en las

zonas de corriente más rápida. Obsérvese que en esta estación estos ejemplares muestran una reducción de la amplitud del nicho importante mientras que las hembras presentan un espectacular incremento del mismo. (fig 2.5, tabla 2.31). Además como ya se verá en el capítulo de distribución espacial, la distribución de los machos durante el verano de 1982 y 1984 mostraba una relación significativa con la concentración de oxígeno en las distintas zonas del torrente.

Durante el resto del año se da una situación de competencia intrapoblacional, es decir, todos los individuos de la población se muestran relativamente flexibles y se generalizan siendo los recursos utilizados por cada individuo semejantes a los explotados por el conjunto de la población.

El comportamiento general de la población por lo que respecta a las tallas es similar al observado numéricamente, es decir, que una segregación trófica a nivel numérico va acompañada normalmente de una segregación a nivel de tallas consumidas, únicamente durante junio, julio y octubre ésta se da sólo en el tratamiento numérico. Este hecho entra dentro de la normalidad debido a la abundancia del amplio rango de tallas que presentan estas presas durante este periodo.