

PARTE II

LAS POBLACIONES DE ANFIBIOS EN LA ALTA MONTAÑA

- INTRODUCCIÓN. Parte II.
- OCUPACIÓN DE LOS ECOSISTEMAS ACUÁTICOS DE ALTITUD POR LOS ANFIBIOS.
- DINÁMICA POBLACIONAL DE LOS ANFIBIOS EN LAGUNAS Y EMBALSES DE ALTITUD DE LA PENÍNSULA IBÉRICA.
- DISCUSIÓN II.

INTRODUCCIÓN. Parte II.

Los anfibios pueden ser utilizados como especies sensoras de los cambios ambientales, ya que debido a su posición intermedia en las cadenas tróficas, pueden reflejar con antelación las alteraciones susceptibles de afectar a la globalidad de un ecosistema. El carácter más o menos específico de las diferentes especies en lo que a requerimientos ecológicos se refiere unido a la peculiaridad de su ciclo biológico, en el cual se combinan las fases acuáticas con las terrestres, hace de los anfibios representantes idóneos de los diferentes biotopos presentes en la Sierra. Juegan multitud de papeles en las comunidades por ser un eslabón fundamental en las redes tróficas y en el control de poblaciones de especies que de otra manera proliferan sin control ecológico, tales como los insectos o las algas bentónicas.

La destrucción de los recursos en su hábitat natural, acuático y terrestre, de los que dependen y la limitada capacidad de los anfibios para desplazarse a grandes distancias en busca de hábitats mejores suponen una limitación en cuanto al espacio disponible para el desarrollo de su ciclo vital, siendo este efecto extremadamente incisivo en el caso de las poblaciones de alta montaña, donde las condiciones climáticas extremas y la orografía abrupta impiden los flujos rápidos de ejemplares y condicionan en muchos casos un éxito reproductor anual limitado. Así, es frecuente que se den problemas de fragmentación de poblaciones y reducción del flujo genético entre ellas (Martínez-Solano 2006).

Las comunidades de anfibios parecen decaer a nivel global y algunos grupos han desaparecido por completo de su área de distribución natural. La primera vez que se tuvo consciencia de este problema fue durante el Primer Congreso Mundial de Herpetología en 1989 ya que el análisis de datos históricos indicaban un declive en las poblaciones de anfibios a nivel mundial desde los años 70 (Stuart et al., 2004). Este declive poblacional y proceso de extinción local puede deberse a multitud de factores, desde la contaminación de zonas de reproducción hasta la destrucción de sus hábitats por parte del uso humano, su caza descontrolada o la expansión de enfermedades (Masó y Pijoan 2011).

En las últimas décadas se ha venido observando una pérdida en la diversidad y tamaño de sus poblaciones en todo el Planeta, incluidas zonas remotas de características prístinas y zonas bien conservadas (Blaustein y Wake 1995, Blaustein *et al.* 1998, Lizana y Pedraza 1998, Lizana 2002, Martínez-Solano 2006). Entre éstas destacan los complejos lagunares de alta montaña en la Península Ibérica, donde dada sus características óptimas por la cantidad de medios que ofrecen para el refugio, la reproducción y la alimentación, se han localizado históricamente las mejores poblaciones ibéricas de este grupo de vertebrados.

Sin embargo en la última década se está produciendo un alarmante descenso en las poblaciones de ranas y sapos, constatado en varios sistemas montañosos ibéricos. No es una excepción la Sierra Segundera y Cabrera, donde a través de los datos que se presenten en esta memoria se constatan cambios cualitativos y cuantitativos que parecen relevantes para la conservación de varias especies. Estos aspectos serán tratados en los siguientes apartados y especialmente en el punto 8.8, donde se hará una revisión de los principales factores de declive de los anfibios.

7. OCUPACIÓN DE LOS ECOSISTEMAS ACUÁTICOS DE ALTITUD POR LOS ANFIBIOS.

7.0 LOS ANFIBIOS IBÉRICOS DE ALTA MONTAÑA.

Los anfibios españoles pertenecen a 7 familias, incluidas en los órdenes Urodelos (los anfibios con cola en estado adulto) y Anuros (anfibios sin cola en estado adulto). Los 11 urodelos presentes en territorio español pertenecen a la familia de los Salamánderos (Salamandridae Goldfuss, 1820), que incluyen a las salamandras (género *Salamandra*) y los tritones (géneros *Triturus*, *Calotriton*, *Lissotriton* y *Mesotriton*), y son especies en general habitantes de zonas montañosas en gran medida debido a que es en estas zonas donde se han conservado mejor sus hábitats.

Los anuros incluyen al menos 24 especies en el territorio español, de las cuales al menos 21 son especies típicamente de los ámbitos serranos. Destacan por abundantes y ubiquestas entre los Alítidos (Alytidae Fitzinger, 1843) los sapos parteros (género *Alytes*), entre los Pelodítidos (Pelodytidae Bonaparte, 1850) los sapillos moteados (género *Pelodytes*), y entre los Bufónidos (Bufonidae Gray, 1825) tanto el sapo corredor como el común (género *Bufo*). También encontramos representantes de los Hílidos (Hylidae Rafinesque, 1815) que incluyen las ranas de S Antonio (género *Hyla*); y entre los Ránidos (Ranidae Rafinesque, 1814) las ranas pardas y las verdes (géneros *Rana* y *Pelophylax*, respectivamente), que tienen buenas poblaciones altimontanas.

En las áreas geográficas estudiadas de Zamora, Ávila, Palencia, Huesca y Lleida se distribuyen en las zonas serranas incluidas en las áreas de estudio las siguientes especies, y que por lo tanto suponen un recurso trófico para las nutrias en la montaña :

URODELOS (6 especies) :

salamandras: *Salamandra salamandra*

tritones: *Lissotriton boscai*, *L. helveticus*, *Triturus marmoratus*, *Mesotriton alpestris*, *Calotriton asper*

ANUROS (9 especies) :

sapillos: *Alytes obstetricans*, *Pelodytes punctatus*

sapos: *Bufo calamita*, *Bufo spinosus*

ranas: *Hyla molleri*, *Rana iberica*, *Rana pyrenaica*, *Rana temporaria*, *Pelophylax perezi*

▷ ANFIBIOS

Se utiliza la reciente taxonomía incluida en la última revisión de la “*Lista patrón actualizada de la herpetofauna española. Conclusiones de nomenclatura y taxonomía para las especies de anfibios y reptiles de España*” (AHE 2014); y sus anteriores revisiones (Montori y Llorente Eds. 2005 y Carretero *et al.* 2011); todas disponibles en <http://www.herpetologica.es/>.

Asimismo para la reciente taxonomía de los sapos comunes se han tenido en cuenta la nomenclatura taxonómica propuesta para todas las poblaciones estudiadas, incluidas las de Pirineos centrales, como *Bufo spinosus* (García-Porta *et al.* 2012, Recuero *et al.* 2012, Arntzen *et al.* 2013).

Estas 15 especies de anfibios se distribuyen por las áreas geográficas estudiadas de forma diferente, y únicamente la salamandra común y otros 4 anuros son comunes a todas ellas. En la siguiente Tabla 7.1 se resume la distribución por las zonas geográficas estudiadas, si bien se debe tener en cuenta que para algunas especies la alta montaña constituye un hábitat subóptimo, y por lo tanto no se corresponde exactamente su presencia en las cuadrículas con las zonas muestreadas para el presente estudio.

	Especie	Abrev.	DUERO			EBRO
			SSyC	SG	FC	PC
URODELOS	<i>Salamandra salamandra</i>	Ssal				
	<i>Calotriton asper</i>	Casp				
	<i>Lissotriton boscai</i>	Lbos				
	<i>Lissotriton helveticus</i>	Lhel				
	<i>Mesotriton alpestris</i>	lalp				
	<i>Triturus marmoratus</i>	Tmar				
ANUROS	<i>Alytes obstetricans</i>	Aobs				
	<i>Pelodytes punctatus</i>	Ppun				
	<i>Bufo calamita</i>	Bcal				
	<i>Bufo spinosus</i>	Bspi				
	<i>Hyla molleri</i>	Hmol				
	<i>Rana iberica</i>	Ribe				
	<i>Rana pyrenaica</i>	Rpyr				
	<i>Rana temporaria</i>	Rtem				
	<i>Pelophylax perezi</i>	Pper				

Tabla 7.1. Conjunto de especies citadas en cada uno de los sistemas montañosos estudiados.

Además de los trabajos faunísticos de detección de especies y de recuento de anfibios en los humedales y tramos estudiados durante los transectos de búsqueda de presencia de nutrias, se contará para el desarrollo de los siguientes apartados con datos bibliográficos complementarios de diverso origen. Para completar la composición potencial de las comunidades de anfibios en los humedales estudiados se consultaron los siguientes trabajos bibliográficos, tanto publicados como inéditos:

- Gredos: Lizana *et al.* 1988, Lizana 1990, Lizana *et al.* 1990, 1993; Martín-Sánchez 1992, Guerrero 1993, Morales *et al.* 2000, Lizana *et al.* 2001, Ortiz 2002, Santos 2013.
- Segundera y Cabrera: Lizana *et al.* 1995, Morales y Lizana 2000, Galán y Cabana 2008, Morales y Cruz 2011, Morales *et al.* 2013.
- Pirineos Centrales: Balcells 1975, Martínez-Rica y Reiné-Viñales 1988, Lizana *et al.* 1999.
- Fuentes Carrionas: Arribas 2008.

Asimismo se utilizó de referencia la base de datos de distribución de las especies en España de la Asociación Herpetológica Española (A.H.E.) disponibles "on line" por cuadrículas UTM 10x10 en <http://siare.herpetologica.es/bdh/especiesxutm10>.

En Tabla 7.2 se muestran los periodos de estudio de poblaciones de anfibios en cada una de las áreas geográficas, con su duración total y el intervalo de días y estaciones del año en las que se trabajó en zonas de altitud superior a 1.500 msm.

Zona de estudio ecosistemas estudiados / días de trabajo	Estación	Primer periodo de estudio							Segundo	Total estacional	suma de zona	global		
		1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2014					
SIERRA DE GREDOS SG	INV		2/2							2/2	24/14	193/104		
	PRI	2/2	1/2							3/4				
	VER	6/4	9/5							15/5				
	OTO	4/4								4/4				
SIERRA SEGUNDERA Y CABRERA SSC	INV	3/1	3/3		2/2	5/4	2/2	1/1		16/13	110/67		193/104	
	PRI		9/4	2/2	11/9	13/8	5/4	4/4	4/3	48/34				
	VER		2/2	5/1	18/5	6/2	1/1		1/1	33/12				
	OTO		2/1	3/3	5/2	3/2				13/8				
PIRINEOS CENTRALES PC	PRI						40/15			40/15	56/20			193/104
	VER						16/5			16/5				
FUENTES CARRIONAS FC	PRI								2/2	2/2	3/3	193/104		
	VER								1/1	1/1				

Tabla 7.2. Distribución del esfuerzo de muestreo de anfibios en cada uno de los sistemas montañosos estudiados al o largo de los dos periodos del estudio.

En el siguiente apartado se presenta una pequeña recopilación de información sobre las especies presentes en el área de estudio de las nutrias en los cuatro macizos montañosos estudiados.

7.0.1 NOTAS SOBRE LA BIOLOGÍA DE LAS ESPECIES.

Subclase ***Lissamphibia* Haeckel, 1866**

Orden ***Caudata* Scopoli, 1777**

Familia ***Salamandridae* Goldfuss, 1820**

Salamandra común, *Salamandra salamandra* (Linnaeus, 1758)



Se distribuye por todo el Oeste, Centro y Sur del continente europeo. Es más abundante en las regiones montañosas de toda la Península excepto algunas zonas áridas de levante y centro, habiéndose rarificado intensamente fuera de las zonas montañosas. En Castilla y León se distribuye casi en exclusiva en los territorios periféricos ligados a las áreas forestales montañosas. Se puede localizar desde las zonas más bajas de la meseta hasta las cumbres del Sistema Central, ligadas a las turberas oro y crioromediterráneas.

Es un urodelo de cuerpo robusto y de mediano tamaño, que no suele sobrepasar 220 mm, y que no tiene dimorfismo sexual.

Principalmente habitan áreas montañosas con buena cobertura vegetal (generalmente boscosas) y elevada humedad. A diferencia del resto de los urodelos ibéricos es una especie ovovivípara.

La hembra alumbrá, en corrientes de aguas limpias, pilones, charcas, fuentes, etc. larvas que completan allí su metamorfosis. Existen poblaciones con hembras vivíparas.

Ref.: Alcobendas y Buckley 2002

Tritón ibérico, *Lissotriton boscai* (Lataste, 1879)



Este pequeño anfibio es un endemismo ibérico occidental que ocupa el Oeste y Centro de la Península. En Castilla y León únicamente se encuentra en las provincias occidentales, donde es una especie habitual de las zonas bien conservadas que no sufren estiajes prolongados. Por esta razón en Zamora es más habitual en su tercio norte, pero no es raro encontrarlo en los medios húmedos (artificiales y naturales) de zonas bajas.

Es el urodelo más pequeño de la fauna ibérica, en general no supera 10 cm.

Puede vivir todo el año dentro del agua, aunque por lo general tienen una fase estival terrestre, de duración muy variable, fuera de la época reproductora. El cortejo se produce dentro del agua. Ocupa una gran variedad de hábitats desde los fondos de valle a las lagunas de alta montaña.

Los adultos tienen actividad nocturna o crepuscular y es una especie habitual de las charcas someras y de orillas de humedales con praderas anfibias. Esta especie utiliza la estrategia de neotenia para utilizar los recursos en zonas profundas fuera de la capa fótica en lagunas altimontanas (Morales *et al.* 2013) durante el invierno.

Ref.: Díaz-Paniagua 2002

Tritón palmeado, *Lissotriton helveticus* (Razoumowsky, 1789)

Su distribución ibérica es exclusiva del tercio norte y muy ligada a los paisajes montaños, donde puede habitar hasta la zona de cumbres.

Es un tritón de tamaño pequeño, que excepcionalmente puede superar 90 mm. Suelen ser de colores verdes y ocres poco llamativos y suelen perder una poco patente línea dorsal ocre que le recorre el dorso hasta el extremo de la cola. Es una especie de marcado dimorfismo sexual, más acentuado durante la estación de reproducción, con amplias crestas caudales y filamento terminal en los machos.



Pueden ocupar todo tipo de masas de aguas quietas, tanto naturales como artificiales, y tanto permanentes como estacionales. Suelen pasar gran parte del año en agua o enterrados en fango, aunque algunas poblaciones tienen individuos que se alejan de las masas durante el verano.

Es una especie que utiliza la neotenia como estrategia de utilización de los recursos acuáticos en el invierno. En el piedesierra coloniza todo tipo de puntos de agua adecuados hasta casi los 2.400 m; viviendo en sintopía estricta con otros tritones.

Ref.: Barbadillo 2002

Tritón jaspeado, *Triturus marmoratus* (Latreille, 1800)

Vive en toda la mitad norte de la Península Ibérica. Se distribuye por toda Castilla y León, principalmente en zonas bien forestadas y en arroyos de zonas más intervenidas. En Zamora es más raro en las zonas adheridas con escasez de arroyos y charcas artificiales, y habitual en la mitad norte.

Es un tritón de tamaño medio, alcanzando más de 160 mm, de llamativos colores verdes y ocres y con una patente línea dorsal anaranjada que le recorre el dorso hasta el extremo de la cola.



Puede habitar gran variedad de ambientes, desde ecosistemas agrícolas hasta las áreas montañosas. En otoño-invierno los adultos acuden a los cuerpos de agua para reproducirse. Los tritones jaspeados pueden encontrarse en las regiones húmedas muy lejos del agua, escondidos bajo piedras, hojarasca o troncos. Suelen preferir humedales con amplia cobertura de plantas anfibias en las orillas, en especial de ranúnculos.

Para reproducirse escoge principalmente charcas y lagunas permanentes con vegetación acuática en las orillas. En el piedesierra coloniza todo tipo de bosques, matorrales y pastizales con puntos de agua adecuados hasta casi los 2.000 msm; viviendo en sintopía estricta con otros tritones.

Ref.: García-Paris y Albert 2002

Tritón alpino, *Mesotriton alpestris* (Laurenti, 1768)



Se distribuye únicamente por una estrecha franja del N de la Península Ibérica en el entorno cantábrico y estribaciones pre-pirenaicas navarras, así como muy localmente (introducido recientemente) en las cumbres de Peñalara. Habita casi con exclusividad en altitud, incluso por encima de cotas alpinas superiores a 2.000 m. Ocupa todo tipo de masas de agua y también las zonas de turbera en las montañas.

Es un tritón mediano que por lo general no supera 100 mm, aunque puede alcanzar 120 mm.

Puede habitar en gran variedad de ambientes acuáticos profundos y someros de aguas frías, tanto transparentes como turbias. No suele tener preferencias por la tipología del sustrato, pudiendo ser hallados sobre rocas y también en lugares fangosos como las turberas o pozas de arroyos en los pastos de altitud.

Comparte hábitats con otros tritones y con las salamandras, y sus larvas son muy sensibles a la presencia de peces en los humedales, por lo que frecuentemente utiliza charcas someras para la reproducción.

Ref.: Recuero-Gil y Martínez-Solano 2002

Tritón pirenaico, *Calotriton asper* (Dugès, 1852)



Es una especie endémica del Pirineo donde se distribuye en ámbitos montanos y altimontanos por ambas vertientes entre 500 y 2.500 m de altitud, tanto del eje central como en las estribaciones pre-pirenaicas. Se trata de un tritón de tamaño medio de piel rugosa de colores ocre y con una patente línea dorsal amarilla que le recorre el dorso hasta el extremo de la cola.

Es una especie con tamaño muy variable, generalmente inferior a 140 mm, pero puede llegar a 165 mm.

Los tritones pirenaicos son de hábitos nocturnos y durante el día permanecen escondidos en el fondo de lagunas y arroyos, y también entre la vegetación de las orillas.

Habitan todo tipo de aguas someras, quietas o torrentes, pero muy oxigenadas. Prefieren las aguas frías, hasta 4-5 °C; y cuando el agua de los torrentes de zonas bajas se calienta por encima de 15°C se retiran a estivar.

Ref.: Montori *et al.* 2002

Orden **Anura Rafinesque, 1815**Familia **Bufonidae** Gray, 1825**Sapo corredor, *Bufo calamita* (Laurenti, 1768)**

Es una especie de distribución continua por toda la fachada atlántica de Europa y las islas británicas. Se distribuye por toda la P. Ibérica y su óptimo está en zonas de influencia mediterránea, tanto en el valle como en las primeras elevaciones de la montaña.

Se trata de un sapo pequeño (por lo general < 90 mm) y de aspecto robusto, verrucoso y con una cabeza ancha.

Vive en todo tipo de medios mediterráneos y también en pastizales y matorrales de montaña e incluso turberas y lagunas de alta montaña. Prefiere para depositar sus huevos los medios más someros, siendo además unas de las primeras especies en iniciar su época reproductora. En ese momento sus cantos de celo muy graves se pueden oír a más de 1 km de distancia.

Durante la freza utiliza aguas quietas poco profundas, generalmente sin vegetación, muchas veces temporales y de reducido tamaño (cunetas, balsas de riego, charcas, etc.).

Se les localiza desde las zonas más bajas de los Arribes hasta más de 2.000 metros en las sierras de Sanabria. Son más nocturnos que otros sapos y generalmente se refugian bajo piedras en pequeñas galerías que excavan ellos mismos.

Ref.: Reques y Tejedó 2002

Sapo común, *Bufo spinosus* Daudin, 1803

Es una especie de distribución continua por toda Europa y Asia. Se distribuye por toda P. Ibérica y su óptimo está en zonas de influencia montañosa, tanto mediterránea como de clima más atlántico.

Se trata de un sapo de gran tamaño (por lo general superan 90 mm) y de aspecto robusto, verrucoso y con una cabeza ancha y aplanada. No tienen línea vertebral en la epitelio dorsal, que por el contrario está ampliamente poblado de glándulas tóxicas. Los machos suelen ser mucho menores ya que el dimorfismo sexual es acusado. Durante el celo los machos desarrollan callosidades en los dedos internos de las manos.

Las membranas interdigitales son grandes, y aunque es una especie bastante terrestre suele nadar con destreza en aguas profundas, donde habitualmente reposa sumergido largos periodos de tiempo en la orilla de lagunas y embalses.

Vive en todo tipo de medios forestados y también en pastizales y matorrales de montaña e incluso turberas y lagunas de alta montaña. Prefiere para depositar sus huevos los medios acuáticos profundos, generalmente con poca vegetación, iniciando su época reproductora tras el inicio de la fusión de la nieve.

Se les localiza desde las zonas bajas hasta más de 2.000 metros. Son por lo general nocturnos. Se refugian bajo piedras y raíces en pequeñas galerías que son capaces de excavar ellos mismos.

Ref.: Lizana 1990, Lizana 2002

Familia ***Alytidae*** Fitzinger, 1843**Sapo partero común, *Alytes obstetricans* (Laurenti, 1768)**

Es una especie endémica del suroeste de la Europa atlántica y norte de África próxima al estrecho de Gibraltar. Las poblaciones zamoranas pertenecen a la subespecie *A. o. boscai*, propia de la meseta norte.

Es un sapillo con aspecto rechoncho cuyo tamaño no supera 55 mm de longitud y con una piel casi lisa. Las glándulas paratoideas son pequeñas, a menuda poco patentes en la cabeza, y suelen ser patentes y más coloreadas de rojo en los ejemplares recién metamorfoseados.

Los machos carecen de sacos vocales para el canto y de callosidades para el celo nupcial y son portadores de la puesta durante el desarrollo embrionario de las larvas, que cuidan y remojan periódicamente hasta la eclosión de los renacuajos.

Habita en las zonas serranas hasta los 2.100 m, principalmente en suelos arenosos. Su carácter ubiquista le permite colonizar medios muy diversos.

Ocupa todos los sistemas montañosos de la mitad norte de Iberia, y sus zonas mesetarias.

Ref.: Bosch 2002

Familia ***Pelodytidae*** Bonaparte, 1850**Sapillo moteado, *Pelodytes punctatus* (Daudin, 1802)**

Se trata de una especie propia del occidente europeo, con una distribución amplia en la Península Ibérica, aunque muy mal conocida y por el momento parece que no es abundante en su área. En la actualidad se reconoce como una especie endémica a las poblaciones (*P. ibericus*) del suroeste ibérico.

En general es una especie que está ausente de las partes altas de las montañas y rehuye asentarse en terrenos con aguas ácidas o sobre suelos silíceos. Toleran por el contrario bien las aguas muy salinas. Ocupan tanto áreas boscosas como abiertas, y se les localiza siempre cerca de los puntos de reproducción. Los huevos son depositados en lugares someros y organizados en cordones.

Son pequeños sapillos de forma estilizada, con hocico redondeado y prominente, ojos laterales muy grandes y largas patas con largos dedos libres. Presenta un gran querecía a permanecer escondido en oquedades.

En muchas zonas la desaparición de pequeños encharcamientos y humedales temporales someros les hace dependientes de del a conservación de antiguos manantiales, estanques, cunetas o balsas de riego, por lo que es muy escaso o ha desaparecido en amplias zonas de ambas mesetas. Un declive en el que tiene mucho que ver la contaminación del agua debida a la actividad agropecuaria.

Ref.: Barbadillo 1987, 2002

Familia ***Hylidae*** Rafinesque, 1815**Rana de S. Antonio, *Hyla molleri* Bedriaga, 1890**

En la actualidad se considera a las poblaciones de estas ranas de la mitad septentrional de la Península Ibérica como especie separada de la distribución centroeuropea de las poblaciones de *H. arborea*. Es una especie habitual de los medios serranos y de valle bien conservados en toda Castilla y León.

En Zamora se distribuye por todos los paisajes, desde las estepas cerealistas a los robledales montanos, siempre ligados a las zonas húmedas de praderas, arroyos y charcas tanto naturales como artificiales.

Es un pequeño anuro de aspecto verdoso uniforme por el dorso y con una gran franja costal de color marrón; y que no suele sobrepasar los 50 mm. Suelen reunirse en grupos durante la estación reproductora en la que muestran comportamiento de cortejo con grandes coros de machos en las orillas de las lagunas o pozas de arroyos y turberas.

Los adultos viven en la época de celo cerca del agua, en zonas con abundante vegetación herbácea, juncos, carrizos, etc. y los tramos lentos de cursos fluviales con abundante vegetación en sus orillas.

En la montaña prefiere los bosques, prados frescos y matorrales de los escobonales y brezales atlánticos. En las zonas serranas es más habitual en las praderas y turberas, donde alcanza los 2.000 m de altitud.

Ref.: Márquez 2002

Familia ***Ranidae*** Rafinesque, 1814**Rana pirenaica, *Rana pyrenaica* Serra-Cobo, 1993**

Esta rana de reciente descripción taxonómica es un endemismo pirenaico central. Por la parte española se distribuye en el Pirineo central y occidental, desde el Valle de Irati en Navarra hasta el Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido en Aragón. Su rango altitudinal de distribución abarca hasta los 2.100 m. Es una especie predominantemente acuática típica de torrentes de alta montaña con aguas muy frías y oxigenadas.

Es una rana parda de mediano tamaño (entre 33 y 51 mm) de coloración uniforme de tonos entre canela crema y gris oliváceo. El tímpano es muy pequeño. Las extremidades son largas, con membranas interdigitales ampliamente desarrolladas en todas las patas.

Los animales se encuentran principalmente dentro del agua, si bien en verano se les ha observado en las orillas de arroyos. Es una especie de la que se carece de datos en la mayoría de los aspectos de su biología, así como de su comportamiento y organización social.

Ref.: Serra-Cobo 1993, Serra-Cobo 2002, Gosá *et al.* 2009

Rana patilarga, *Rana iberica* Boulenger, 1879



Se trata de una especie endémica de la mitad noroccidental de Iberia. En Castilla y León se distribuye casi exclusivamente por zonas montañosas y serranas. En Zamora se localiza en el tercio noroeste, ligada a la red fluvial y lagunas de montaña de las sierras Marabón, Culebra, Segundera y Cabrera; y también en los cursos mejor conservados de Aliste.

Son ranas fácilmente diferenciables por su color marrón en todo su cuerpo, aunque existe una gran graduación en la tonalidad, desde un color muy oscuro hasta casi anaranjado. El tímpano no suele ser visible y carecen de sacos vocales.

Son de tamaño medio y no suelen sobrepasar los 70 mm de longitud.

Muestra un amplio rango altitudinal de habitabilidad en zonas con arroyos y regatos de corriente rápida (hasta los 2.100 m en el macizo de Trevinca), y ríos con alisedas y saucedas densas que permiten conservar el agua fría.

Raramente se encuentra lejos de los puntos de agua, pero también se puede localizar entre la hojarasca de zonas muy umbrías con musgos en bosques de planifolios. Se ve muy afectada por la contaminación del agua, respecto a la cual es mucho más sensible que la rana común.

Ref.: Esteban y Martínez-Solano 2002

Rana bermeja, *Rana temporaria* Linnaeus, 1758



Se trata de una especie de amplia distribución centroeuropea y que ocupa únicamente el tercio norte ibérico, mayormente en ámbitos montañosos y de pre-sierra. Son ranas diferenciables por su color marrón (a veces oliváceo o pardo-rojizo) en todo su cuerpo, y por tener habitualmente las patas traseras cortas y con diseño barrado transversal. El tímpano es muy grande y visible (mayor diámetro que el ojo) y poseen sacos vocales internos.

Por lo general son ranas de menos de 75 mm, aunque excepcionalmente algunas hembras alcanzan 95 mm.

Son ranas pardas con hábitos bastante terrestres y suelen hallarse tanto en los borde de lagunas y arroyos, como en prados, brezales o bosques húmedos. Pueden habitar con facilidad por encima de 2.400 m de altitud, aunque presentan una actividad muy reducida por debajo de 8°C en el agua. Salvo los juveniles son ranas bastante nocturnas.

Desovan de forma masiva en las orillas de ensenadas de aguas quietas en las lagunas, y también en charcos, charcas y brazos de arroyos y turberas. Salvo excepción hacen el reposo invernal enterradas en el fango de zonas someras.

Ref.: Esteban y García-Paris, 2002

Rana verde común, *Pelophylax perezi* (López-Seoane, 1885)



Es el anfibio más común y fácil de encontrar e identificar. Ocupa toda la P. Ibérica en todos los ecosistemas acuáticos, tanto naturales como artificiales. Su óptimo poblacional lo encuentra en las masas de aguas del valle y la media montaña hasta el piso del robledal.

Se reconoce en el campo fácilmente por su color verde moteado o jaspeado y con una patente línea vertebral verde-amarillenta; también por su gran tamaño. Puede medir hasta 110 mm y con frecuencia supera 70 mm. El tímpano es muy grande y visible (menor diámetro que el ojo) y suele estar rodeado de una amplia mancha oscura; además poseen sacos vocales externos que utilizan en los coros nupciales y para comunicación intraespecífica tanto dentro del agua como en las orillas o en la vegetación.

Vive muy ligada al medio acuático y coloniza todo tipo de aguas, aunque tengan cierto grado de eutrofización y contaminación, tanto en ámbitos naturales (ríos, arroyos de montaña, lagunas y turberas periglaciares, lagunas endorreicas con abundante salinidad) como artificiales (charcas, cunetas, acequias, pozos, embalses y presas, balsas de riego, estanques, fuentes, etc.). Realiza el cortejo nupcial y la puesta en cualquier masa de agua con o sin vegetación, aunque prefiere las permanentes con alguna profundidad y amplias zonas de litoral donde realizar los coros.

Conforme se asciende en altitud, la rana verde común se rarifica pero sin llegar a desaparecer hasta casi alcanzar las lagunas cimeras, siendo más escasa en las zonas de flujo de los arroyos que en los humedales de aguas quietas.

Ref.: Llorente *et al.* 2002

7.1 ECOLOGÍA DE LOS ANFIBIOS EN LA ALTA MONTAÑA DURANTE EL PERIODO REPRODUCTOR.

En general, los anfibios se constituyen como excelentes indicadores de la salud ambiental de los ecosistemas debido a su escasa capacidad migradora y a su marcada filopatría, lo que les lleva a mantener una relación muy estricta con sus hábitats; sin embargo, algunas especies como *Bufo spinosus*, *B. calamita* o *Pelophylax perezi* son bastante ubiquistas, por lo que los efectos de los cambios puntuales en medios concretos pueden ser difíciles de detectar utilizando como indicador a estas especies.

Se adaptan en gran medida a lo que hay en el entorno más próximo a las masas de agua de todo tipo, de manera que no rehúyen las zonas abiertas y profundas, e incluso los bordes de ecosistemas con fuertes oscilaciones en la línea de costa; como es el caso de los embalses de producción eléctrica y las lagunas reguladas para riego o abastecimiento humano.

Otras especies, por el contrario, utilizan un menor número de biotopos y prefieren los medios acuáticos pequeños y con zonas someras cubiertas de masas de plantas macrofitas, sobre las masas abiertas y profundas. En esta estrategia es muy relevante la ausencia en los mismos de peces, en especial especies predatoras como truchas o salvelinos. Así, especies como los urodelos se ven afectados por este factor negativo, y en caso de *Mesotriton alpestris*, *Triturus marmoratus* y *Lissotriton boscai* además son muy

▷ ANFIBIOS

sensibles a la desecación prolongada de los medios acuáticos. Mientras que por otro lado *Hyla molleri* se ve afectada por la alteración de la vegetación de orilla y por la contaminación del medio. En el caso de *Alytes obstetricans* es la destrucción de la capa de suelo superficial y las alteraciones físicas de las zonas arenosas en las que se entierran los adultos durante la mayor parte del año los principales impactos negativos para su conservación.

Entre las especies más selectivas con el tipo de medio acuático en que habitan y/o se reproducen contamos con *Rana iberica* y *B. calamita*. En el primer caso porque selecciona con preferencia las aguas corrientes (incluso turbulentas) sobre las leníticas, y en el segundo porque prefiere para realizar la freza pequeños humedales muy someros en los que encuentran su óptimo ecológico las larvas que se desarrollan con gran rapidez para evitar la desecación, pero a cambio lo hacen en lugares sin competencia con otras especies (Barbadillo 1987, Masó y Pijoan 2011).

Por lo tanto las distintas estrategias vitales específicas y la disponibilidad de los biotopos y hábitats que necesitan los anfibios, junto con imposibilidad de predecir las variaciones climáticas anuales e interanuales, son los principales factores que permiten establecer la duración e intensidad de la estación en un determinado entorno así como el grupo de especies que van a poder utilizarlo en la época en que permanecerá descongelado. No obstante las alteraciones intensas recientes, o las ligeras pero recurrentes, pueden rebajar estas expectativas potenciales de poblamiento por parte de los anfibios en un ecosistema de alta montaña.

Las alteraciones más resaltables en los ecosistemas de alta montaña son las derivadas por un lado de antiguas modificaciones de la red hidrológica para la producción hidroeléctrica (es el caso de Sanabria y Pirineos) y también de las modificaciones en el régimen hidrológico y de carácter climatológico. En concreto del periodo de innivación (duración e intensidad), todo ello a su vez derivado de los cambios climáticos locales como resultado del proceso de calentamiento global y de cambios atmosféricos a escala de Biosfera (informes del Panel Intergubernamental de Cambio Climático IPCC, <http://www.ipcc.ch/>).

Hay que resaltar además que en Sanabria los impactos sobre los humedales estudiados derivan de una forma muy importante de otras actuaciones antrópicas; en concreto de la presión turística y sobre todo de los incendios forestales que en periodo estival arrasan de forma recurrente las cumbres y pastizales. Especialmente importante este último en toda la penillanura de Sierra Segundera y Cabrera, así como en otras comarcas limítrofes con la sanabresa en las provincias de León, Ourense y el N de Portugal; ya que su presencia masiva unos años y muy frecuente casi todos los demás, son fuente de alteraciones físicas y químicas en los arroyos, turberas, lagunillas, charcas y el resto de la red de humedales ocupados por los anfibios.

Su efecto más drástico sobre la conservación se deja sentir a través de:

- 1/ la pérdida de refugios y mortandad de ejemplares escondidos en el subsuelo y las orillas de humedales durante el paso de las llamas,
- 2/ aumento de la erosividad sobre el terreno por acción de los medios de extinción terrestres (bulldózers y zanjas manuales),
- 3/ en algunos casos el vertido de sustancias retardantes como medida de control desde el aire de las

llamas que aportan toxicidad al suelo (anilina, metales pesados) y cambian el pH de las escorrentías superficiales (Gómez-Rey *et al.* 2014),

- 4/ aportes masivos de nutrientes (nitrógeno y fósforo) a las cubetas de los humedales y fondos de los arroyos y turberas por los arrastres de escorias y cenizas,
- 5/ aportes masivos de nutrientes a larga distancia (incendios en otras comarcas) causada por la deposición atmosférica de cenizas y pavesas,
- 6/ la muerte directa de ejemplares en las pozas de arroyos y turberas por las que pasa el incendio debido a que el fuego sub-superficial de la turba (hasta 40 cm) produce el calentamiento del agua e induce desde la pérdida del oxígeno hasta la entrada en ebullición (observación personal), y
- 7/ la pérdida completa de la vegetación acuática y palustre de las orillas en el caso de que el incendio se produzca durante la época de estiaje máximo, ya que en este caso las llamas suelen arrasar la vegetación en las cubetas de los humedales, e incluso dentro de las propias turberas reseca.

Como resultado de la mayoría de estos efectos negativos se traduce tanto en la colmatación de cubetas por llegada masiva de inertes y fangos ricos en materia orgánica; y además el enriquecimiento de las masas acuáticas en materia orgánica y sales disueltas, alterando su nivel de producción muy controlado por la naturaleza oligotrófica de las mismas. De esta forma se producen alteraciones en las comunidades bentónicas y planctónicas que afectan al natural desarrollo de las poblaciones de larvas, y que son transmitidas a través de los anfibios al resto de las redes tróficas y ecológicas.

Si bien los incendios no suelen producirse durante la época de freza de los anfibios su efecto negativo sí puede presentarse durante el amplio periodo en el que las larvas están aun desarrollando su metamorfosis en el interior de las masas acuáticas. En todo caso la muerte de ejemplares juveniles por incineración, ya que éstos suelen ocupar refugios muy someros o poco profundos en el subsuelo en el periodo posterior al paso a su fase terrestre, debe representar un importante impacto en la población y en la tasa de reclutamiento.

Es necesario además reseñar que en estas zonas serranas, por otro lado de difícil accesibilidad, nunca se restauran las zonas revolcadas por los medios terrestres de extinción de respuesta rápida al incendio ni se toman medidas de regeneración de la vegetación alterada o destruida por éstos, al menos en una zona perimetral de seguridad alrededor de los ecosistemas acuáticos. De esta forma el impacto del incendio se suma a las actuaciones de extinción y ambos perduran en el tiempo ya que el terreno necesita de un largo de recuperación ecológica natural.

Asimismo estos eventos, cuando adquieren cierta dimensión o persistencia en el tiempo, producen desequilibrios dentro de las condiciones oligotróficas de los humedales y arroyos, que se traducen en una mayor dominancia de especies más generalistas o que prefieren aguas de tipologías meso a eutróficas. Por lo tanto deben resultar decisivos desde hace décadas en el estado de conservación de las potenciales poblaciones de anfibios que los ecosistemas puedan albergar.

En la siguiente página se muestra una galería de fotografías de los impactos de los incendios en la alta montaña sanabresa, tomadas a raíz del gran incendio masivo de la Sierra Segundera en 2005.

▷ ANFIBIOS



1/ destrucción de "vegetación refugio" para la fase terrestre (alto de Tres Marras)



2/ aumento de la erosividad de la lluvia sobre el suelo (lagunilla de Fueyo Grande)



3/ pérdida de todos los refugios en las inmediaciones del agua



4/ aportes de nutrientes y finos inertes arrastrados por escorrentía



5/ deposición atmosférica de cenizas y pavesas (Sierra Segundera, octubre de 2005)



6/ muerte de ejemplares calcinados en sus refugios de verano



7/ incendio dentro del humedal (turbera de la Roya, octubre de 2005)



(turbera del Vallinón, octubre de 2005)

7.1.1 Estrategias de reproducción de los anfibios en la alta montaña.

Podemos distinguir dos grupos de especies según el desarrollo y duración del periodo reproductor:

1/ especies explosivas como *Bufo spinosus*, y en menor medida *Bufo calamita*, que concentran gran parte de los ejemplares grávidos en las masas de agua durante un periodo de tiempo breve, en general aprovechando el final del invierno y el deshielo; y

2/ especies de reproducción en un tiempo más prolongado a lo largo del periodo primaveral y estival en la montaña, como es el caso de las salamandras, tritones, sapillos y las ranas.

Aunque cada una de las especies más relevantes para las nutrias (sapo común *B. spinosus* y rana verde común *Pelophylax perezi*) posee una estrategia reproductora propia, su coincidencia espacio-temporal en las masas de agua deriva en una gran competencia intra e inter-específica de los adultos por las zonas de puesta y de las larvas por aprovechar los nichos tróficos y espaciales para el refugio. Mientras los sapos comunes acortan su periodo de reproducción y concentran masivamente casi todos los ejemplares adultos en una freza comunal, las ranas verdes tienen un periodo de reproducción más extendido en el tiempo. Por otra parte éstas habitan más próximas al agua o en sus mismas orillas durante todo el año, mientras que los sapos son capaces de separarse de las masas acuáticas durante el periodo no grávido para ellos (verano y otoño).

Asimismo el carácter nocturno o diurno de cada especie estaría relacionado con las condiciones ambientales locales (temperatura, humedad y viento), ya que las especies más terrestres (los sapos) prefieren evitar la actividad diurna dada la mayor probabilidad de desecación de su piel, mientras que las ranas se pueden mostrar activas durante casi todas las horas del día y por el contrario el efecto del viento es casi nulo sobre ellas al no estar directamente expuestas a este factor dado su marcado carácter acuático.

Además la presencia de predadores terrestres o aéreos influye sobre el tramo del día que utilizaría cada especie; y por último, los ritmos de disponibilidad trófica de sus presas caracterizan mayormente el periodo de actividad de cada anfibio (Duellman y Trueb 1986, Zug *et al.* 2001, Wells 2007).

7.1.1.1 Estrategia reproductora de *Bufo spinosus* en la alta montaña.

Los machos de *Bufo spinosus* llegado el momento ambientalmente adecuado para la reproducción acuden de forma masiva a la masa de agua más próxima con la intención de localizar hembras grávidas sobre las que realizar su "amplexus" o "abrazo reproductor". En esta situación los machos esperan en las orillas de las lagunas y embalses la llegada de las hembras, momento en el cual son especialmente llamativos y vulnerables a su localización por parte de los depredadores.

Las hembras comienzan a llegar a las masas de agua algún tiempo después del acceso coordinado de los machos, y probablemente atraídas por los cantos (aéreos y acuáticos) de aquellos. Es este momento de los amplexus el único de su ciclo vital en el que pueden verse ejemplares adultos de ambos sexos de esta especie juntos. Las hembras de mucho mayor tamaño (y sobre todo mayor peso, debido a la masa de cordones de huevos que incuban) se pasean por las orillas del humedal hasta que atraen hacia sí algunos machos. Muchas veces se establecen violentas confrontaciones (empujones y patadas) entre los machos

▷ ANFIBIOS

por ser el individuo que se mantiene al dorso de la hembra hasta el momento de la fecundación en el agua de los cordones de huevos preparados para producir los embriones.

En este proceso es frecuente la formación de agregados de ejemplares alrededor y encima de una única hembra, en un frenesí reproductor que incluso puede traspasar las barreras etológicas específicas de los sapos comunes, y las de reconocimiento de los caracteres sexuales externos, ya que pueden aferrarse a otros objetos presentes en el borde de la laguna (musgos, pellejos de sapos y ranas comidas) u otros machos (Marco y Lizana 2002). Los machos pueden llegar a hacer "pelotas" de sapos agarrados entre sí formadas por más de una veintena de ejemplares. Algunas veces las hembras se introducen en zonas algo más profundas para ir depositando los cordones de huevos y pueden llegar a morir asfixiadas por el peso de los agregados de machos que tienen encima, ya que no pueden salir a la superficie a respirar durante largos periodos de tiempo debido al frenesí de los machos intentando fertilizar los cordones. Algunas imágenes se muestran en el Anexo A4.1.1.

Una vez finalizada esta etapa de reproducción intensiva gran parte de la población de sapos machos permanecen en el interior del agua, en aguas profundas, durante algunas semanas más (Lizana 1990) en el periodo veraniego. Dicha característica les permite a las nutrias seguir teniendo la posibilidad de contar con esta presa potencial con posterioridad a la etapa de freza.

7.1.1.2 Estrategia reproductora de *Pelophylax perezi* en la alta montaña.

Sin embargo las ranas verdes comunes adoptan una estrategia vital muy distinta de permanencia en la orillas de los humedales que ocupan, y que favorece el contacto entre adultos sexualmente maduros durante gran parte del año. Así, durante la época de reproducción no existe una migración específica hacia las masas de agua, ni hay un súbito poblamiento de ejemplares en sus orillas como en el caso de los sapos. Otra diferencia importante en la forma de reproducción de ambas especies es la fase de cortejo con cantos comunales de elevado volumen (haciendo "coros" durante el día audibles desde centenares de metros o kilómetros) en el caso de las ranas, y más discreto para los sapos comunes que apenas se les oye en las inmediaciones.

Dicho comportamiento de atracción acústica entre adultos con la realización de coros de participación masiva que duran mucho tiempo a lo largo del día y la noche de esa época podría ser relevante en la detección por parte de las nutrias que habitan los cañones y el valle para la detección de las masas de agua de altitud en el momento de máxima disponibilidad de recursos tróficos (ver Apartado 4.2) y de fácil consumo para ellas, por lo que supondría una gran recompensa al esfuerzo metabólico de acceso hasta las partes altas y de mantenimiento de la fisiología corporal en esta agua y ambientes de clima muy frío, incluso en verano.

De esta forma la presencia de las ranas verdes en un humedal sería de mayor detectabilidad para las nutrias del valle, y por lo tanto se verían afectadas todas las poblaciones de otras potenciales presas allí disponibles, por efecto de rebote.

8. DINÁMICA POBLACIONAL DE LOS ANFIBIOS EN EL ENTORNO DE LAGUNAS Y EMBALSES DE ALTITUD DE LA PENÍNSULA IBÉRICA.

8.1 DINÁMICA POBLACIONAL DURANTE EL PERIODO REPRODUCTOR DE LOS ANFIBIOS EN ALTA MONTAÑA.

Dado su tamaño y abundancia en los medios acuáticos de alta montaña tanto el sapo común (*Bufo spinosus* Daudin, 1803) como la rana verde común (*Pelophylax perezi* López-Seoane, 1885) son las especies presa más relevantes para las nutrias. Se conoce que los anfibios son un recurso importante para este mustélido en condiciones de escasez de producción piscícola en los humedales oligotróficos típicos de las zonas elevadas.

En ambos casos la reproducción masiva en una época muy concentrada en el tiempo parece ser una estrategia adaptativa a la explotación de los recursos que se ponen a disposición de las larvas (que son fitófagas en el bentos) tras el deshielo y la activación de la producción primaria en zonas someras del litoral. Y también a la reducción de la tasa de predación de sus larvas y puestas por parte de depredadores acuáticos (larvas de insectos) más abundantes y activas en el verano gracias al agua más caliente, dada su condición de poiquiloterms (Duellman y Trueb 1986, Gvozdík *et al.* 2013, Arribas *et al.* 2014).

8.1.1 Fenología durante la estación de reproducción en la alta montaña.

A lo largo de todo el periodo de estudio se han realizado numerosas visitas a los humedales de alta montaña incluidos en el trabajo. Sin embargo la recurrencia en la toma de datos únicamente ha permitido la utilización de la zona de la laguna de Peces (Zamora) como ecosistema en el que se ha estudiado con suficiente profundidad la fenología de las especies durante la temporada libre de nieve y hielo durante 8 años; aunque no consecutivos. En las demás lagunas y embalses de altitud se realizaron un menor número de visitas, aunque en cada una se prestó especial atención a la presencia de anfibios en las orillas de los humedales o en su zona perimetral de influencia. Los periodos de trabajo en cada uno de los sistemas montañosos fueron seleccionados en cada caso sobre la base de la información fenológica disponible en trabajos de herpetología de montaña (Balcells 1975, Lizana 1990, Lizana *et al.* 1990, Martín-Sánchez 1992) y datos propios de cada zona.

Para el caso de Gredos (Provincia de Ávila) se disponía de un amplio grupo de datos e indicios sobre los

▷ ANFIBIOS

momentos más probables de inicio de la temporada de reproducción en Laguna Grande, y el posible ascenso de las nutrias hasta allí, gracias a otros trabajos realizados en esas zonas por personal del Área de Biología de Salamanca. En concreto se utilizaron datos contenidos en Lizana (1990), Martín-Sánchez (1992) y Guerrero (1993). Asimismo se dispuso de los datos previos de varios estudios faunísticos que se realizaban simultáneamente en la zona, y que fueron incluidos finalmente en Lizana *et al.* (2000) y Lizana y Morales (2001). En el complejo lagunar de Sierra Segundera y Cabrera (Zamora y León) se disponían de algunos datos previos inéditos, y además de la información climática y de caudales en dichas serranías contenida en la monografía sobre el lago de Sanabria de Aldasoro *et al.* (1991), y otras recogidas en Negro (2005).

Para elegir los días de muestreo más propicios en Pirineos (Huesca y Lleida) contamos con la información fenológica de las especies estudiadas contenida en los trabajos de Balcells (1975), Company y Montori (1985) y Martínez-Rica y Reiné-Viñales (1988). Finalmente en 2014 se incluyó de la Cordillera Cantábrica el macizo de Fuentes Carrionas (Palencia), y aquí las visitas se realizaron en el inicio del periodo de deshielo en zonas de altitud superior a 1.400 msm, a partir del mes de mayo.

Como estrategia general los trabajos de localización de anfibios se realizaron mayoritariamente durante la primavera y principios del periodo estival, para poder localizar la presencia de las especies tanto por la presencia de adultos activos, como de otras fases vitales como la freza o las larvas acuáticas.

En el primer caso en especial para abarcar el periodo de reproducción de los sapos comunes, la especie más importante para las nutrias; y en el segundo con el objetivo de conocer la comunidad completa de anfibios de cada lugar. También se tuvo que muestrear en verano determinados ecosistemas por la extensión del periodo de innivación y de congelación de las orillas hasta bien entrado el mes de junio en estos lugares de máxima altitud. Aún así se pudo comprobar como es posible localizar anfibios, e incluso que hayan empezado su periodo de reproducción, en el borde de ecosistemas parcialmente congelados.

Además en el caso de especies que únicamente acuden a las masas de agua para la reproducción (caso de los sapos comunes) es posible encontrar ejemplares aislados en su interior, o refugiados en las orillas, al menos unas semanas después de la freza. Lizana (1990) describe cómo durante todo el verano en Laguna Grande de Gredos (1.940 msm) es posible localizar sapos (machos y hembras) en los periodos crepusculares entre julio y octubre, cuando se mantiene un ambiente suficiente templado y húmedo (viento en calma) para realizar pequeños desplazamientos por tierra.

8.2 COMUNIDADES DE ANFIBIOS EN LAS LAGUNAS Y EMBALSES DE ALTITUD COMO PRESAS POTENCIALES PARA *LUTRA LUTRA*.

8.2.1 Resultados faunísticos en los sistemas montañosos del N de la Península Ibérica.

Se analiza en los siguientes apartados los resultados de citas faunísticas conseguidas mediante el trabajo de campo de prospección de los ecosistemas estudiados, y se expresan los resultados en forma numérica (tanto absoluta como porcentual) como de mapas temáticos sobre la malla UTM. Entendiendo por resultados en cuanto a la comunidad el número de componentes o riqueza específica, y en cuanto a su tamaño relativo el número de citas (contactos) que se han obtenido con tales especies (en todos sus estadíos vitales e indicios de actividad) en cada uno de los muestreos del ecosistema. Únicamente en el caso de la laguna de Peces (Zamora) se ha realizado un trabajo exhaustivo para conocer el tamaño de la población, la densidad y otros parámetros demográficos habituales (ver Apartado 8.3) de las principales especies; si bien en otros humedales de Zamora también se han realizado itinerarios repetidos para conocer los patrones de distribución por el territorio de actividad de las distintas especies. En el resto de ecosistemas únicamente se cuenta con los datos de los muestreos dirigidos a localizar la presencia de las nutrias en esas zonas y los recuentos de anfibios correspondientes al perímetro de las mismas.

8.2.1.1 Resultados faunísticos en Sierra Segundera y Cabrera (Zamora).

En las orillas de los principales humedales de las Sierras Segundera y Cabrera Baja, al menos durante el periodo de presencia de nutrias en las partes altas, las comunidades de anfibios mostraron un riqueza máxima de 7 especies, aunque lo habitual es la presencia de al menos 4. Los urodelos resultaron mucho más escasos que los anuros. Su presencia no es habitual en las orillas de las masas de agua, en especial por el día, de manera que pueden haber quedado sub-muestreados utilizando como método los itinerarios de recuento. Las especies encontradas se recogen en la Tabla 8.1, y es especialmente reseñable la ausencia de datos de *Salamandra salamandra* en todos los tramos y humedales estudiados. En el Anexo A3 se recogen las citas bibliográficas históricas de anfibios por cuadrículas UTM 10x10.

	RIQUEZA	URO	ANU	SSal	Lbos	Tmar	Aobs	Bcal	Bspi	Hmol	Ribe	Pper
C03_Lag. Peces	7	1	6	0	0	5	17	46	1.584	36	32	350
C04_Ayo. Fuego	4	0	4	0	0	0	0	1	4	0	12	290
S05_Lag. Sotillo	5	1	4	0	5	0	1	0	3	0	8	664
C01_Lag. Cubillas	5	0	5	0	0	0	2	1	69	0	2	12
C13_Lag. Truchillas	6	2	4	0	1	1	1	0	32	0	42	16
S13_Lag. Lacillo	4	1	3	0	3	0	0	0	34	0	13	128
S08_Emb. Playa	4	0	4	0	0	0	0	1	5	0	1	11
S09_Lag. Clara	5	1	4	0	2	0	0	0	5	4	1	20
S04_Lag. Majadavieja	4	0	4	0	0	0	0	1	5	2	0	1
S17_Lag. Pedriña	3	0	3	0	0	0	0	1	2	0	9	2
C14_Lag. Ventosa	6	1	5	0	0	2	2	7	0	12	1	5
S23_Emb. Pte Porto	4	0	4	0	0	0	1	0	3	0	13	80
S02_Emb. Cárdenas	3	1	2	0	1	0	0	0	0	0	3	11
suma				0	12	8	24	58	1.746	54	137	1.590

Tabla 8.1 Resultados de citas obtenidos para cada grupo de anfibios y las especies en los 13 ecosistemas incluidos en este objetivo.

▷ ANFIBIOS

La zona de estudio específica en Sanabria para este objetivo abarcó un total 13 ecosistemas (Tabla 8.1) repartidos por las 22 cuadrículas UTM 1x1 km, que se indican en el mapa de la Figura 8.1. Constituyen de forma genérica el complejo lagunar glaciar de Sierra Segundera, y otros puntos con este mismo origen en la Cabrera, aunque no todos son lugares naturalizados. En total se consiguieron 3.629 citas de anfibios a lo largo de los 78 itinerarios específicos para recuento de estos animales.

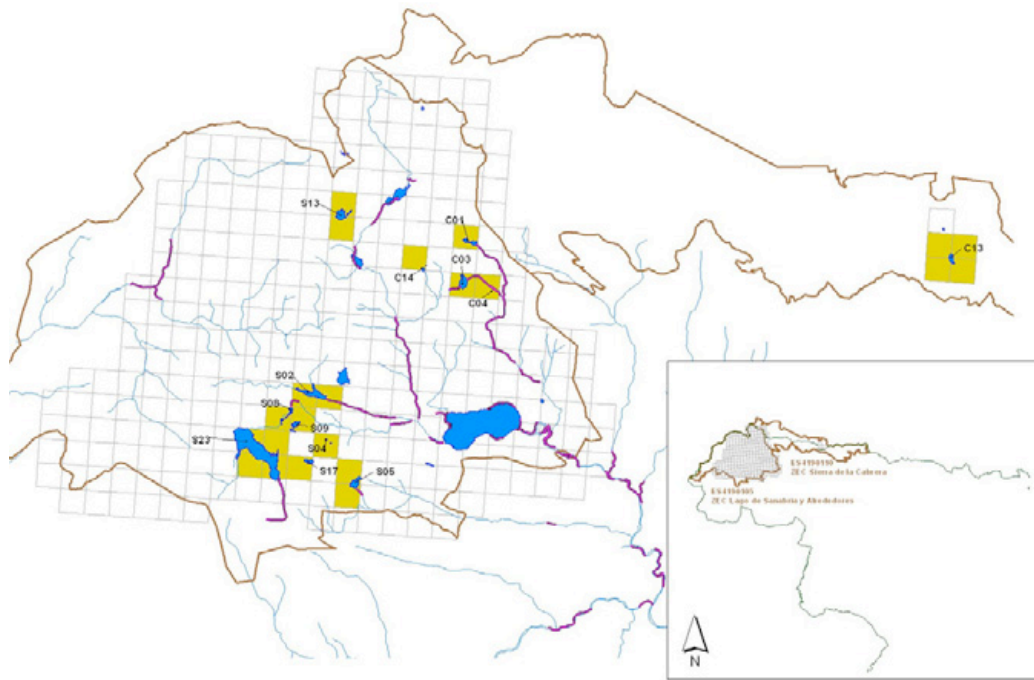


Figura 8.1 Localización del área de estudio en el NO de la provincia de Zamora y localización de los humedales incluidos en este objetivo sobre la malla UTM de 1x1 km (color ocre). Las líneas rojas indican otros tramos de muestreo de *Lutra lutra* en la red hidrográfica. (Más detalles en el Anexo cartográfico A4.0)

En cada uno de estos ecosistemas se hizo un esfuerzo de muestreo con número y periodicidad de itinerarios particular, a lo largo de ambos periodo de estudio, que se detalla en la Figura 8.2 y en el Anexo A2. Salvo en la laguna de los Peces (C03, con 40), y la laguna de Sotillo (S05, con 9) se hicieron entre 1 y 5 itinerarios o recorridos de recuento de anfibios en las orillas, por lo general en el periodo del año en el que las nutrias ascienden hasta esos ecosistemas y que coincide con la estación de freza.

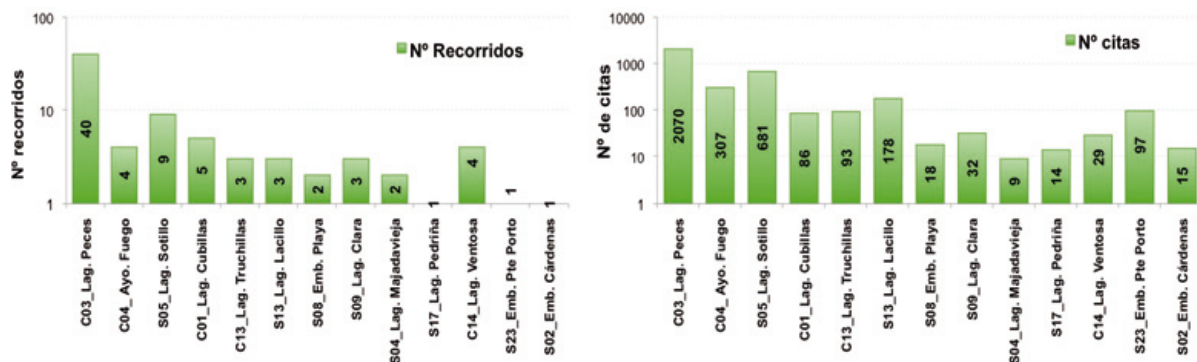


Figura 8.2 Cantidad de recorridos y de citas de anfibios obtenidas en ellos en los 13 ecosistemas acuáticos de la Tabla 7.2. Escala vertical logarítmica.

Las citas de sapo común (*Bspi*) y rana verde común (*Pper*) suponen más del 91% de los resultados (Figura 8.3), siendo además las dos especies más ubicuas por el territorio estudiado. Ambas presentan concentraciones de adultos importantes en las orillas de los humedales durante la época de residencia de las nutrias en la alta Sierra, aunque no en todos los ecosistemas son abundantes de forma aparente.

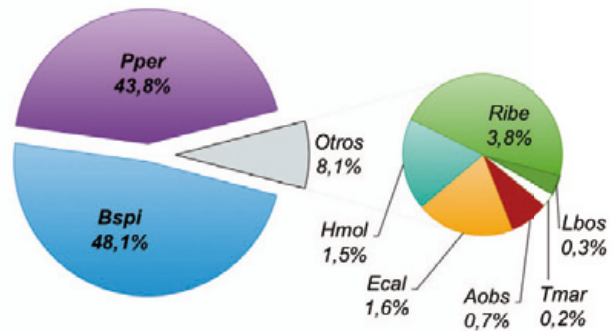


Figura 8.3 Reparto de las citas de anfibios obtenidas en el muestreo de Sierra Segundera y Cabrera.

A pesar de muestrear principalmente humedales y arroyos de zonas de montaña con características bioclimáticas oromediterráneas las ranas patilargas (*Ribe*) resultaron escasas en todos los puntos de trabajo de este objetivo (Figura 8.3), si bien se encontraron ejemplares distribuidos a lo largo de casi todos los ecosistemas visitados. Únicamente representaron el 3,8% de las citas globales y únicamente en dos lagunas, situadas en puntos remotos y de gran altitud (Pedriña -S17- y Truchillas -C13-), resultaron ser más del 40% del recuento local de citas de anfibios en las orillas (Figura 8.7).

Los *Urodelos* fueron el grupo de anfibios peor representado en los muestreos, quizá en gran medida por la metodología de muestreo elegida para este objetivo, ya que no se hicieron sistemáticamente mangueros dentro del agua en las orillas prospectadas, y por el contrario se realizaron básicamente recuentos en transectos lineales en la línea de costa de los humedales.

En los siguientes mapas de cuadrículas se muestran los resultados de conjunto de datos de presencia de anfibios en estos 13 ecosistemas acuáticos, a través de las citas de especies y la riqueza específica sobre la malla del retículo UTM de 1x1 km. Las cuadrículas con mejores resultados fueron las que incluyeron los dos humedales más visitados, no sólo en cuanto al número de contactos positivos con los anfibios, sino también a través de la cantidad de especies que pudieron ser detectadas.

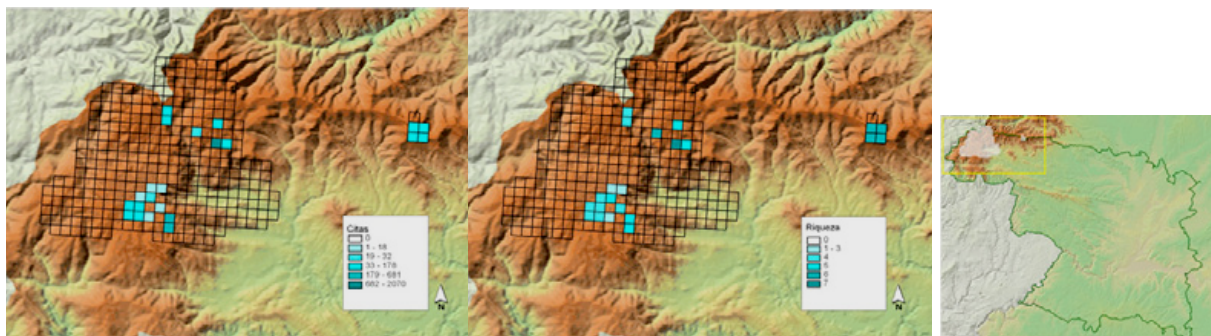


Figura 8.4 Resultados faunísticos de caracterización de las comunidades de anfibios, en 13 humedales, sobre la malla UTM 1x1 km.

URODELOS

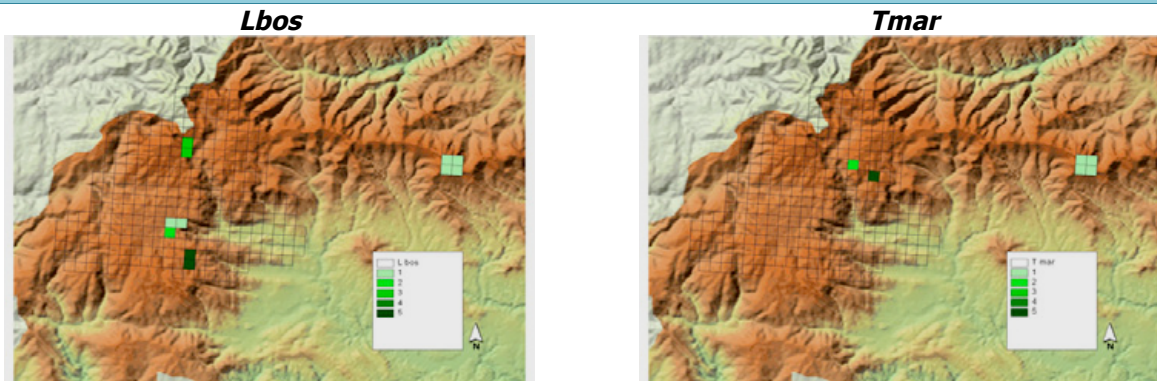


Figura 8.5 Citas de Urodelos en el área estudiada del NO de Zamora. (Más detalles en el Anexo cartográfico A4.0)

ANUROS

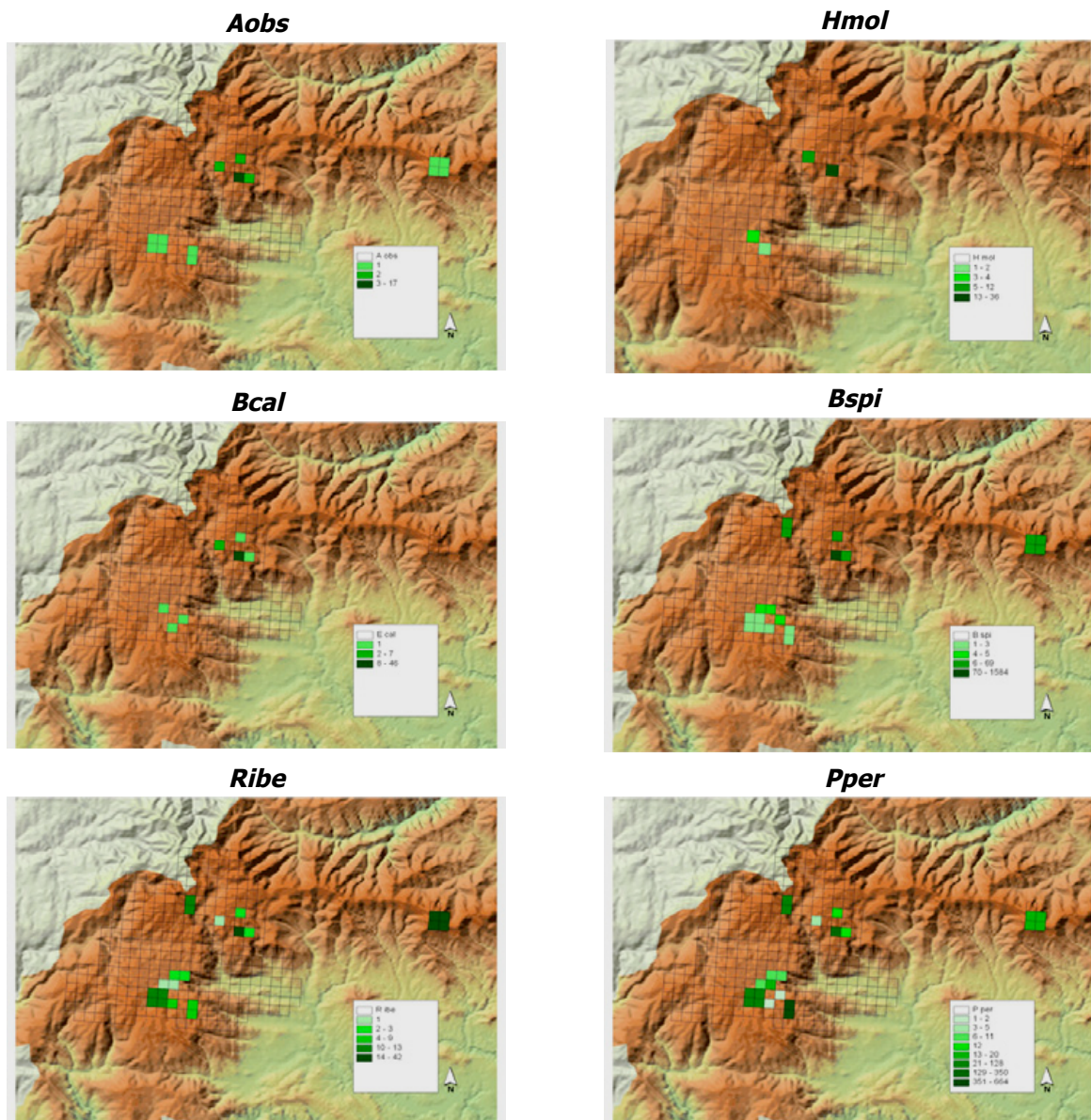


Figura 8.6 Citas de Anuros en el área estudiada del NO de Zamora. (Más detalles en el Anexo cartográfico A4.0)

8.2.2 COMUNIDADES ALTIMONTANAS DE ANFIBIOS EN SIERRA SEGUNDERA Y CABRERA.

En la Figura 8.7_A se detalla el porcentaje relativo de citas en cada punto de muestreo, agrupados en el intervalo altitudinal de 3 grupos funcionales de humedal según la tipología descrita en la Parte I. El resultado más llamativo es la presencia de las ranas verdes (Pper), muy dominante en todos los humedales y embalses de la penillanura (intervalo altitudinal: 1.555-1.645 msm), e incluso también en algunas lagunas altas (Figura 8.7).

Por el contrario los sapos comunes (Bspi) y las ranas patilargas (Ribe) son dominantes en los puntos más elevados de la Sierra (Figura 8.7_A), en donde las ranas verdes no superan el 20% de las citas, con la excepción de Lacillo (S13). En este humedal la gran presencia de ranas verdes en los datos se debe a la presencia junto a la laguna de una gran turbera con mucha vegetación helofítica, que favorece su presencia frente a las especies típicas de las zonas y de nacientes de los arroyos como la rana patilarga.

También es resaltable la dominancia de la rana verde en zonas de arroyos de nacientes, como es el caso del Ayo. del Fuego (C04, intervalo estudiado 1.700-1.555 msm) en donde como se describe en el Apartado 8.3 apenas se localizan otros anfibios que las ranas verdes, a pesar de la altitud, las condiciones climáticas oromediterráneas y de discurrir por una turbera de tipo oligotrófico (Negro 2005).

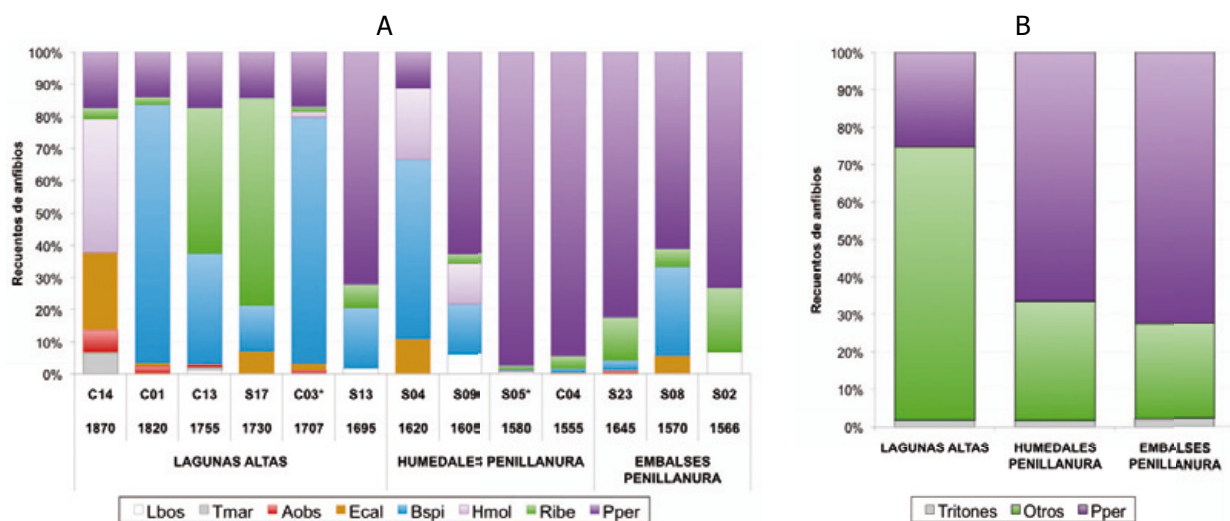


Figura 8.7 Reparto de citas de los recuentos para los humedales estudiados y agrupados en 3 grupos funcionales.

La laguna Ventosa (C14), que es el humedal más elevado, es el único que rompe esta tendencia de mayor presencia de sapos comunes y ranas patilargas como la comunidad altimontana más típica; y allí las citas de rana de S. Antonio (Hmol), sapo corredor (Bcal) y sapo partero común (Aobs) suman la mayoría de los resultados. En cualquier caso habría que destacar la presencia de las ranas verdes (Pper) en este humedal a casi 1.900 msm.

Aunque Galán y Cabana (2008) describen la presencia de *Rana temporaria* (Rtem) en el entorno de la turbera de Lagunas Herbosas en ningún muestreo se ha encontrado esta especie durante el primer periodo de trabajo de campo (1995-2000). Por el momento queda por conocer con mayor precisión los límites de la distribución de esta especie.

8.2.2.1 Estandarización del esfuerzo de muestreo.

Dado que no realizó el mismo esfuerzo en cada uno de los ecosistemas, y cada perímetro tiene además unas dimensiones muy diferentes, es necesario relativizar los datos de los recuentos para alcanzar un idea más o menos real de la abundancia local de anfibios. Para ello se han definido los índices C_RE y C_RL como el cociente entre el número de citas obtenido en la suma de días de trabajo y un factor relacionado con el esfuerzo de muestreo, en el segundo caso.

En el primero es el número de recorridos o días de trabajo (R) más el número de especies que se ha conseguido citar (riqueza específica, E) lo que permite estandarizar el cociente; y por lo tanto es dependiente de la riqueza total en anfibios del lugar. En el segundo son los recorridos (R) y la distancia total que se recorrió para los recuentos (L) en las orillas de los ecosistemas, y por lo tanto dependiente del esfuerzo lineal o distancia de muestreo (DIST).

Por lo tanto se definen los siguientes cocientes adimensionales:

- C_RR (índice de abundancia relativa con repetición) = $[C / (R + E)]$
- C_RL (índice de abundancia por esfuerzo lineal) = $[C / (R * L)] = C / DIST$

Al estratificar el conjunto de los datos por la cantidad de itinerarios realizados en cada ecosistema se pueden agrupar en cuatro subconjuntos (Tabla 8.2): humedales o arroyos en los que se hicieron entre 1 y 3 itinerarios, otros con 4 y con 5-9, y finalmente un punto en el que se hicieron 40 recorridos.

En el caso de los dos primeros intervalos se obtiene el mismo número de especies en la comunidad pero diferentes rangos de citas, en función de la presencia o no de aquellas especies más numerosas o abundantes durante los recuentos. Al aumentar el número de recorridos a 5-9 sin embargo no alcanzamos una mayor riqueza específica de anfibios en los ecosistemas, aunque sí hay en promedio mayor número de citas.

Nº Recorridos	Nº citas	RIQUEZA	ÍNDICE C_RR	ÍNDICE C_RL
1-3	9 - 178	4 - 6	2,80 - 25,43	5,29 - 64,66
4	29 - 307	4 - 6	2,90 - 38,38	17,68 - 68,52
5-9	86 - 681	5	8,60 - 48,64	18,10 - 32,89
40	2070	7	44,04	31,75

Tabla 8.2. Estratificación de los resultados de recuento de anfibios en los itinerarios en cuatro grupo y valores de los índices de estandarización de la intensidad de muestreo.

En este sentido la presencia de una especie que se ve ampliamente favorecida en esos lugares y que se hace dominante y muy abundante localmente (o espacialmente durante la realización del recuento) produce un incremento consustancial en la abundancia por repetición (C_RR), mientras que no se refleja (e incluso se detecta en sentido inverso) en la escala de valores de la abundancia por esfuerzo lineal (C_RL, Figura 8.8_A).

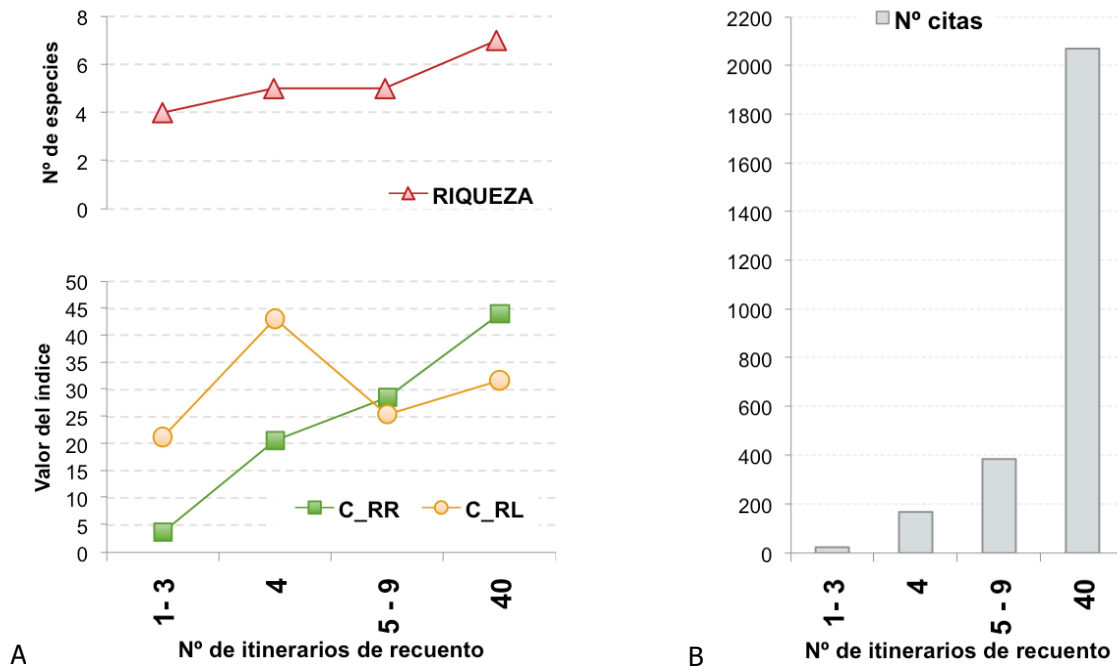


Figura 8.8 Evolución de los parámetros indicados a lo largo de la estratificación de la intensidad de muestreo en cuatro grupos según el número de itinerarios de recuento realizados.

Se encuentra por lo tanto una relación lógica y directa entre la intensidad del muestreo (nº de itinerarios de recuento) y el número de citas conseguido o la riqueza de especies encontrada, con un máximo de 7 de las 9 existentes en esta área geográfica. Pero además se encuentra una relación también directa con el índice C_RR (Figura 8.8_A), pero no con el índice C_RL.

Por lo tanto el índice C_RR parece que es capaz de detectar diferencias en el caso de abundancias desiguales entre especies en función de su biología y la naturaleza de los ecosistemas en los que habitan. Así por ejemplo, entre las dos especies más abundantes en Sierra Segundera el índice C_RE mostró diferencias en función de la cantidad de citas (esfuerzo de muestreo) para el sapo común, que se distribuyó especialmente en zonas altas y en determinados tipologías de humedales.

Sin embargo para la rana verde dada su condición eurioica para muchos factores ambientales, y su abundancia en todo tipo de humedales en el gradiente altitudinal, se encontró una relación de regresión directa de tipo lineal muy significativa (Figuras 8.9 y 8.10). De manera que para las ranas verdes (Pper) se puede establecer una relación entre la cantidad de contactos y el esfuerzo de muestreo, sin tener en cuenta la variedad de humedales; mientras que para los sapos comunes (Bspi) se debe hacer un muestreo de tipo dirigido para poder obtener mayor cantidad de contactos con la especie.

Las conclusiones con respecto al índice de abundancia lineal (C_RL) no fueron concluyentes para ninguna de las especies, ya que no se pudo extraer ninguna aplicación de los análisis de regresión dado su bajo poder de resolución de causalidad entre las variables (Figura 8.9). De donde es posible extraer como conclusión que no es necesario aumentar de forma muy progresiva el esfuerzo de muestreo en recuentos por los humedales para poder tener una visión bastante completa de la composición de las comunidades en los diferentes ambientes de la Sierra.

▷ ANFIBIOS

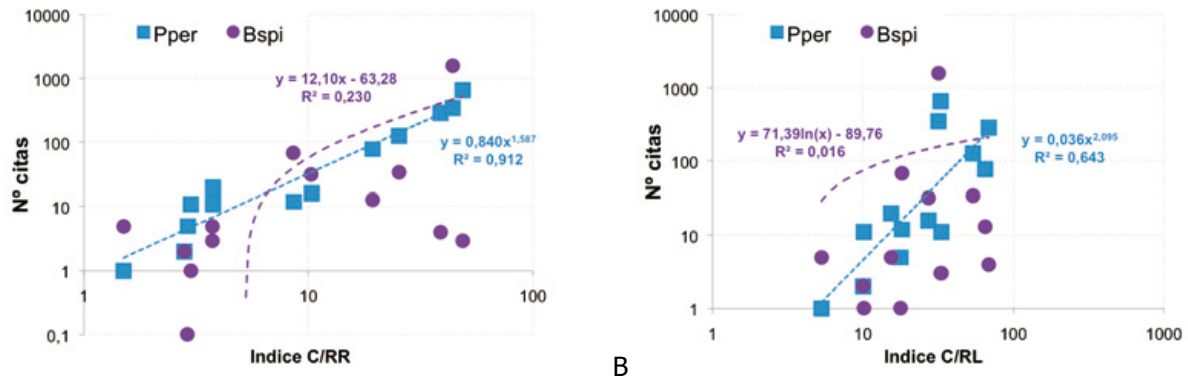


Figura 8.9 Análisis de regresión entre la cantidad de citas para las dos especies más abundantes y los índices de estandarización de muestreo. Ambas variables representadas en escala logarítmica.

Para comprobar esta hipótesis se realizó un análisis de regresión entre la cantidad de citas obtenidos y el alcance de la definición del índice C_RR para ambas especies; separando los datos pertenecientes a humedales naturales y los de embalses, donde existen unas condiciones de habitabilidad de muy diferentes. En este segundo caso (Figura 8.10) se observa una mayor resolución en el análisis para los dos grupos de datos en ambas especies, de manera que se confirma que es más importante la estratificación del muestreo para conocer de una forma correcta el poblamiento de anfibios que la propia intensidad de muestreo que se utilice.

Lo que valida la posibilidad de realizar sondeos o censos de estas especie sen cortos periodos de tiempo y con un esfuerzo de muestreo y coste de trabajo más asumible que los largos seguimientos utilizados para trabajos fenológicos de mucho mayor detalle.

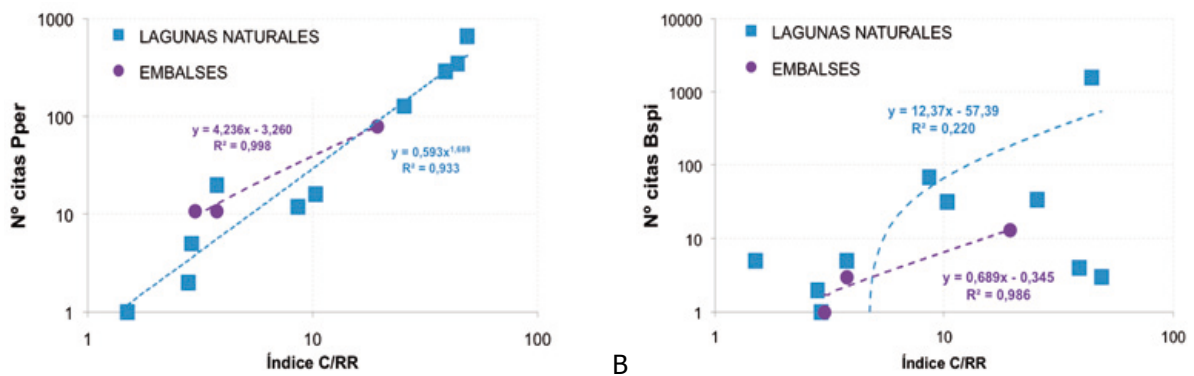


Figura 8.10 Análisis de regresión entre la cantidad de citas para las dos especies más abundantes y el índice de estandarización C/RR para los dos conjuntos mas significativos de humedales estudiados. Ambas variables representadas en escala logarítmica.

8.2.2.2 Comunidades en el gradiente altitudinal de Sierra Segundera y Cabrera.

A lo largo del gradiente altitudinal de apenas 400 m que existe en Sierra Segundera no existen grandes diferencias en cuanto a las condiciones de hábitat para las comunidades de anfibios. Sin embargo sí se ha detectado un cierto patrón de respuesta al tipo de ecosistema acuático que se forma en cada uno de los intervalos, ya que además los ecosistemas más intervenidos se localizan en las zonas más bajas del gradiente.

Así es posible indicar para la cantidad de citas de Anuros una cierta mayor presencia de un grupo de especies en las partes más altas, donde además suele existir una mayor riqueza y diversidad en la comunidad, que en las zonas más bajas ubicadas en las vaguadas y valles de la penillanura glaciar.

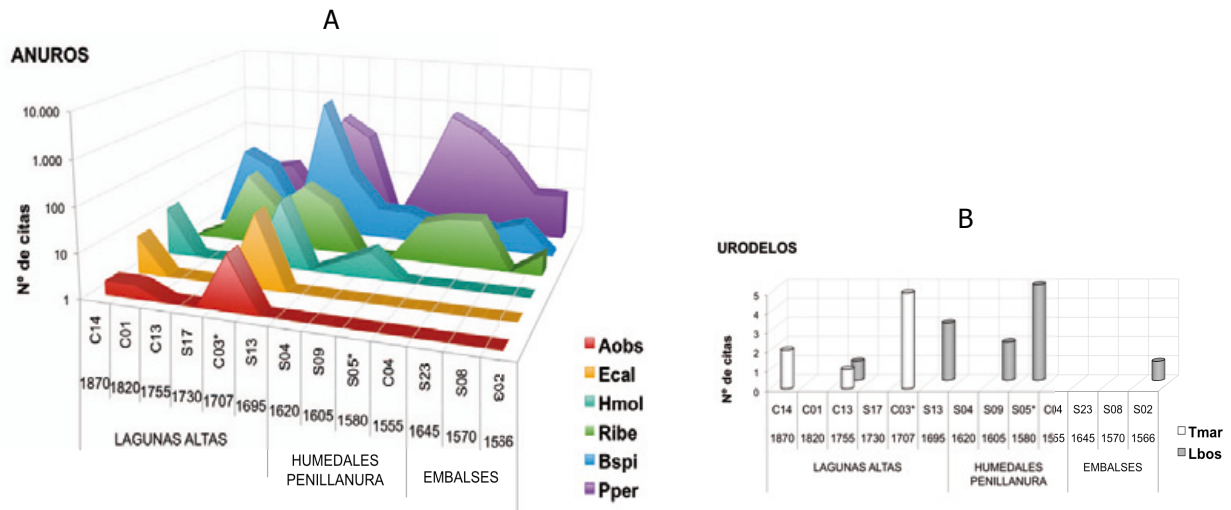


Figura 8.11 Análisis cantidad de citas específicas de anfibios a lo largo del conjunto de humedales estudiados en el gradiente altitudinal. Anuros representados en escala logarítmica, * humedal con intensa regulación hidrológica para usos consuntivos del agua.

Con respecto a los *Urodelos* no se pueden extraer conclusiones en función de su baja presencia en todos los medios (Figura 8.11_B). El tritón ibérico (*Lbos*) fue localizado con preferencia en la Penillanura y el jaspeado (*Tmar*) en las zonas más altas, pero sin llegar a encontrarse una segregación clara.

Analizando el subconjunto de datos para las tres especies más abundantes de *Anuros*, y también relevantes por su tamaño para la dieta de *Lutra lutra*, obtenemos una cierta segregación de las ranas verdes y los sapos comunes, pero no con las ranas patilargas que parecen ser poco abundantes en todos los intervalos pero sin distinción en entre ellos. Las ranas verdes (*Pper*) habitan predominantemente en las zonas de Penillanura, aunque su presencia también puede ser relevante en zonas más elevadas, en especial ligadas a turberas altas de ladera o de fondo de valle, como es el caso de Lacillo (*S13*).

En el caso de los sapos comunes (*Bspi*) se produce un claro rechazo a su presencia en los embalses de la Penillanura y mayor preferencia por las lagunas de más altitud, lo cual seguramente está en relación con la propia naturaleza de las orillas y el entorno más inmediato al humedal. Como ya se ha indicado antes no existe de ninguna manera una segregación clara entre ambas especies, y en muchos casos comparten biotopo y también nichos.

Por otro lado la dominancia entre ambas especies parece complementaria, y en 7 humedales (el 54%) entre ambas suponen más del 80% de los contactos; y únicamente en 2 (el 15%) sumaron menos del 50% de las citas. Es decir hay humedales en los que existe una clara preferencia o querencia para los sapos (mejor conservados, orillas muy rocosas, régimen hidrológico inalterado o casi) y otros en los que son las ranas verdes las que parecen ser más competitivas (orillas sin vegetación, presencia de banda árida y/o proliferación de macrofitas y helofitas en las orillas).

▷ ANFIBIOS

Los sapos comunes apenas utilizan en Sierra Segundera las turberas y los arroyos asociados, dejando estos ecosistemas libres para su ocupación por otros integrantes de la comunidad.

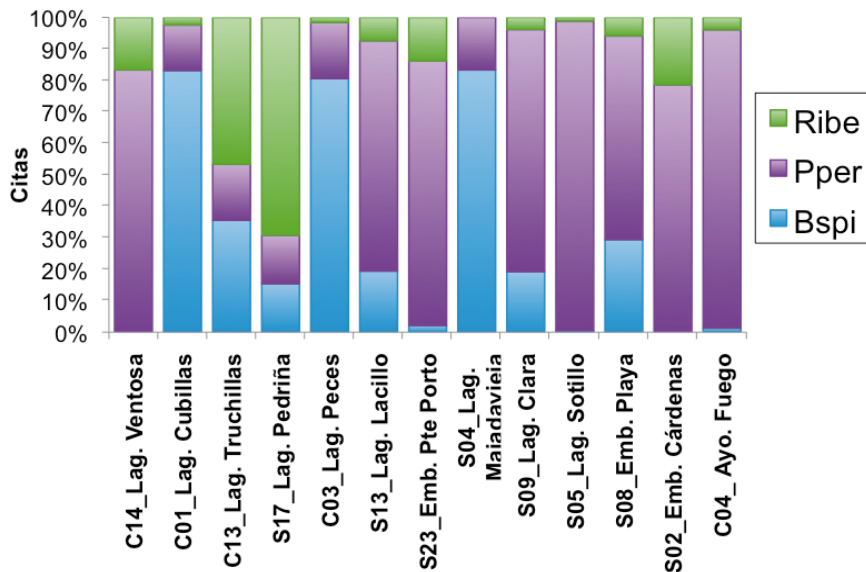


Figura 8.12 Análisis de citas de los tres anfibios principales ordenados en el gradiente altitudinal.

Teniendo en cuenta únicamente los 11 humedales de ámbito lacustre y eliminado los 2 puntos que se pueden considerar arroyo-turbera la prevalencia de la rana verde sobre el resto de la comunidad se hace patente por debajo de la cota 1.700 msm (Figura 8.13). Como se puede apreciar en el gráfico 8.13_A únicamente los dos intervalos altitudinales más elevados tienen porcentajes de citas en el que la rana verde sea inferior al 25% del total, de manera que en el gráfico 8.13_B se podemos establecer claramente dos grupos de humedales en función de la relación resto/Pper a partir de esta cota altitudinal.

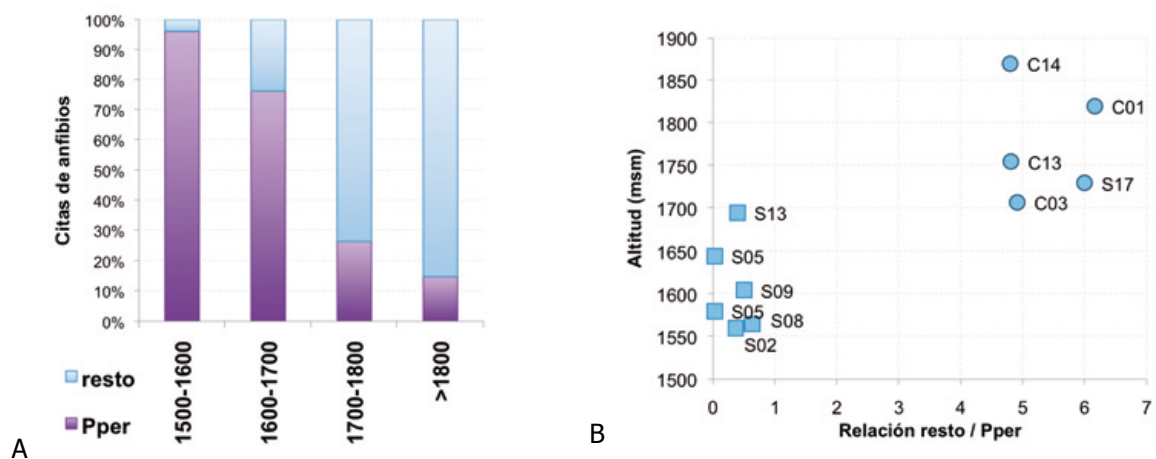


Figura 8.13 Análisis de la dominancia de las ranas verdes comunes (Pper) con respecto a toda la comunidad en el gradiente altitudinal.

Teniendo en cuenta el peso de esta especie en los índices de estandarización (ver más atrás) se encuentra una relación lineal no significativa (Figura 8.14_A) entre la altitud y el valor de C_{RR} estratificando el conjunto de datos en función de la tipología de medios acuáticos.

En el caso de las lagunas de altitud superior al promedio de 1.650 msm de la Penillanura de Sierra Segundera la relación de regresión es negativa, de manera que el índice posee valores más bajos en los humedales más altos. Aunque como hemos visto con anterioridad la riqueza de anfibios en estos lugares oscila entre 5 y 7 especies, el mayor promedio de los tres.

Esta misma relación negativa, pero casi significativa en este caso, se detecta para los humedales de la Penillanura glaciara. En el caso de los embalses la tendencia encontrada es la contraria, con mayores valores de C_{RR} en el ecosistema más alto. Si bien, es necesario aclarar que este embalse (Puente Porto, S23) era muestreado en dos tramos, uno en las orillas del centro de la masa de agua y otro en uno de los arroyos de entrada en cola; lugar donde se realizaron importantes recuentos de ranas verdes.

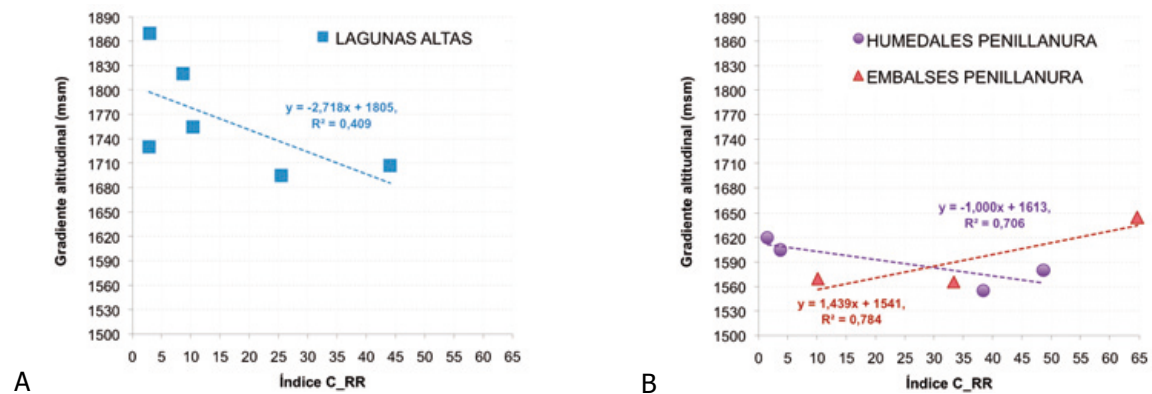


Figura 8.14 Relación entre el gradiente altitudinal de Sierra Segundera y el índice de riqueza estandarizado (C_{RR}).

8.2.3 COMUNIDADES ALTIMONTANAS DE ANFIBIOS EN OTROS SISTEMAS MONTAÑOSOS.

En el resto de zonas de estudio no se realizó el mismo esfuerzo de caracterización de las comunidades y poblaciones de anfibios, sin embargo los días de trabajo en objetivos de localización de actividad y presencia de nutrias en ellos sí se hizo esfuerzo faunísticos de recoger su presencia, tanto en el contorno del humedal propiamente dicho como, en su caso, los arroyos tributarios y zonas de influencia del mismo para la nutria. Además una parte de la información de presencia de especies puede ser extrapolada a partir del análisis de restos en la dieta (ver más adelante el Apartado 10, Parte III).

La descripción de la estructura básica de las comunidades en estos sistemas montañosos se hará de una forma directa y simplificada a partir de los datos de campo, datos propios inéditos de trabajos de campo en 1994 y 1995, datos propios ya publicados y el resto de la información bibliográfica disponible (Anexo A5); tal y como se señalará en cada caso.

8.2.3.1 Resultados faunísticos en la Sierra de Gredos (Ávila).

En todos los puntos de muestreo del macizo central se hizo un esfuerzo continuado de sondeo de presencia de nutria a lo largo de los años 1993 y 1994, mientras que en el verano de 1995 se hicieron muestreos específicos de localización de anfibios en estos mismos puntos y en todos los demás humedales del macizo occidental. En la Tabla 8.3 se presentan los resultados de presencia/ausencia (1/0) combinados de todas estas campañas de trabajo.

La riqueza específica en anfibios fue mayor en las zonas medias y bajas de las gargantas que en las partes altas de la sierra, siendo lo más habitual la presencia de 5 especies por debajo de la cota 1.500 msm. Entre los urodelos únicamente se localizó en estos muestreos a la salamandra común, y entre los anuros los más habituales fueron la rana patilarga, la rana verde y el sapo común; especialmente estas 2 últimas especies que fueron las más abundantes cuantitativamente.

	RIQUEZA	URO	ANU	<i>Ssal</i>	<i>Aobs</i>	<i>Bspi</i>	<i>Bcal</i>	<i>Hmol</i>	<i>Ribe</i>	<i>Pper</i>
SG20 Laguna del Gutre	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0
SG10 Laguna Cimera	5	1	4	1	0	1	1	0	1	1
SG09 Laguna Galana	4	1	3	1	0	1	1	0	1	0
SG08 Laguna Mediana	4	1	3	1	0	1	1	0	1	0
SG14 Laguna de los Caballeros	5	1	4	1	0	1	1	0	1	1
SG07 Laguna Brincalobitos	4	1	3	1	0	1	1	0	1	0
SG06 Laguna Bajera	4	1	3	1	0	1	1	0	1	0
SG15 Laguna Cuadrada	2	1	1	1	0	0	0	0	1	0
SG11 Laguna Grande de Gredos	5	1	4	1	0	1	1	0	1	1
SG04 Lagunilla Prado Pozas	4	0	4	0	1	1	1	0	1	0
SG13 Laguna de la Nava	5	1	4	1	0	1	1	0	1	1
SG01 Laguna de Majalaescoba	5	1	4	1	0	1	1	0	1	1
SG02 Charca de Majalaescoba	5	1	4	1	0	1	1	0	1	1
SG05 Laguna del Cervunal	5	1	4	1	0	1	1	0	1	1
SG12 Laguna del Barco	5	1	4	1	0	1	0	1	1	1
suma				14	1	13	12	1	14	8

Tabla 8.3. Resultados de citas obtenidos para cada grupo de anfibios y las especies en los ecosistemas incluidos en este objetivo.

Es destacable la presencia de comunidades relativamente diversas de anfibios en puntos elevados de la sierra, por encima de 2.000 msm, en el complejo lacustre de Cinco Lagunas. En donde además se constató la presencia de ranas verdes. En el Anexo A3 se presentan los datos completos y desglosados de estos resultados de caracterización de la batracofauna de los puntos estudiados en la Sierra de Gredos.

Los puntos están ubicados en 13 cuadrículas de la malla UTM 10x10 km, correspondiendo 5 al macizo occidental y 8 al macizo central; y en total un grupo de 15 humedales de altitud superior a 1.500 msm. En cada una de las cuadrículas la riqueza osciló entre únicamente 1 especie y un máximo de 5 especies, que resultó el valor más habitual (Figura 8.16).

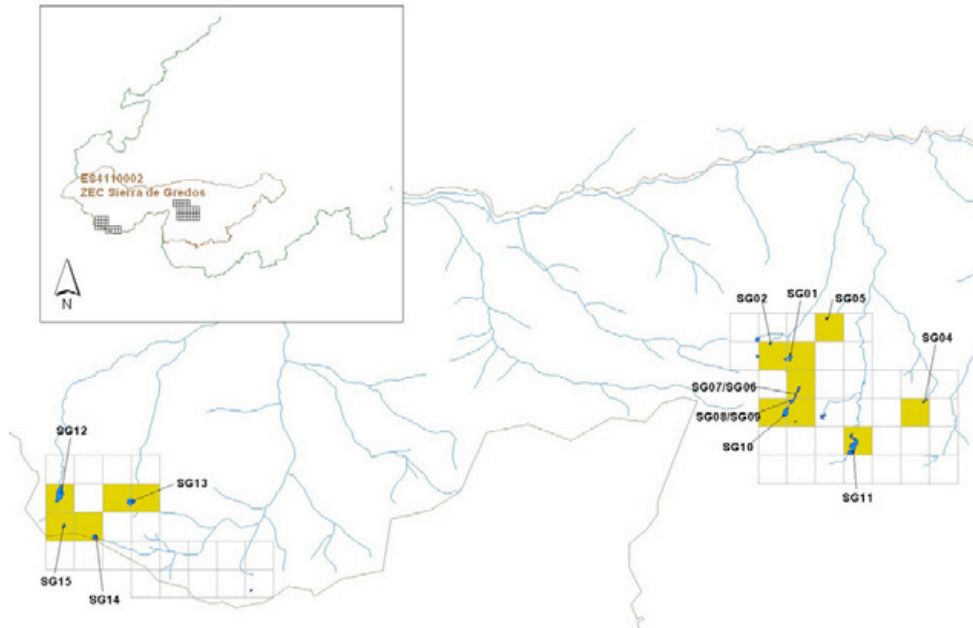


Figura 8.15 Localización del área de estudio en el SO de la provincia de Ávila y localización de los humedales incluidos en este objetivo sobre la malla UTM de 1x1 km (color ocre). (Más detalles en el Anexo cartográfico A4.0)

En un total de 8 humedales (el 61%) se detectaron mediante recorridos por las orillas y mangueros en la zona litoral unas comunidades en el verano compuestas por al menos estas cinco especies en las inmediaciones de las masas de agua, y únicamente en el punto más elevado (laguna del Gutre, SG20) se localizó una comunidad muy simplificada y con la presencia únicamente de la rana partilarga (*Rana iberica*).

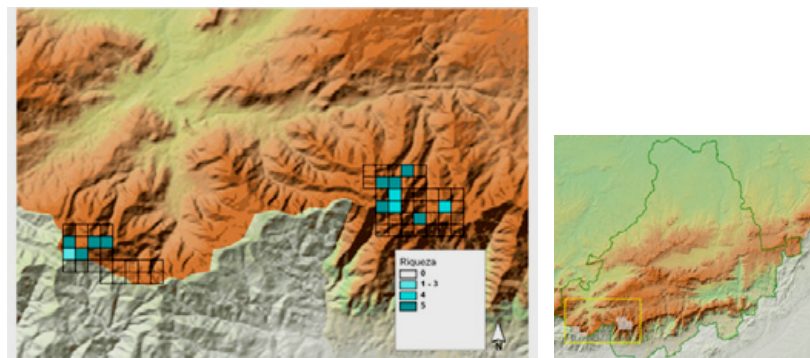


Figura 8.16 Resultados faunísticos de caracterización de riqueza de las comunidades de anfibios ,sobre la malla UTM 1x1 km, en periodo de habitabilidad para las nutrias de las partes elevadas de Gredos. (Más detalles en el Anexo Cartográfico A4.0)

URODELOS

Ssal

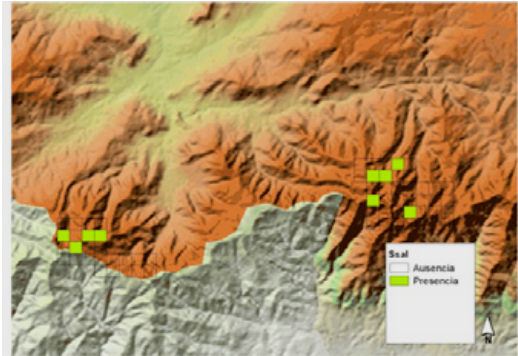


Figura 8.17 Citas de Urodelos en el área estudiada del SO de Ávila. (Más detalles en el Anexo cartográfico A4.0)

ANUROS

Aobs



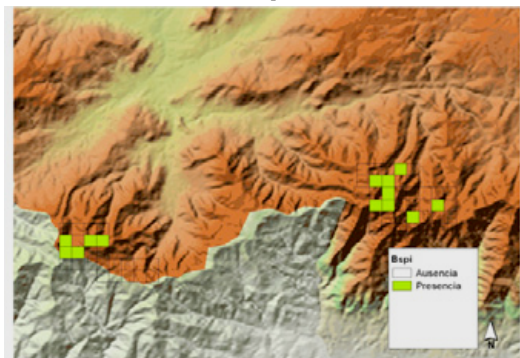
Hmol



Bcal



Bspi



Ribe



Pper

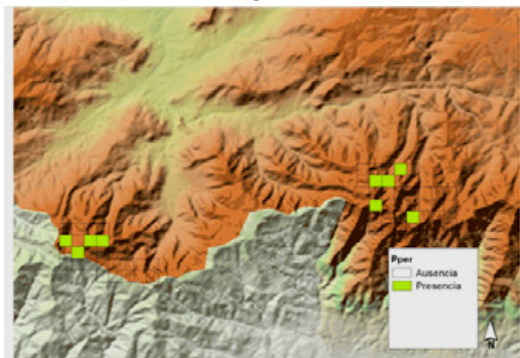


Figura 8.18 Citas de Anuros en el área estudiada del SO de Ávila. (Más detalles en el Anexo cartográfico A4.0)

8.2.3.2 Resultados faunísticos en Fuentes Carrionas (Palencia).

En el pequeño área de estudio incluido en la Cordillera Cantábrica (macizo de Fuentes Carrionas) se localizaron 3 especies de urodelos y cuatro de anuros; todos ellos típicos en los ámbitos serranos. Los tritones alpinos y palmeados, junto con los sapos comunes y las ranas bermejas fueron los anfibios más localizados en las cuadrículas estudiadas en la cabecera del Río Carrión. En la Tabla 8.4 se presentan estos resultados de las prospecciones de campo y la información bibliográfica disponible (Anexo A3).

	RIQUEZA	URO	ANU	Ssal	lalp	Lhel	Aobs	Bspi	Rtem	Pper
FC01_Laguna Fuentes Carrionas	2	1	1	0	1	0	1	0	0	0
FC02_Charca Fuentes Carrionas	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0
FC05_Laguna de las Lomas	5	2	3	1	1	0	1	1	1	0
FC09_Pozo Curavacas	3	2	1	1	1	1	1	1	1	1
FC08_Charca Curavacas	4	2	2	1	1	0	1	1	0	0
FC19_Río Carrión	4	2	2	0	1	1	1	0	1	0
FC20_Río Carrión	5	1	4	0	0	1	1	1	1	1
FC21_Río Carrión	4	1	3	0	0	1	0	1	1	1
suma				3	6	4	6	5	5	3

Tabla 8.4. Resultados de presencia para cada grupo de anfibios y las especies en los ecosistemas incluidos en este objetivo.

Tanto en los humedales permanentes naturales (lagunas de alta montaña y turberas) como en las pozas del río Carrión se encontraron buenas poblaciones y puntos de muestreo en los que se detectó una riqueza máxima de 5 especies en sintopía. Siendo lo más habitual encontrar al menos 3 especies en la mayoría de los puntos visitados en 2014. La combinación de especies más habitual resultó de sapo común y rana bermeja más otros anfibios, que por lo general se trata de una o ambas especies de tritones. También el sapo partero común resultó bien representado en los humedales visitados.

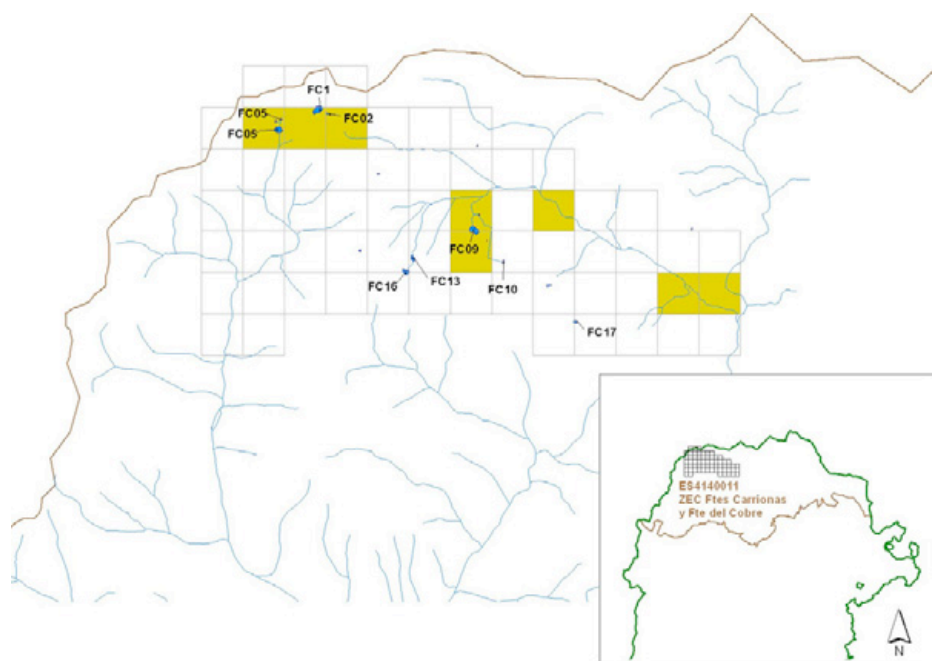


Figura 8.19 Localización del área de estudio en el N de la provincia de Palencia y localización de los humedales incluidos en este objetivo sobre la malla UTM de 1x1 km (color ocre). (Más detalles en el Anexo cartográfico A4.0)

▷ ANFIBIOS

En la Figura 8.20 se muestra el patrón espacial de reparto en las cuadrículas UTM 1x1 de las citas de especies en la vertiente meridional del macizo de Fuentes Carrionas.

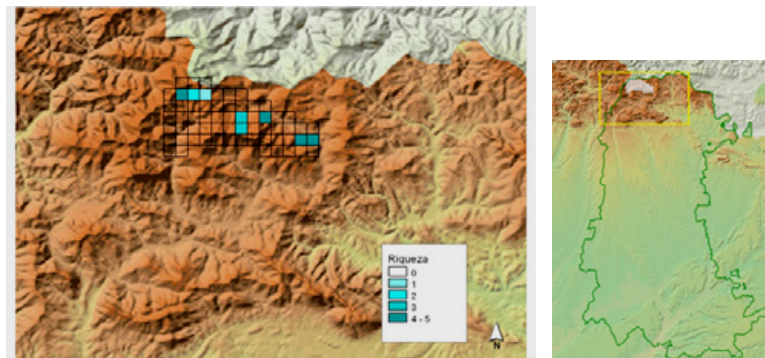


Figura 8.20 Resultados faunísticos de caracterización de riqueza de las comunidades de anfibios ,sobre la malla UTM 1x1 km, en periodo de habitabilidad para las nutrias de las partes elevadas de Fuentes Carrionas. (Más detalles en el Anexo cartográfico A4.0)

La orografía abrupta típica de esta zona y el elevado nivel de innivación que posee son responsables de un buen nivel de abundancia de medios acuáticos permanentes profundos y temporales someros pero apropiados para muchas de las especies, sobre todo para los sapos y los tritones. El fondo de los valles por donde discurren los arroyos y cauces principales meandriformes, así como los circos glaciares, favorecen por lo tanto la presencia de buenas poblaciones de anfibios.

Los tritones están presentes en la mayoría de los tramos de arroyos de cabecera y lagunas visitadas, a veces dos especies juntas (Figura 8.21), siendo en ese caso el tritón alpino (Malp) a los medios más aislados de la corriente de agua (charcas y pozas someras). Sin embargo en las tres visitas de verano de 2014 no pudimos constatar la presencia de salamandras comunes.

URODELOS

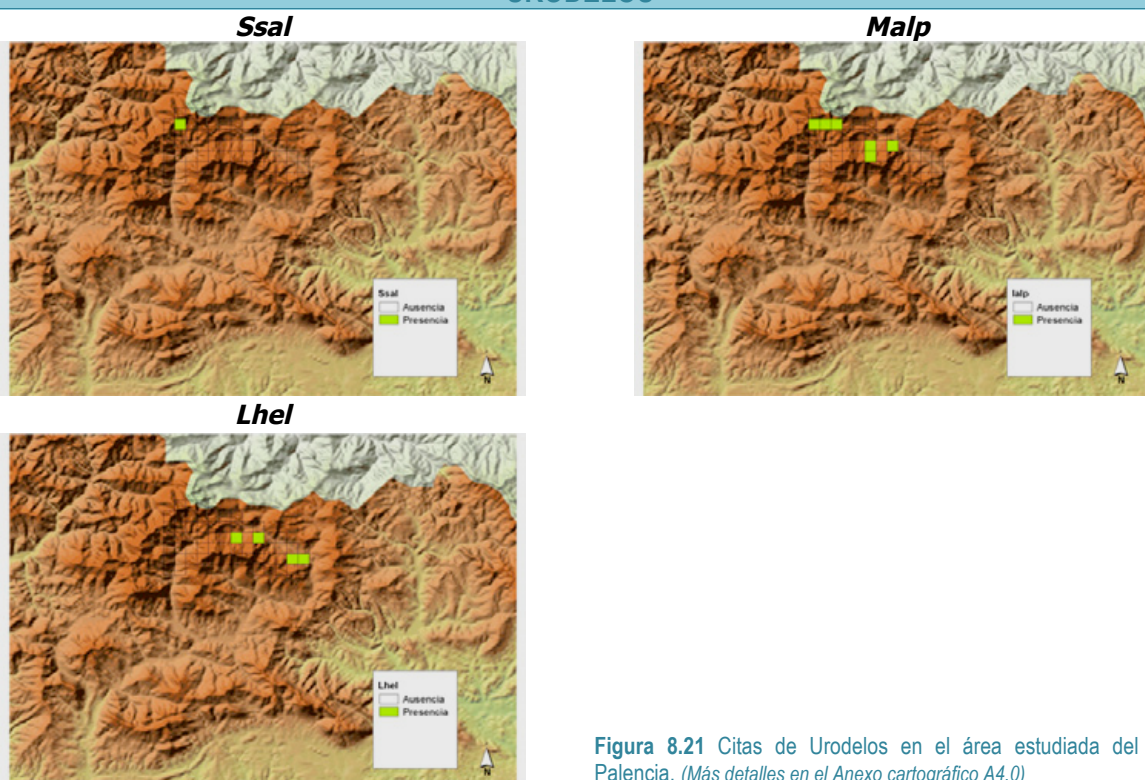


Figura 8.21 Citas de Urodelos en el área estudiada del N de Palencia. (Más detalles en el Anexo cartográfico A4.0)

Entre los *Anuros* resultó ser la rana bermeja (*Rtem*) el anfibio más ubicuo (Figura 8.22), aunque el sapo común (*Bspi*) también se localizó en la mayoría de medios visitados. Ambas especies no mostraron ninguna efectividad por medios de aguas quietas o corrientes, y fueron detectados tanto en pozas como en charcas, lagunillas y lagunas profundas. Asimismo ambas se encontraron durante junio en época de reproducción con huevos, larvas y adultos grávidos coincidiendo juntas dentro el agua.

La presencia de ranas verdes (*Pper*) se vio reducida a los tramos más bajos del Carrión estudiados en el valle de la Pineda. No se localizaron durante el verano de 2014 ranas verdes en los tramos más altos de arroyos y lagunas y turberas de alta montaña.

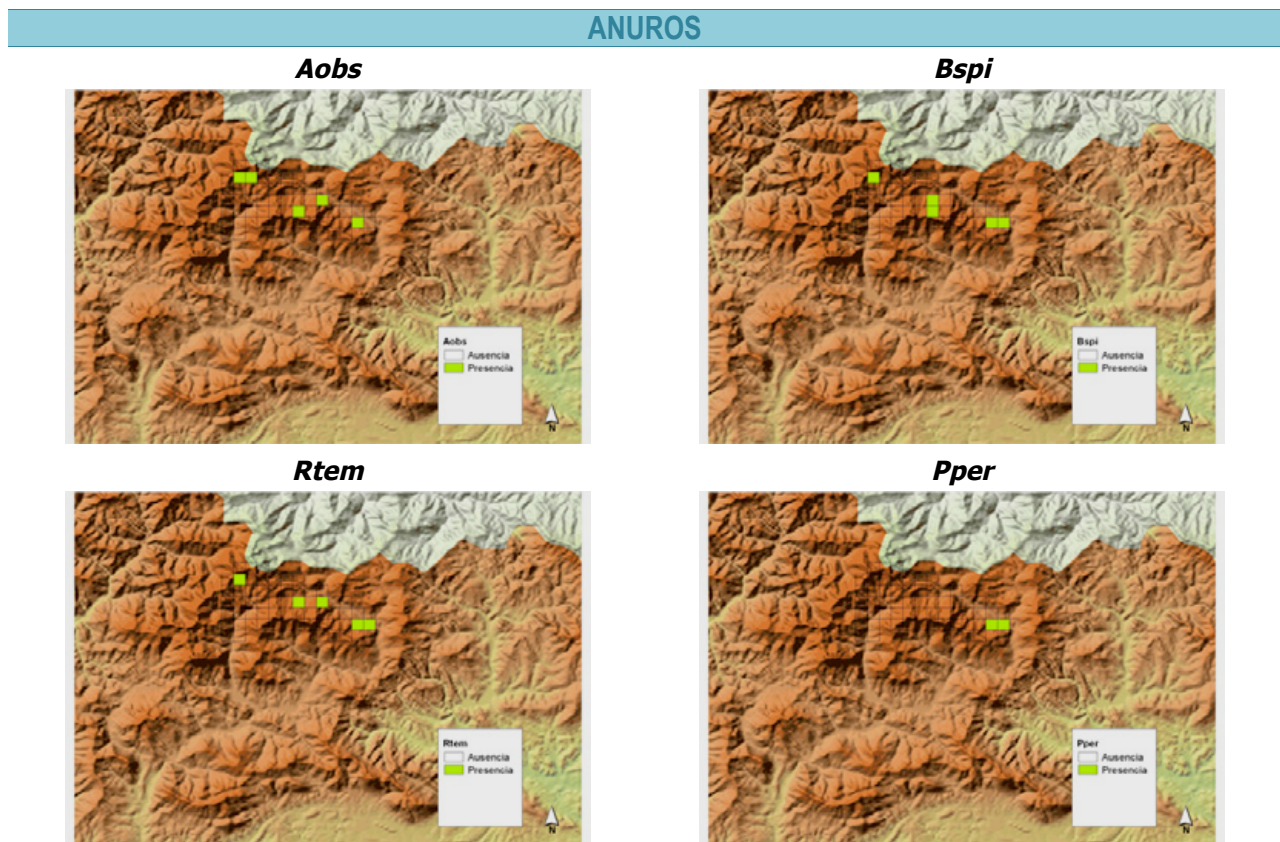


Figura 8.22 Citas de Anuros en el área estudiada del N de Palencia. (Más detalles en el Anexo cartográfico A4.0)

8.2.3.3 Resultados faunísticos en Pirineos Centrales (Huesca, Lleida y Girona).

Los datos de poblamiento de anfibios en Pirineos se han obtenido a través de los trabajos de campo de prospección de indicios de nutria en 1997 y mediante la compilación de citas de la base de datos de la AHE, que tiene una proyección temporal mucho más extensa. A partir de los muestreos se obtuvieron datos de presencia de ejemplares activos en las fechas del deshielo de las zonas estudiadas, pero se sub-muestreó la riqueza batracológica, puesto que no se hizo un sondeo específico.

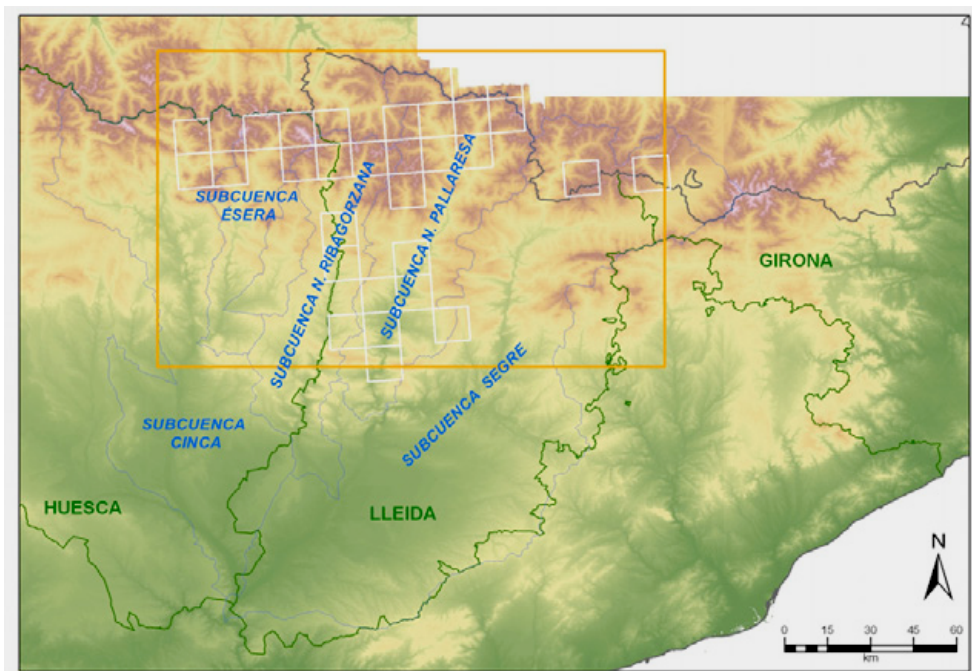
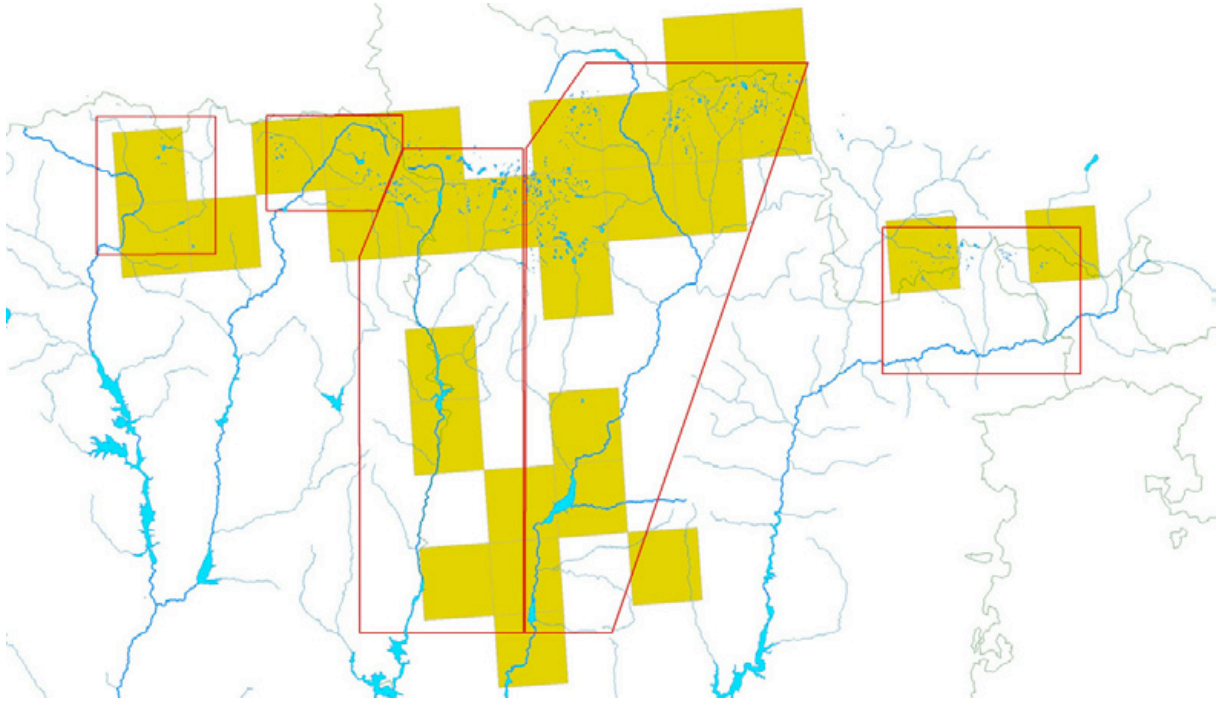


Figura 8.23 Localización del área de estudio en el Pirineo Central y localización de los complejos de humedales y tramos incluidos en este objetivo sobre la malla UTM de 10x10 km (color ocre). (Más detalles en el Anexo cartográfico A4.0)

A partir de la base de datos de citas bibliográficas (Anexo A3) se calcula una riqueza máxima en ámbitos de cuadrículas de la malla UTM 10x10 km de 6-8 especies en las partes más bajas y de 1-5 en los tramos más elevados de las cabeceras de valle. En las Tablas 8.4 a 8.6 se presenta el número de citas encontradas durante los muestreos de campo para detectar la presencia de nutrias en la época de deshielo con respecto a este potencial máximo de riqueza.

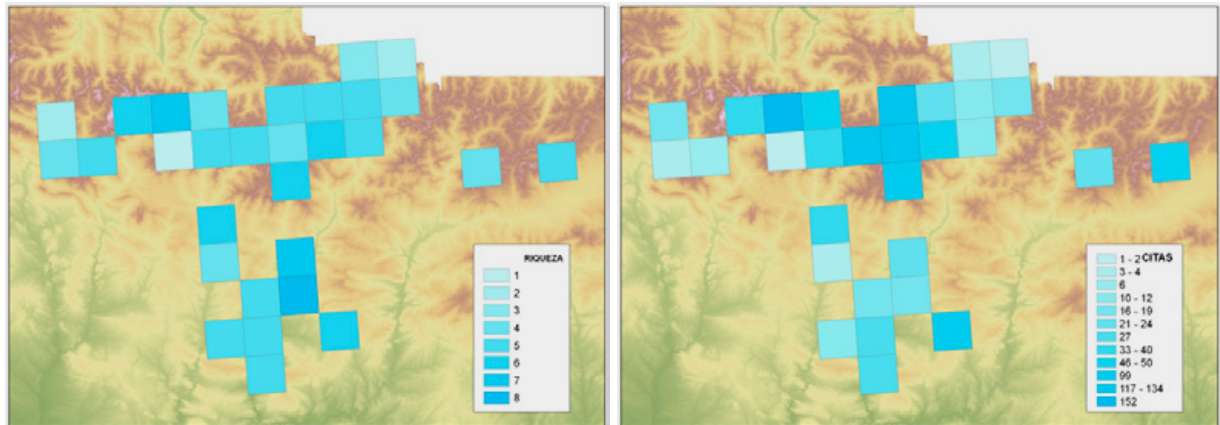


Figura 8.24 Cantidad de citas y riqueza específica de anfibios en el área estudiada del NE de Huesca y N de Lleida, según la base de datos de la AHE. (Más detalles en el Anexo cartográfico A4.0)

En los 14 recorridos realizados en las partes altas de las subcuencas Cinca y Ésera (ver Anexo A2) únicamente se detectó la presencia de ranas activas en las orillas de los arroyos y humedales prospectados (Tabla 8.4). La más habitual fue la rana bermeja (*Rana temporaria*), mientras que en el punto más bajo de los estudiados se encontró la presencia de rana verde común (*Pelophylax perezi*). Durante los trabajos de campo en estos puntos no se detectó la presencia de sapos o ranas pirenaicas.

	RIQUEZA	URO	ANU	Ssal	Casp	Lhel	Aobs	Ppun	Bcal	Bspi	Rpyr	Rtem	Pper	VIV	MUE
SUBCUENCA CINCA															
PC01_E. de Plandescún	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
PC02_E. de Pineta	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	5	0
PC32_Urdiceto	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0
PC33_E. río Urdiceto	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0
PC34_Basa de la Mora	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0
PC66_Lago Cao	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0
SUBCUENCA ÉSERA															
PC05_Vallibierna	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PC06_Barranco Llosás	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
PC07_Ibón Coronas	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	4	0
PC03_E. de Paso Nuevo	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PC04_Forau Aiguallut	3	2	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	29	6
PC08_E. de Estós	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PC09_Laigüeta de Batisielles	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
PC10_Pequeno de Batisielles	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0

Tabla 8.4. Matriz de presencia/ausencia (1/0) para cada grupo de anfibios y las especies durante los muestreos de primavera en los ecosistemas incluidos en este objetivo agrupados por subcuenca hidrográfica, así como los ejemplares vivos (VIV) y muertos (MUE) localizados en ellos.

▷ ANFIBIOS

	RIQUEZA	URO	ANU	Ssa/	Casp	Lhel	Aobs	Ppun	Bcal	Bspi	Rpyr	Rtem	Pper	VIV	MUE
SUBCUENCA NOGUERA RIBAGORZANA															
PC52_Cavallers	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	12	0
PC35_Anglios	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PC36_Botornés	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PC37_Baserca	3	1	2	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	4	0
PC51_Llauset	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PC54_Mulleres de la Gola	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
PC60_Escales	2	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	3	0
PC61_Sopeira	2	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	6	0
PC62_Canells	3	0	3	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	8	0
SUBCUENCA NOGUERA PALLARESA															
PC23_Romero Baix	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PC24_Romero d'Alt	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	10	0
PC25_Aiguamoll d' Guiló	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	30	0
PC26_E. Certascán	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PC20_Río Lladorre	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PC21_E. Tavescán	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PC22_E. Montalto/Certascán	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PC27_E. Bordes de Graus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PC28_Port	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	60	0
PC29_Ibón Montarenyo	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	30	0
PC30_Mariola	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	58	10
PC31_Turbera junto Mariola	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	30	0
PC53_La Gola	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PC65_Gingueta	2	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	5	0
PC12_E. de Borén	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PC57_Pudó = Muntanyeu	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0
PC58_Rosari d'Arreu	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0
PC59_Airoto	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PC38_Ratera	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PC39_Amitges	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PC40_E. Cabana de Ratera	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
PC41_Sant Maurici	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PC42_Lladrés	2	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	9	0
PC43_Trescuro	2	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0
PC55_Négre de Cabanes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PC56_Gerber	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PC13_Río Sallente	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PC14_E. Estangenin	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PC15_E. Gento	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PC16_E. Tort	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	15	0
PC17_E. Neriolo	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3	0
PC18_E. Fosser	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PC19_E. Morera	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PC50_Llebreta	2	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	18	12
PC11_Abella	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3	0
PC44_E. Moncortés	2	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	8	21
PC63_Sant Antoni / Talarn	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0
PC64_Cellers	2	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	17	0

Tabla 8.5. Matriz de presencia/ausencia (1/0) para cada grupo de anfibios y las especies durante los muestreos de primavera en los ecosistemas incluidos en este objetivo agrupados, así como los ejemplares vivos (VIV) y muertos (MUE) localizados en ellos.

En la subcuenca del Noguera Ribagorzana se realizaron 6 transectos en puntos de altitud y recorridos en 3 zonas bajas (correspondientes a grandes embalses), en la que se detectó la presencia de ranas y sapos activos durante las fechas de trabajo de campo buscando indicios de actividad de nutria. Se detectó la presencia tanto de sapo común como de rana bermeja. No se encontraron indicios de depredación de nutria sobre los anfibios.

	RIQUEZA	URO	ANU	Ssal	Casp	Lhel	Aobs	Ppun	Bcal	Bspi	Rpyr	Rtem	Pper	VIV	MUE
SUBCUENCA ALTO SEGRE															
PC45_Sec	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
PC46_Malniu	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PC47_Malniu Superior	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PC48_Pera inferior	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PC49_Pera superior	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Tabla 8.5_bis Matriz de presencia/ausencia (1/0) para cada grupo de anfibios y las especies durante los muestreos de primavera en los ecosistemas incluidos en este objetivo agrupados por subcuenca hidrográfica, así como los ejemplares vivos (VIV) y muertos (MUE) localizados en ellos.

En el Noguera Pallaresa se realizaron un número superior de muestreos (38 puntos) y también se localizaron un mayor número de anfibios, tanto vivos y con actividad de reproducción en las orillas como depredados por mustélidos (ver más adelante). Sin embargo, en las lagunas y tramos fluviales del Alto Segre no se detectó la presencia de anfibios durante la época en la que se hicieron los recorridos.

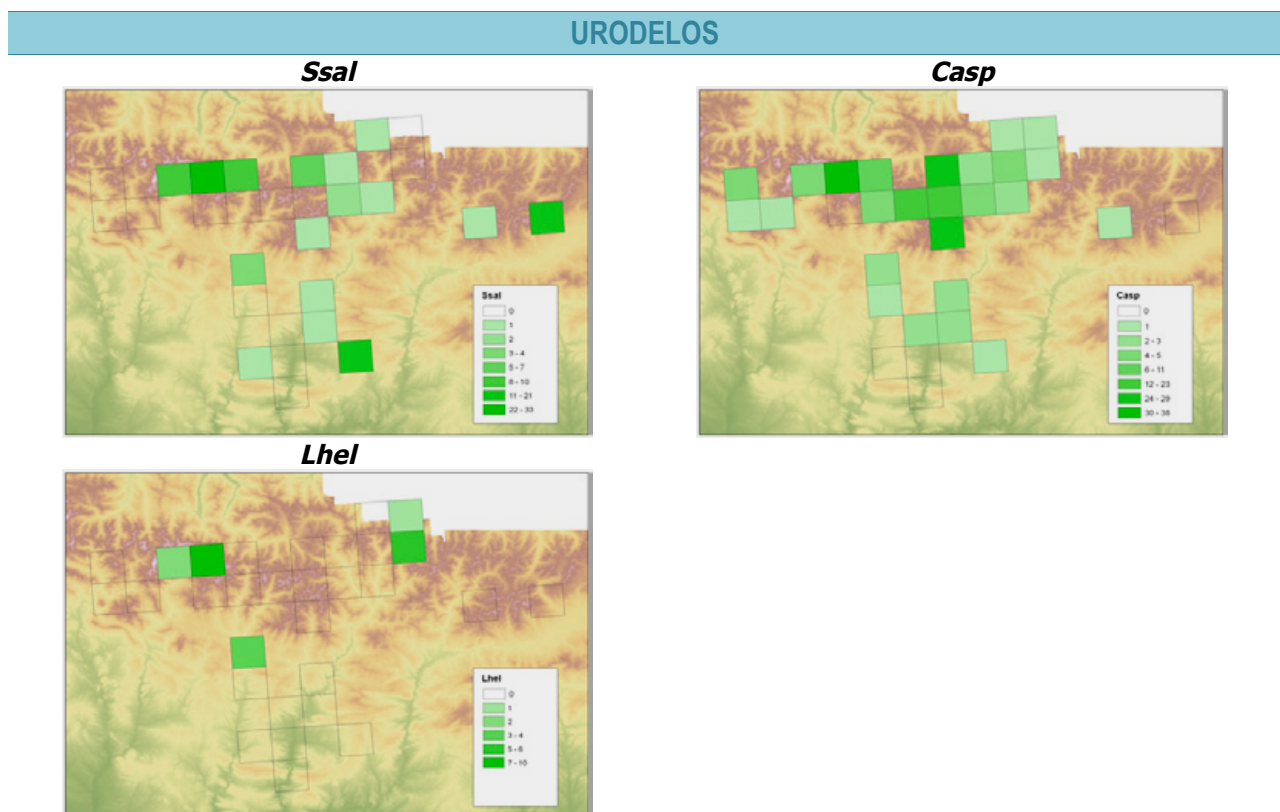


Figura 8.25 Citas de Urodelos en el área estudiada del NE de Huesca y N de Lleida según la base de datos de la AHE. (Más detalles en el Anexo cartográfico A4.0)

ANUROS

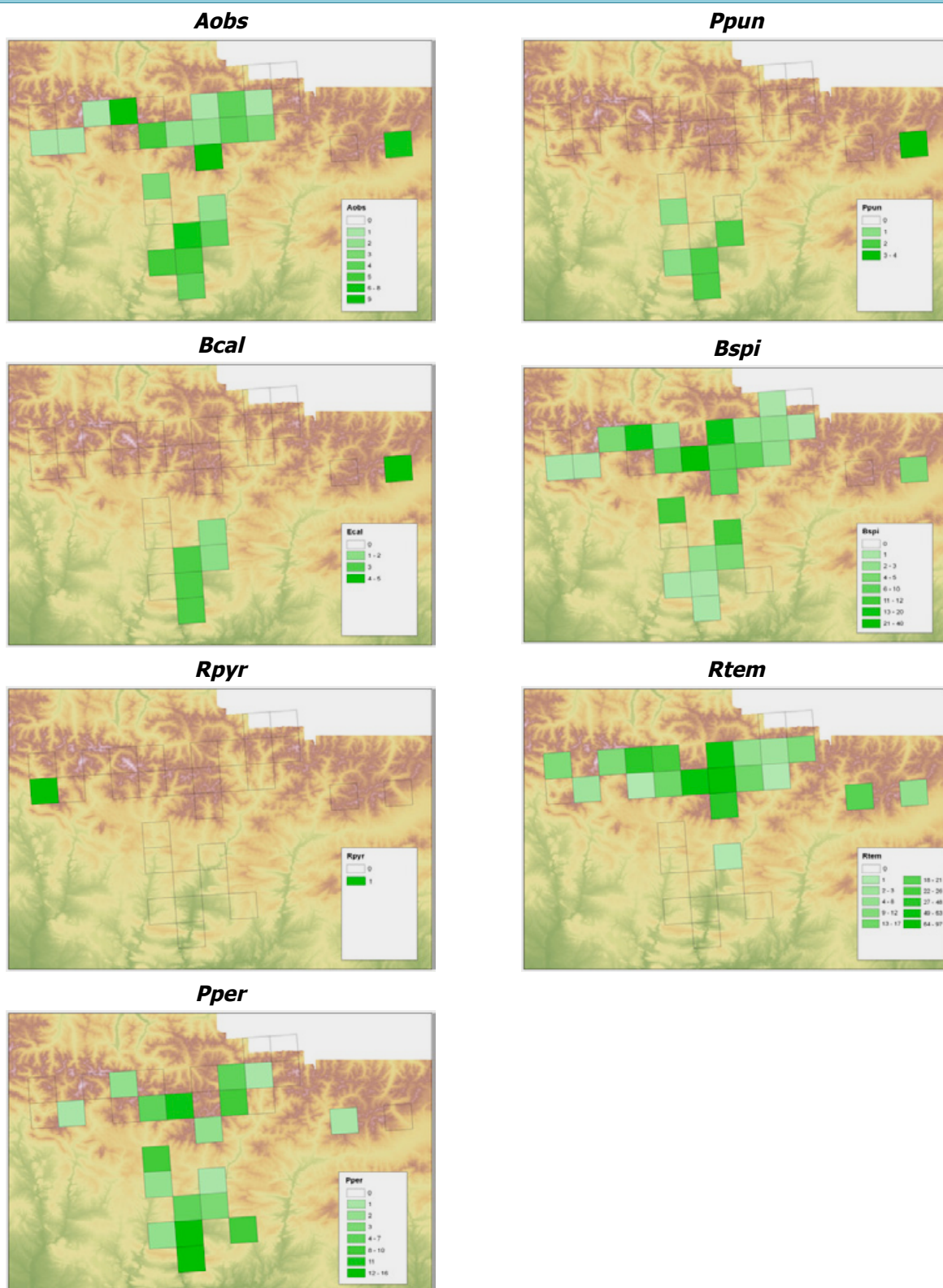


Figura 8.26 Citas de Anuros en el área estudiada del NE de Huesca y N de Lleida según la base de datos de la AHE. (Más detalles en el Anexo cartográfico A4.0)

8.2.4 Complejidad de las comunidades de anfibios en relación con la altitud.

Se ha realizado un análisis de regresión entre los datos de presencia de las especies en cada humedal y la altitud a la que se ubican, con una estratificación de los datos por unidad geográfica estudiada. Para el total de 102 puntos de muestreo se encontró una relación lineal negativa de la riqueza de la comunidad, y estadísticamente significativa, con la altitud del ecosistema. El test de regresión múltiple resultó ser de $R = -0,2036$ (Figura 8.27_B); $F(1, 100) = 4,32$, $p < ,04$. Los estadígrafos completos de este análisis se presentan en el Anexo A6.

Para los medios menos ricos en anfibios (1-2 especies) la mediana de distribución es superior a 2.000 msm, y los intervalos de rango se corresponden con las mayores altitudes (Figura 8.27). Para el caso más habitual de riquezas entre 3 y 6 especies los rangos son mucho más amplios, encontrándose humedales con estos valores desde las estribaciones serranas hasta los humedales de gran altitud. Este mismo patrón se encuentra en el caso de los humedales más ricos (7 especies) para los que se obtuvo un amplio rango y una mediana de gran altitud.

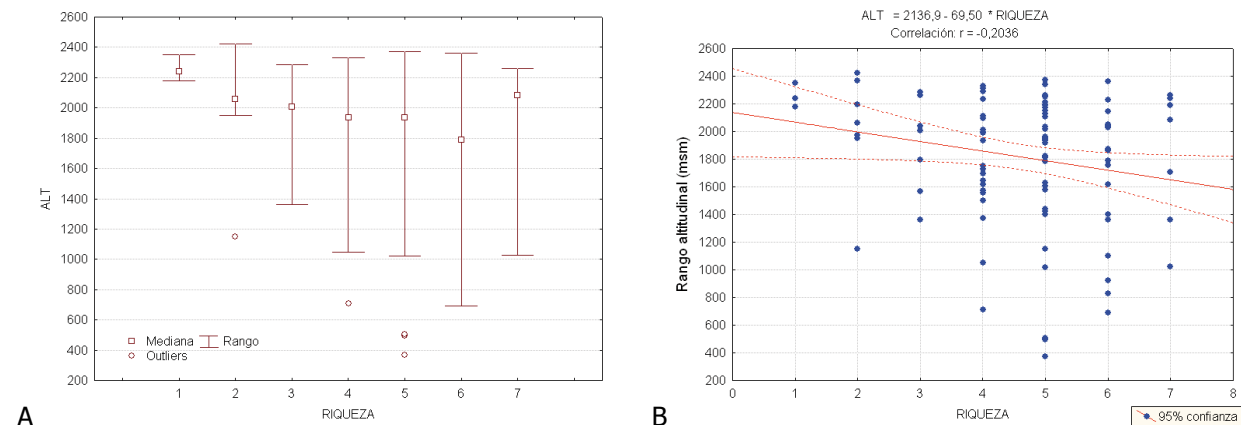


Figura 8.27 Relación entre la riqueza de anfibios en los humedales y la altitud a la que se encuentran todas los humedales estudiados.

En el caso de agrupar los ecosistemas en las 4 zonas de estudio los gráficos de la Figura 8.28 muestran valores medianos superiores a 4 especies de riqueza en todas ellas, y una altitud mediana superior a 1.800 msm en tres de ellas, y superior a 1.600 msm en Sierra Segundera y Cabrera (SSC).

En la Sierra de Gredos (SG) es donde la mediana (con 5 especies) resultó mayor, mientras que en SSC la dispersión de los datos fue la menor.

8.2.4.1 Medidas de biodiversidad beta en las comunidades de anfibios en relación a la altitud.

La biodiversidad beta (β) o diversidad diferencial pretende averiguar el grado de rotación en la composición de especies en las comunidades a lo largo de un gradiente ambiental o temporal (Magurran 1988), y es posible calcularla sobre datos cualitativos de presencia/ausencia de las especies en los transectos. Por lo tanto es una herramienta útil y simple que nos permite comparar zonas de muestreo o resultados en distintos momentos de una misma comunidad.

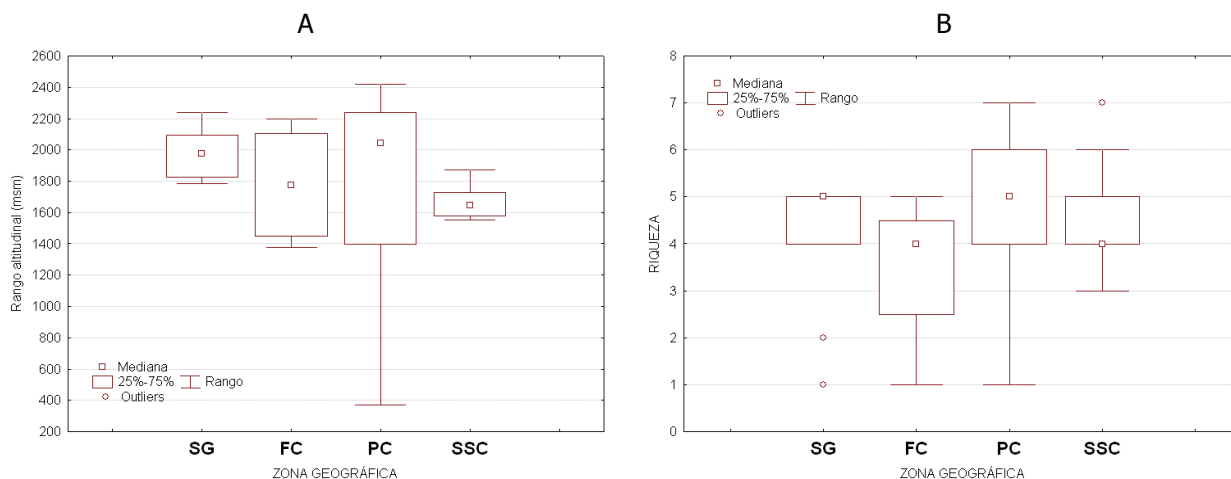


Figura 8.28 Distribución de los valores medianos y dispersión de los datos que relacionan la altitud, la riqueza específica de anfibios y la zona geográfica donde se localiza cada área de estudio. Abreviaturas como en Tabla 8.6.

Koleff *et al.* (2003) reseñan que en datos de presencia/ausencia de especies referidos cartográficamente en mallas o retículos (como las cuadrículas UTM) es posible calcular la beta diversidad por el método de un centroide con los datos de los 8 vecinos más próximos. Sin embargo en nuestro caso y dada la linealidad del gradiente muestreado a lo largo de los ejes fluviales se han considerado los valores de riqueza de las cuadrículas de manera propia para los medios acuáticos presentes en ella, sin contar con los vecinos más próximos.

Anderson *et al.* (2011) reseñan la posibilidad de infravalorar para los cálculos de entropía en los datos la ausencia de especies en los casos de muestreos relativamente escasos o poco representativos de la unidad que se trabaja. Lo cual es en parte rectificado en el muestreo de anfibios en humedales durante la época reproductora, ya que los datos de presencia/ausencia son maximizados por la propia ecología de las especies que se concentran en sus inmediaciones.

De esta forma el valor en relación con el punto altitudinal del gradiente de cada humedal se corresponde con el máximo valor de la cuadrícula, y aunque representa una cierta simplificación nos permite reconocer patrones de cambio en diseño lineal, y además establecer comparativa entre distintas áreas geográficas y con distinto número de cuadrículas (Anexos A3.1 - 6).

Se han realizado los cálculos de este tipo de diversidad (resultados en Tabla 8.6) a través de las índices β_w de Whittaker, β_c de Cody y β_T de Wilson y Shimida, según las fórmulas indicadas por Magurran (1988) en su monografía sobre medición de la diversidad biológica (ver Apartado 0.3.9).

		GREDOS (SG)	SIERRA SEGUNDERA Y CABRERA (SSC)	FUENTES CARRIONAS (FC)	PIRINEOS CENTRALES (PC)
Comunidades de anfibios	Rango altitudinal Δ (msm)	1.785 – 2.240	1.555 – 1.870	1.375 – 2.195	270 – 2.422
	Riqueza S	7	9	7	10
	βw	0,67	0,92	1,00	1,07
	βc	2	2	3	1,50
	βr	0,48	0,43	0,57	0,31
Distribución de <i>Lutra lutra</i>	Rango altitudinal Δ (msm)	1.785 – 2.160	1.555 – 1.820	1.375 – 1.795	270 – 1.630
	% puntos positivos (d: días) [periodo]	100% (d: 15) [1994-95]	98,9% (d: 98) [1995-2000] 86,7% (d: 15) [2014]	75% (d: 4) [2014]	23% (d: 13) [1998]

Tabla 8.6 Diversidad beta de las comunidades en las cuatro zonas montañosas estudiadas y rangos de presencia de la nutria en los periodos de estudio en cada zona en relación con el esfuerzo de muestreo (d: días) en esas áreas de altitud.

8.3 ECOLOGÍA DE *BUFO SPINOSUS* Y *PELOPHYLAX PEREZI* DURANTE SUS PERIODOS REPRODUCTORES EN LA LAGUNA DE LOS PECES (ZAMORA).

En total se realizaron 39 recorridos completos perimetrando la laguna de Peces y la desembocadura de sus principales arroyos en ella, 34 en el primer periodo de estudio (1995-2000) y otros 5 durante 2014. Incluyendo visitas con la laguna parcialmente congelada o sus orillas cubiertas de nieve. Los recorridos se hicieron entre primeros de febrero y finales de octubre, para poder cubrir todo el periodo de actividad de los anfibios. Además del estudio detallado de *Bufo spinosus* (ver Apartado 8.3.3) se tomaron datos de muestreo sobre todas las demás especies habitantes de la zona.

En concreto en la laguna de los Peces ambas especies eran especialmente abundantes antes del inicio de los trabajos de campo de la presente Tesis, por lo que fue una de las zonas seleccionada para conocer su importancia en el poblamiento lutrino de las montañas sanabresas.

8.3.1 PERIODO REPRODUCTOR DE *BUFO SPINOSUS* EN EL LAGUNA DE LOS PECES.

La fenología reproductora de *Bufo spinosus* en esta laguna se ha estudiado durante 29 jornadas repartidas a lo largo de 7 periodos de reproducción anual, aunque en total se hizo un esfuerzo de muestreo de 54 días para cubrir el resto de los objetivos en esta laguna. Se realizaron transectos de localización de ejemplares en las orillas desde el mismo momento del inicio de la fusión de la nieve, en general desde finales de marzo, pero con grandes variaciones según el año. En el Anexo fotográfico A4.1.1 se presenta una galería que ilustra este proceso.

En concreto se realizó el seguimiento más detallado todos los años de estudio entre primeros de abril y mediados de junio, ya que nunca se encontraron sapos en reproducción más tarde. Siendo el 8 de abril de 1995 (día 100) la fecha más temprana (resultados positivos) en iniciar los recuentos de sapos y el 10 de junio de 2014 (día 163) la más tardía (resultado negativo). Lo que en total abre un intervalo global de días de reproducción de d: 63, el 17% de la duración del año.

▷ ANFIBIOS

En total se recontaron 1.440 sapos en las orillas de la laguna de los Peces a lo largo de los siete años de muestreo, siendo 1997 en el que más ejemplares se pudieron encontrar y durante una mayor cantidad de quincenas; en concreto desde principios de abril a mediados de junio. El resto de los años se encontró un patrón más concentrado en el tiempo (una o dos quincenas), o bien no se pudo detectar el periodo de reproducción masiva de la especie. En la siguiente tabla se desglosan estos resultados.

	MZ2	AB1	AB2	MY1	MY2	JN1	JN2
1995	0	121		12			0
1996	0				362		
1997		311	145	8		52	0
1998	0			324	7		0
1999				7	7		
2000					69		
2014		0	0	14			1

Tabla 8.7 Cantidad de sapos comunes recontados en las orillas de la laguna de los Peces cada año de trabajo y agrupados por quincenas de los meses de primavera (MZ: marzo, AB: abril, MY: mayo y JN: junio).

A partir de 1999 se encontró un patrón muy diferente en la estación reproductora de los sapos en esta laguna, con una reducción drástica de los ejemplares localizables en las orillas del humedal mediante transectos. Siendo especialmente relevante el dato de que tanto en 1999 como en 2014 apenas se han podido localizar sapos, y mucho menos amplexus. En el año 1999 no se encontró ni un solo amplexus y solamente 1 hembra grávida en los cuatro transectos que se realizaron (Tabla 8.8).

La relación de sexos encontrada en promedio resultó de 20,5 M:H, con resultados interanuales muy dispares en el caso de días con gran cantidad de sapos en periodo reproductor y días en los que se localizaron menos sapos. Si tenemos únicamente los días (d: 8) en los que se localizaron amplexus formados, la relación de sexos resultó de 18,4 M:H. Durante estos 8 días de máximo reproductor se localizaron 1.161 sapos (el 80,6%).

	FECHA	SEX RATIO M : H	AMPLEXUS
1995	AB (n: 14)	1,7 : 1	2
	AB (n: 97)	11,6 : 1	4
1996	MY (n: 362)	19,6 : 1	9
1997	AB (n: 311)	13,6 : 1	11
1998	MY (n: 145)	6,1 : 1	11
	MY (n: 149)	4,3 : 1	15
1999	MY (n: 14)	13,0 : 1	---
2000	MY (n: 69)	10,8 : 1	2
2014	MY (n: 14)	6,5 : 1	1

	FECHA	SAPOS	AMPLEXUS	SEX RATIO	
1995	21-mar				> 300 SAPOS
	08-abr			9,0	> 100 SAPOS
	09-abr			1,5	< 100 SAPOS
	10-abr			23,3	< 20 SAPOS
	01-may			11,0	SIN SAPOS
	21-jun				
1996	21-mar				
	23-may			39,2	> 10 AMPLEXUS
1997	10-abr			27,3	> 2 AMPLEXUS
	15-abr			65,5	1 AMPLEXUS
	21-abr				
1998	02-may				
	06-jun				
	21-jun				
	21-mar				
	09-may			12,2	
	12-may			8,3	
	11-may				
	13-may			30,0	
	23-may				
	21-jun				
01-may					
1999	27-may			4,0	
	16-may			16,3	
2000	04-abr				
	16-abr				
	22-abr				
	05-may			18,0	
	26-jun				

Tabla 8.8 Cantidad de sapos comunes (n) y amplexus localizados cada año de muestreo, con indicación del sex-ratio detectado en cada temporada de reproducción de la especie. Se incluyen los datos de todos los días, incluidos cuando únicamente se localizaron machos.

8.3.2 UTILIZACIÓN DE LAS ORILLAS DE LA LAGUNA DURANTE EL PERIODO REPRODUCTOR POR LOS SAPOS COMUNES.

Durante los transectos de recuento por las orillas de la laguna de los Peces en los años 1997, 98 y 2000 se procedió a la ubicación de la posición de los machos en espera de formar amplexus. En concreto se midió la distancia a la que se encontraban del borde del agua (N: 337 sapos), y también la profundidad a la que estaban sumergidos, en su caso (N: 51 sapos).

Estos parámetros fueron medidos de forma pormenorizada en cada una de las zonas en las que se dividió el contorno de la laguna (LP1 a LP9) para el seguimiento de la presencia e incidencia de *Lutra lutra* sobre los sapos en relación con la topografía de las orillas y la escabrosidad de la misma.

8.3.2.1. Distancia de los sapos a la orilla y profundidad de inmersión.

Este parámetro fue medido con la perpendicular desde el punto de contacto visual (al ser iluminado por la noche, en su caso) con el sapo hasta el borde de la cubeta, tanto en el caso de estar éste sumergido o flotando. La distancia promedio a la orilla resultó de d_M : 0,74 m, aunque la mediana fue mucho menor con un valor de d_{Me} : 0,45 m. La distancia máxima a la que se detectó la presencia de sapos fue el total de la banda de recuento, es decir 5 m.

La profundidad promedio a la que se encontraban los sapos sumergidos en los que pudo ser medido este parámetro fue de Z_M : 0,36 m, muy similar a la mediana con Z_{Me} : 0,30 m. No se localizó ningún sapo a más de 0,80 m de profundidad. En total 227 de 1.426 machos (el 16%) se localizaron bajo el agua.

Durante el periodo de reproducción de *Bufo spinosus* el nivel de agua de la laguna permanece al máximo del volumen de la cubeta, ya que coincide con los momentos de máximo deshielo y de flujo desde los arroyos de manera que se puede considerar constante en cada año de estudio.

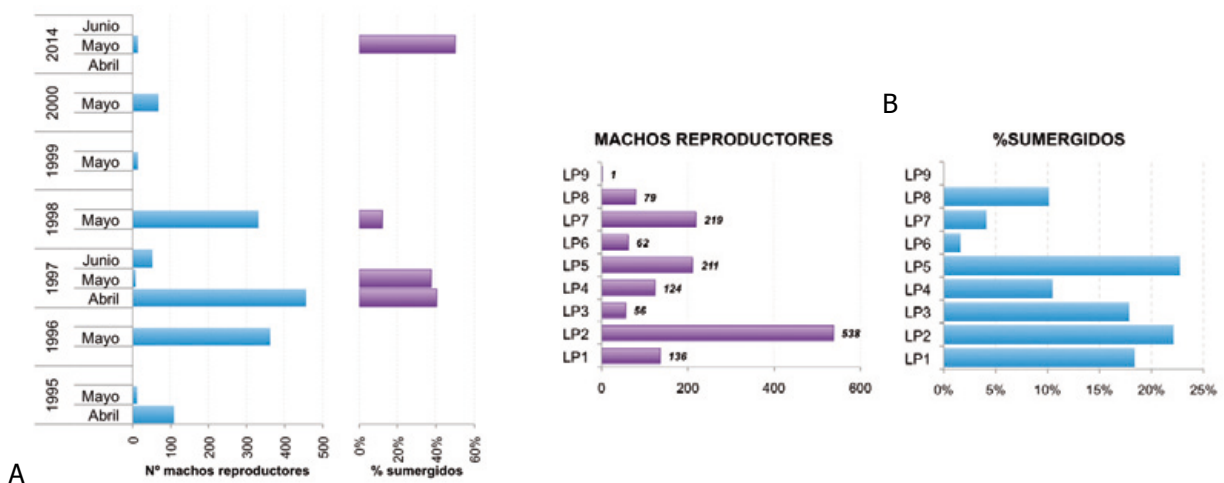


Figura 8.29 Distribución de los machos encontrados en los recuentos por meses y zonas de la orilla, y porcentaje de individuos localizados bajo el agua.

Por lo general los machos en celo esperando las hembras para la reproducción permanecen en la interfase agua-aire en el borde de toda la cubeta. Cuantitativamente no se encontraron diferencias interanual entre la cantidad de sapos que esperan en las orillas y los que permanecen bajo el agua hasta

▷ ANFIBIOS

el momento del amplexus. Únicamente se encontraron niveles superiores al 20% de sapos sumergidos en dos de los tramos estudiados; siendo además en el caso de LP2 en el que más sapos se recontaron en la suma de todos los transectos.

En la Tabla 8.9 y en la Figura 8.29 se presentan los datos encontrados para la distancia y la profundidad desglosados por zonas del perímetro lacustre. Es de destacar que en más del 73% de los casos los sapos se encontraban a menos de 1 m del borde de la cubeta, lo que indirectamente influye a su vez en que se localicen en superficie o a una profundidad muy reducida. Y únicamente 12 sapos (el 3,6%) se encontraban a más de 2 m del mismo.

ZONA	N	DIST. MEDIA	DIST. MAX.	N	PROF. MEDIA	PROF. MAX.
LP1	62	0,6	5,0	9	0,3	0,5
LP2	143	0,8	4,0	20	0,3	0,7
LP3	17	0,9	2,3	5	0,5	0,6
LP4	37	0,6	2,0	4	0,5	0,8
LP5	33	0,9	3,0	7	0,2	0,3
LP6	7	0,0	0,0			
LP7	18	0,8	2,0	1	0,2	0,2
LP8	20	0,3	1,5			
LP9	0					

Tabla 8.9. Descriptiva básica de las medidas de distancia a la orilla y profundidad a la que fueron encontrados los sapos en los distintos tramos de la laguna de Peces.

8.3.2.2 Estima de la razón de sexos en la población de *Bufo spinosus* durante el periodo de reproducción en la laguna de Peces

Las singulares características de la estación de reproducción de la especie durante un periodo corto de tiempo y concentración masiva de adultos en las orillas hace especialmente relevante aproximar el conocimiento de la razón de sexos en el ecosistema durante la primavera, ya que este parámetro puede ser indicativo del éxito reproductor de la especie y también resulta imprescindible para conocer la posible incidencia de la depredación selectiva por parte de las nutrias como agente de control demográfico.

FECHA	MACHOS		HEMBRAS		SEX RATIO M:H
	M	AMPLEXUS	H	TOTAL	
09/04/95	10	2	4	14	2,5
10/04/95	93	4	4	97	23,3
01/05/95	11	0	1	12	11,0
23/05/96	353	9	9	362	39,2
10/04/97	300	11	11	311	27,3
15/04/97	133	0	2	135	66,5
09/05/98	134	11	11	145	12,2
12/05/98	133	15	16	149	8,3
13/05/98	10	0	1	11	10,0
27/05/99	6	0	1	7	6,0
16/05/00	65	2	4	69	16,3
05/05/14	13	1	1	14	13,0
	1.373	55	67	1.440	20,5

Tabla 8.10. Resultados de sapos de ambos sexos encontrados en días en los que se detectaron ambos sexos.

Durante un total de 12 días se pudo calcular la razón de sexos al encontrarse en las orillas ejemplares de ambos sexos, o bien amplexus ya formados en tierra o en el interior de la masa de agua. A lo largo de los días en los que se localizaron los amplexus (d: 8) se encontró una relación significativa directa y lineal entre la abundancia de ejemplares y el valor de dicho parámetro (Figura 8.30). Por lo tanto los recuentos de mayor número redundan en una menor ratio M:H, ya que la probabilidad de encontrar una hembra solitaria es muy baja. Durante estos días además se constató la formación de amplexus múltiples, con grupos de hasta 20 machos aferrados entre ellos, y en conjunto a una sola hembra. En un total de 3 ocasiones se observó la formación de amplexus sobre hembras muertas (asfixiadas), e incluso con parte de la puesta aun unida a sus cloacas (ver Anexo A4.1.1.2). Asimismo esporádicamente se observaron amplexus múltiples en otros humedales de Sierra Segundera.

En la Figura 8.30 se muestra la relación entre la razón de sexos (ratio M:H) en los transectos y la cantidad de adultos encontrados en las orillas preparados para la freza, tanto machos como hembras, o bien amplexus ya formados. La relación entre el recuento total de sapos y la razón de sexos resultó estadísticamente significativa, mientras que para las comparaciones machos vs. hembras y para ratio vs. amplexus no se encontraron diferencias significativas. Estos análisis se presentan en el Anexo A6.

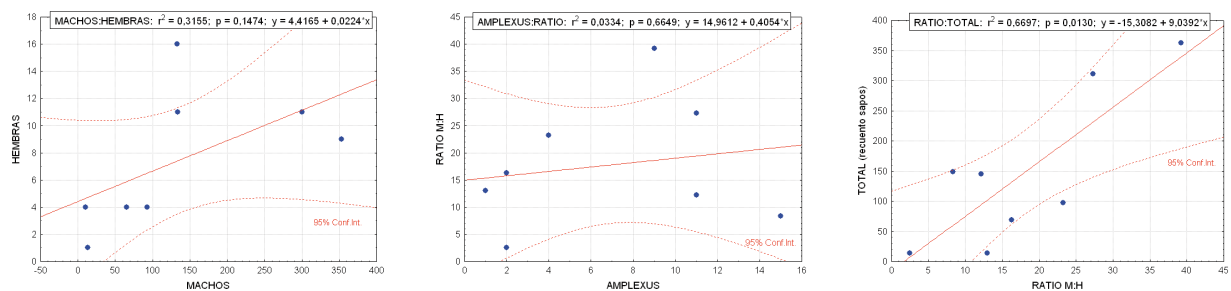


Figura 8.30 Diagramas de dispersión de los valores de recuento de los distintos sexos y los amplexus. Se muestran los intervalos de confianza 95% en la línea de regresión entre las variables y el nivel de significación p.

8.3.2.3 Variabilidad interanual de la razón de sexos.

A lo largo de los 7 años de trabajo, aunque con distinta intensidad de muestreo y de días en los que se hallaron machos y hembras en las orillas de la laguna, se encontraron importantes diferencias en la relación de sexos. Los valores máximos se encontraron durante 1996 y 1997, parecen tener una disminución constante desde ese momento hasta 2014, con un valor mínimo 6,5 veces inferior.

	MACHOS		HEMBRAS		SEX
	M	AMPLEXUS	H	TOTAL	RATIO M:H
1995 (d: 4)	123	6	10	139	12,3
1996 (d: 1)	353	9	9	371	39,2
1997 (d: 5)	503	11	13	527	38,7
1998 (d: 5)	303	26	28	357	10,8
1999 (d: 2)	13	0	1	14	13,0
2000 (d: 1)	65	2	4	71	16,3
2014 (d: 5)	13	1	2	16	6,5

Tabla 8.11. Recuentos de sapos de ambos sexos en los recuentos agrupados por años. (d: número de días)

Se detectó además una gran variabilidad no ligada al esfuerzo de muestreo en los años 1997 y 1998 en los que se hizo el mismo esfuerzo y sin embargo en el segundo se hallaron muchos menos machos por

▷ ANFIBIOS

cada hembra (Tabla 8.11). Por lo tanto los recuentos en años distintos marcan niveles ratio M:H muy diferentes.

A lo largo del periodo de muestreo de los 7 años se ha encontrado una relación entre los valores de la relación de sexos y la cantidad de sapos avistados en cada noche de censo. En la Figura 8.31 se muestra la relación lineal entre estas variables, en donde se puede observar una mayor dominancia de los recuentos de machos en los años en los que en promedio se encontraron más ejemplares, con la salvedad del año 1998. La regresión entre los datos de ambos sexos no resultó estadísticamente significativa (Figura 8.31_A), pero sí para el caso de recuento total vs ratio (Figura 8.31_B).

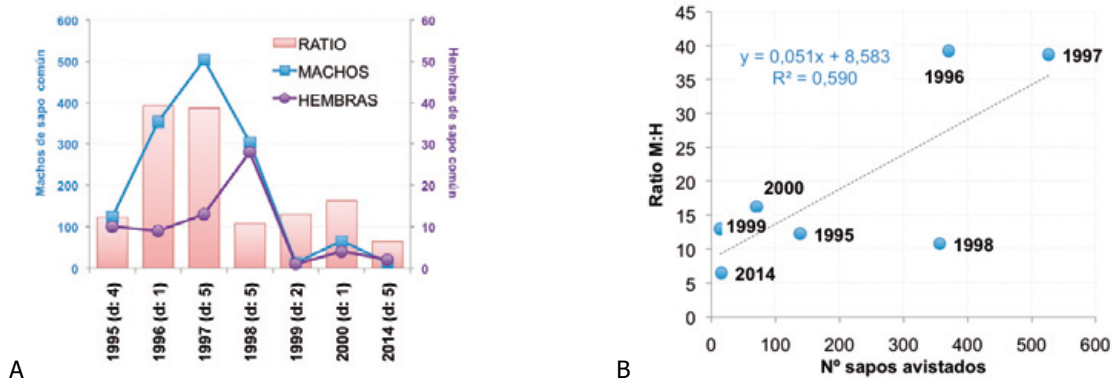


Figura 8.31 Relación entre los datos agrupados por años de sapos y la relación de sexos. Análisis de regresión en el Anexo A6.2.5.

8.3.2.4 Estudio biométrico de *Bufo spinosus* durante el periodo de reproducción en la laguna de Peces.

El dimorfismo sexual es una característica morfológica importante en la especie por lo que se realizó un estudio biométrico detallado para ambos grupos de adultos durante la época de reproducción. Al igual que se ha encontrado en otras poblaciones estudiadas, tanto de zonas de valle como de montaña, encontramos que las hembras adultas poseen un mayor tamaño y peso corporal que los machos. En la Figura 8.32 y en la Tabla 8.12 se presentan los datos de distribución de ambos parámetros corporales para los dos grupos de adultos y su relación de regresión.

En este caso de estudio únicamente se ha evaluado el tamaño de los individuos en la época reproductora de los sapos comunes como disponibilidad de recurso trófico para las nutrias, aunque es conocido que existen ligeras diferencias entre los tamaños y pesos encontrados en promedio para los adultos en esta época y en el resto del año.

Las medidas biométricas de longitud corporal hocico-cloaca (LCC) presentaron menos dispersión de datos que las de peso corporal (P), así como también se encontró una mayor dispersión en las hembras sobre los machos. En especial esta dispersión se encontró sobre el peso de las hembras, en función de su estado de gravidez o no, ya que durante la duración de éste el peso de los cordones de huevos es muy importante en cada hembra y está relacionado significativamente con su volumen (Lizana 1990). Asimismo la mayor longevidad de las hembras, y su mayor tasa de supervivencia a lo largo de varios periodos anuales, se traduce en poder alcanzar unas tallas corporales mucho mayores que en el caso de los machos. Constituyendo un recurso trófico potencial de mayor atractivo para las nutrias.

En el caso de Laguna de Peces los machos miden en torno a 83 mm ($\pm 7,18\%$) y las hembras 114 mm ($\pm 12,5\%$), lo que suponen tamaños relativamente grandes, y muy superiores a los encontrados por Lizana (1990) en Laguna Grande de Gredos. Aunque allí se detectan pocas hembras durante el esfuerzo reproductor de primavera y son de tallas muy variables.

	MACHOS		HEMBRAS	
	LCC	P	LCC	P
M	82,79	67,09	116,6	193,6
dt	5,94	11,21	14,7	51,7
Me	83,00	66,76	114,0	188,0
Mx	99,00	95,00	145,00	300,00
mn	60,00	38,00	92,00	94,00
C.V.	7,18%	16,71%	12,53%	25,80%
N	248	248	25	25

Tabla 8.12. Estadísticas descriptiva básica de la biometría de los sapos de Laguna de Peces.

Estas mismas diferencias se detectaron en cuanto al peso de los sapos, con machos de 66,8 g ($\pm 16,8\%$) y hembras de mucha masa debido a su gravidez con 188 g ($\pm 25,8\%$). Los valores máximos encontrados en Peces se corresponden con machos de 95 g y hembras de 300 g de peso "in vivo".

Los rangos de valores de peso de las hembras son especialmente amplios en función del estado de gravidez o no de las mismas; por lo tanto las fechas en las que se realiza el trabajo de campo es determinante para la cuantificación de este parámetro. En la Figura 8.32 y en la Tabla 8.12 se muestra la descriptiva básica de estos parámetros para los 248 machos y 25 hembras que fueron medidas a lo largo de todo el periodo de estudio en Laguna de Peces. En el Anexo A6.2.6 se amplía esta información.

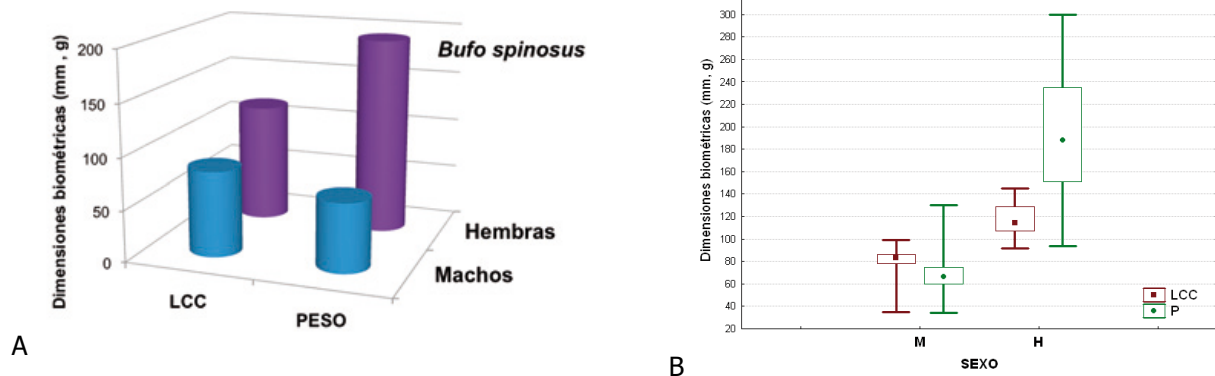


Figura 8.32 Valores descriptivos básicos de los parámetros biométricos de longitud corporal (LCC) y el peso (P) encontrados en los sapos comunes de Laguna de Peces. A) Valores promedio y B) diagramas de cajas para los datos de ambos sexos. (Leyenda con información habitual en estos diagramas, ver más atrás)

Las pirámides de talla representadas en la Figura 8.33 indican una subpoblación de machos durante el periodo reproductor en la alta montaña basada en ejemplares de una única cohorte, en función del aspecto unimodal de la distribución, y con rango de datos muy estrecho lo que indicaría una cierta cortedad en la amplitud del intervalo de edades de estos sapos.

▷ ANFIBIOS

En consecuencia los machos presentarían una reducida supervivencia en el entorno de esta laguna, y además la escasez de individuos de pequeña talla podría indicar un reclutamiento limitado de ejemplares subadultos en estado pre-reproductor. Lizana (1990) encuentran grandes diferencias en cuanto al éxito reproductor, el número de juveniles reclutados, de cada temporada en Laguna Grande de Gredos y en el número de hembras que acuden grávidas a la freza masiva por lo que estos mismos factores podrían estar afectando a nuestros datos.

Por el contrario, las hembras presentan una distribución plurimodal de tallas en un amplio rango lo que implicaría una mayor tasa de supervivencia y que por lo tanto les permite acudir varias veces en su vida al esfuerzo reproductor. No pertenecerían por lo tanto a la misma, y casi única cohorte, como en el caso de los machos.

Por último es preciso resaltar que los intervalos de talla obtenidos no presentan apenas solapamiento, de manera que los machos más grandes son casi más pequeños que las hembras menores.

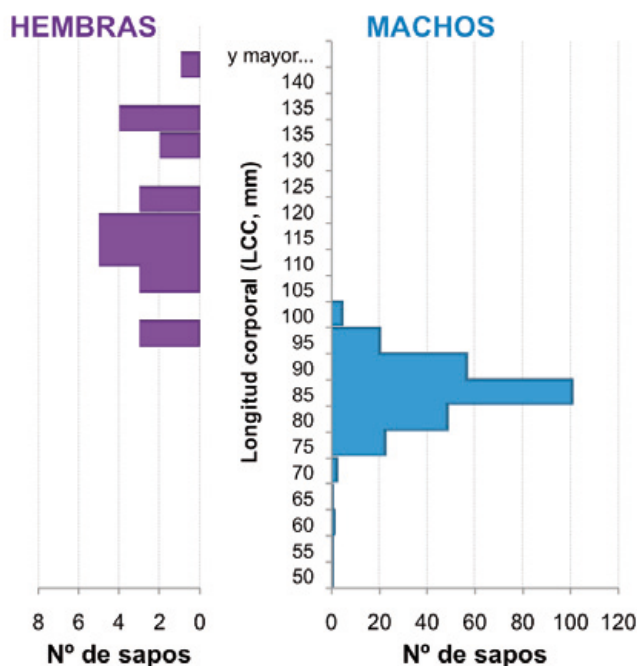


Figura 8.33 Pirámides de tallas para los sapos comunes de laguna de Peces. Datos interanuales.

8.3.2.5 Relación entre ambos parámetros biométricos.

La relación biométrica entre talla y peso fue estudiada de forma separada para ambos sexos, con los resultados gráficos que se presentan en la Figura 7.34. Para ambos casos se encontró un mejor ajuste de regresión logística de modelo no lineal entre ambas variables. Para el caso de los machos el mejor modelo se ajusta a una curva exponencial, mientras que en las hembras lo es sobre una curva potencial de grado 1,395.

$$\text{MACHOS: } P = 12,95 * e^{(0,019 * LCC)}$$

$$\text{HEMBRAS: } P = 0,253 * LCC^{1,395}$$

En el Anexo A6.2.7 se muestran estos valores y la significación y validez de los ajustes para cada caso.

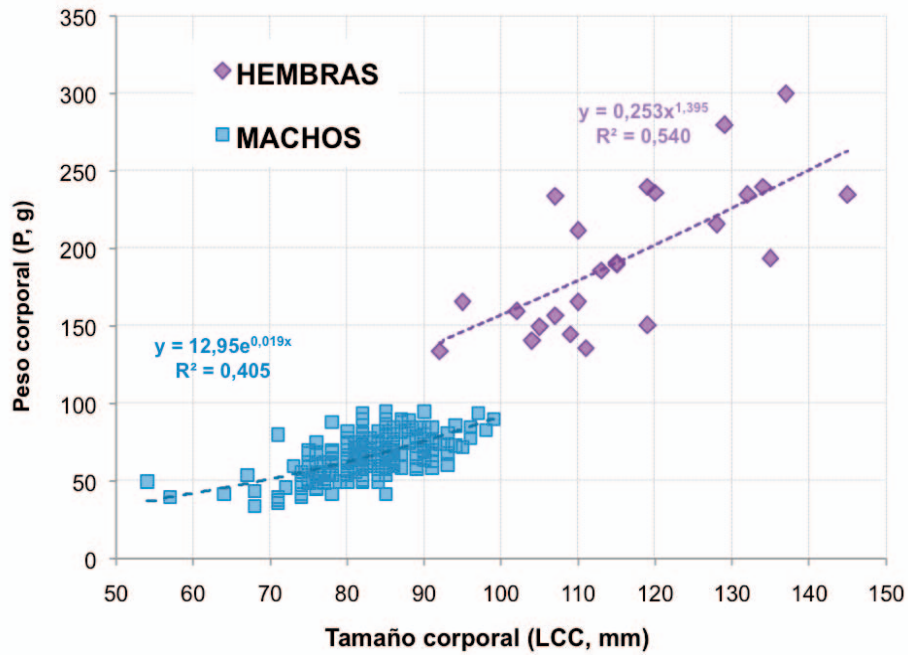


Figura 8.34 Relación potencial positiva entre ambas variables biométricas distribuida por sexos para los sapos de Laguna de Peces.

8.3.2.6 Comparativa de los parámetros biométricos en ambos periodos de trabajo en Sanabria.

A lo largo del estudio se realizaron capturas de sapos comunes para su medición y pesado durante dos periodos distintos, a lo largo de casi dos décadas. En la Figura 8.35 se presenta una comparativa gráfica de los datos de longitud y peso para ambos sexos en estos dos grupos de datos separados unos 15 años. Aun teniendo una cierta reserva por el escaso tamaño de muestra recogido en 2014 se aprecian diferencias aparentes en cuanto al tamaño y peso de los sapos.

En el caso de los machos se encontraron tallas de 82,3 mm (\pm 8,8%) en el primer periodo y sensiblemente menores en el segundo (81,1 mm \pm 9,7%). La reducción promediada por lo tanto supone una tasa de 98,6% de talla y 94,5% de peso en el segundo periodo respecto al primero. Para el caso de las hembras este cambio supone tener el 95,5% de la talla y el 89,5% en el peso en las medidas de 2014 con respecto a las del periodo 1995-99.

8.3.2.7 Estudio biométrico de los amplexus en laguna de Peces.

Se ha separado el grupo de datos referidos a ejemplares de ambos sexos medidos y pesados en condiciones de amplexus. En la gráfica de cajas de la Figura 8.35_C se presentan los resultados promedio tanto para talla (LCC) como para peso (P) para ejemplares encontrados formando parejas reproductoras, 21 amplexus, comparados con los promedios encontrados en ambos periodos de trabajo. Se seleccionaron además los datos de los años 1997-98 en función de la mayor cantidad de amplexus localizados en ellos, con respecto a los demás años del primer periodo de estudio (1995-2000) en los que no fue posible encontrarlos (ver Apartado 8.3.2.2).

Las diferencias en cuanto a los machos fueron más relevantes para el peso que para la talla (Figura 8.35), con ejemplares en amplexus que pesaron 61,0 g (\pm 15%), lo que supone que los sapos medidos

▷ ANFIBIOS

en los amplexus pesan un 10,5% menos que el promedio general. En el caso de las hembras el peso de las integrantes de los amplexus (191,1 g \pm 28%) resultó mucho mayor que el encontrado en 2014 (174 g \pm 13,8%); si bien hay que destacar el escaso tamaño de la muestra.

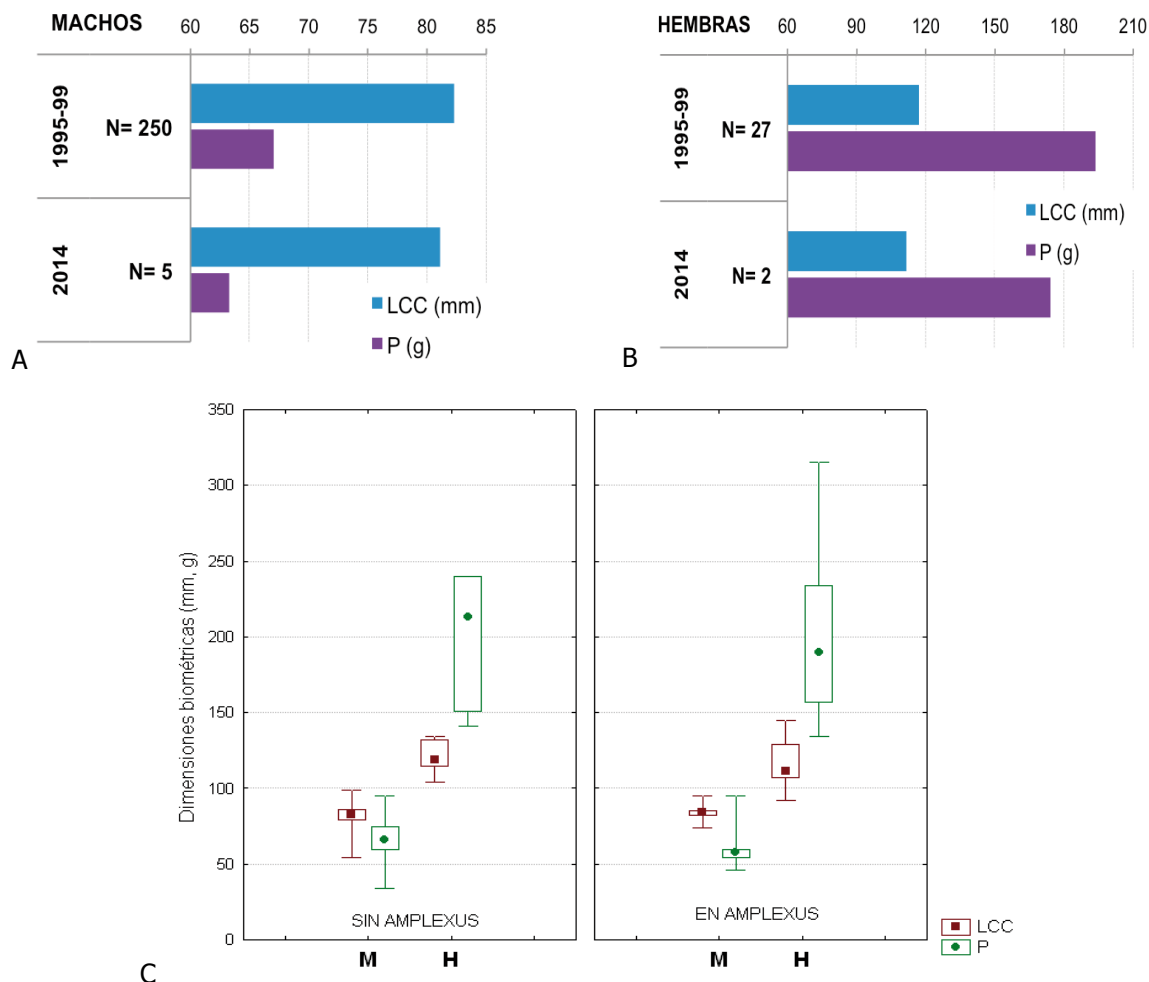


Figura 8.35 Valores promedio de ambas variables biométricas en ambos periodos de trabajo en Laguna de Peces. Se indica el tamaño de muestra (N). (C) Comparativas de pesos y tallas de los sapos en ambos periodos y para los ejemplares encontrados formando parejas reproductoras (dcha) en Laguna de Peces.

En el conjunto de la muestra los machos en amplexus mostraron una mayor talla y menor peso que el promedio de toda la población, y las hembras mostraron ligeras bajas en ambos parámetros para los ejemplares encontrados formando este abrazo reproductivo.

8.3.2.8 Índices de condición de los sapos comunes en laguna de Peces.

A través de los índices de los índices de estandarización de masa se puede relacionar el estado de condición de los ejemplares capturados y estimar indirectamente, y de forma sencilla y no invasiva, su estado de condición.

De esta manera se define como Índice Corporal de Masa (ICM) y de Masa Estandarizada (K de Fulton) la relación cúbica entre las dimensiones máximas corporales (LCC en el caso de los anfibios) en milímetros y la potencia del peso (P, en gramos) mediante las siguientes ecuaciones:

$$\cdot \text{ICM} = [P / (\text{LCC})^2] * 10^3$$

$$\cdot K_{\text{Fulton}} = [P / (\text{LCC})^3] * 10^5$$

La relación entre la talla, en general las dimensiones corporales, y el peso de los sapos es un indicativo indirecto de la proximidad o no del individuo a su potencial reproductor; ya sea por la talla que presenta para poder luchar por las hembras de los amplexus (en el caso de los machos), o bien por la capacidad de producir cordones de huevos que una hembra que ha adquirido con respecto a su peso óptimo a través de una buena alimentación. Aspectos íntimamente relacionados en estos animales poiquiloterms que pasan gran parte del año en inactividad.

En la Figura 8.36 se muestran los resultados del análisis temporal del promedio calculado para los ejemplares capturados en ambos periodo de trabajo. Se encontraron diferencias en ICM y K_{Fulton} para los machos a lo largo del tiempo, pero en especial con respecto a los que estaban formando amplexus. En ambos casos los promedios calculados para los ejemplares de 1997-98 fueron mayores. Mientras que los resultados de las hembras con respecto a K_{Fulton} mostraron una tendencia inversa, ya que parece aumentar en 2014 respecto al anterior periodo, y también respecto al valor promedio de las que se encontraban formando amplexus.

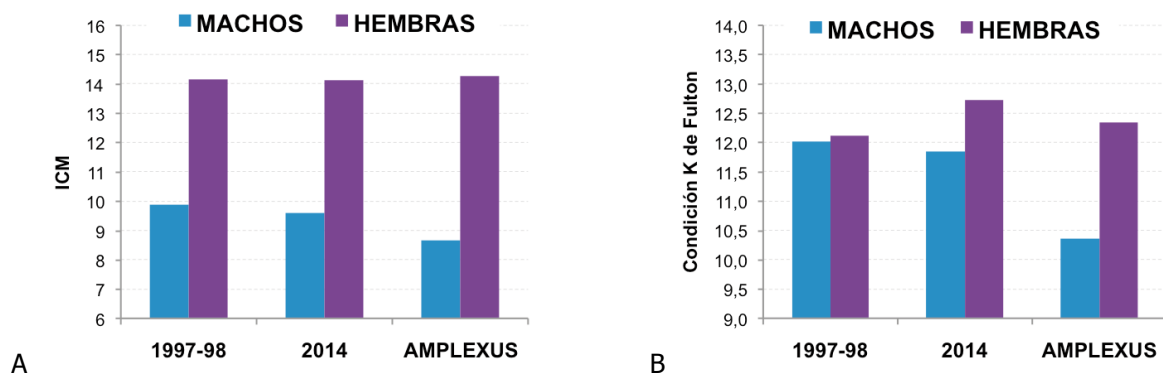


Figura 8.36 Valores promedio, repartidos por sexos, de los índices de condición corporal calculados para los sapos comunes de Laguna de Peces.

La evolución de estos índices en Peces y en la Laguna Grande de Gredos se presenta en el Apartado 8.7.4.

8.3.2.9 Periodos de actividad de los sapos comunes en laguna de Peces.

Existen numerosos trabajos que relacionan la actividad de los sapos con las condiciones ambientales, en especial la temperatura y la humedad (Frazer 1966, Fretey 1975, Campeny y Montori 1985). Lizana (1990) además una gran relación también con la presencia / ausencia de viento en las horas de crepúsculo, cuando mayor es la actividad de los animales.

Beebee (1986) señala que el límite inferior de temperatura que permiten la actividad estaría entre 0 y 4°C para los sapos del género *Bufo*, lo que en principio limita su periodo de actividad (reproducción + alimentación) en las zonas de alta montaña a unos pocos meses; a diferencia de lo que sucede con las poblaciones de zonas bajas (Díaz-Paniagua 1992), donde el periodo de condiciones climáticas más

▷ ANFIBIOS

favorables es más amplio. Estas mismas premisas son señaladas por Fretey (1975) para los sapos comunes del Pirineo, y ampliadas para otras especies altimontanas como la rana bermeja en zonas alpinas por Balcells (1975).

Aunque no era objetivo esencial durante los itinerarios de recuento de sapos y localización de indicios de nutrias se realizó un sencillo seguimiento de las condiciones ambientales, y más en concreto de la temperatura del agua como factor desencadenante del inicio de la estación de reproducción de *Bufo spinosus* con la llegada masiva de machos a las orillas de la Laguna de Peces, y la subsiguiente llegada de las nutrias. En la Figura 8.37_A se presenta la evolución de este parámetro ambiental y la relación con la presencia de sapos activos en las orillas para dos años de muestreo en los que se obtuvieron suficientes registros. La actividad en esta laguna parece desencadenarse cuando la temperatura del agua alcanza un promedio de 6-8 °C, y la presencia masiva de sapos coincide con momentos en los que alcanza el intervalo 8-10 °C. Y en la Figura 8.37_B la relación de regresión no significativa por la dependencia entre ambas variables (test no paramétrico KS = 1:4,02 vs 2: 6,5 ; $p < ,05$ *).

A lo largo de los 5 años en los que se ha monitorizado intensamente la población de sapos en esta zona en ningún caso se han encontrado ejemplares durante las fechas del invierno, ni en febrero ni en marzo. Por lo que podría función en la laguna, en relación con su altitud y el rigor climático (, un amplio periodo de hibernación de los adultos alejados de la laguna. Lugares de refugio en los que podrían permanecer desde finalizado septiembre (en el Apartado 0.1, Tabla A2 y en los Anexos A2.5-6 se presentan datos de las estaciones meteorológicas de referencia para esta laguna) fechas en las que se han observado los últimos machos activos en tierra) hasta ese momento de la primavera en que se inicia la freza, coincidiendo con Lizana (1990) y Ortíz-Santaliestra (2002) para poblaciones de alta montaña en Gredos.

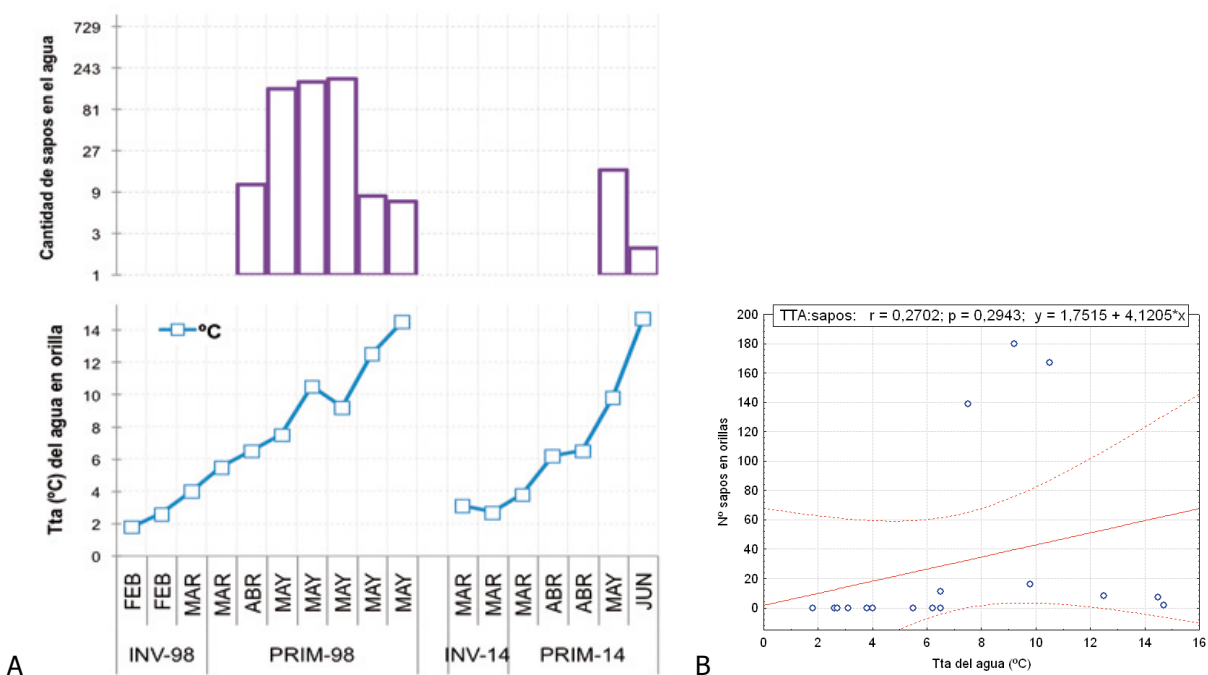


Figura 8.37 Relación entre la temperatura del agua en la Laguna de Peces y la cantidad de sapos (escala logarítmica) encontrados activos en sus orillas para dos de los años del estudio. (Atención diferentes escalas)

8.3.3 ESTIMACIÓN EN EL PERIODO REPRODUCTIVO DE LA POBLACIÓN DE *BUFO SPINOSUS* POR EL MÉTODO DE TAXIADO (TRANSECTOS).

Para poder estimar las poblaciones de anfibios residentes en los humedales, dada su importancia en la ecología trófica de *Lutra lutra* (ver más adelante Apartado 10, Parte III), se procedió a estimar cuantitativamente su presencia durante el periodo reproductor primaveral en las orillas de varios ecosistemas. En el caso de la laguna de los Peces se prestó además especial atención a estimar la cantidad de sapos comunes presentes en las orillas como recurso trófico del mustélido en las épocas posteriores al deshielo.

Para estimar la densidad de ejemplares en las noches de la estación reproductora de los sapos se emplearon dos técnicas: mediante el transecto perimetral del humedal o taxiado, y también mediante el empleo de técnicas de cálculo de tamaño de poblaciones mediante la captura-marca y recaptura de ejemplares (ver en el siguiente Apartado 8.3.4).

Los itinerarios de censo mediante transectos están basados en el conteo de ejemplares a lo largo de un recorrido a través del área de estudio, en este caso de todo el perímetro de la laguna de Peces. Con esta técnica el observador avanza por el perímetro lacustre y detecta a los animales y asume que la probabilidad de detección es función de la distancia entre ambos. Por lo tanto la densidad vendría definida por el cociente $D' = n / (2 L \hat{a})$, donde n es el recuento de ejemplares a lo largo de la distancia L y \hat{a} es un estadístico relacionado con la probabilidad de detección de los animales (detectabilidad) en el área estudiada.

En el supuesto de que podamos acotar perfectamente la banda en la que vamos a contar los animales y que podamos ver todos ellos por igual hablamos de un tipo de itinerario de censo especial llamado "taxiado". Entonces podemos relacionar la superficie que estudiamos en detalle (ancho de visión, W) con la detección de los ejemplares y la ecuación se simplifica como $D' = n / (2 L W)$ y de esta forma se simplifican notablemente los cálculos en el sentido indicado por Eberhardt (1978) en el diseño de estas técnicas.

En nuestro caso la anchura W fue estimada como óptima en torno a 5 m desde la línea de costa de la laguna, dadas las limitaciones impuestas por la visión nocturna con linternas de mano, el avance del operario con vadeador por dentro del agua, el movimiento frenético de los machos en pleno frenesí reproductor y que la refracción de la luz en la superficie de la lámina acuática no permite observar sapos sumergidos más allá de esa distancia. Además asumimos una variación en las premisas del método ya que el investigador no avanza por el centro de la banda de recuento, sino por uno de los bordes y únicamente se recuentan sapos dentro del agua. Sin embargo como se ha descrito antes el 73% de los sapos contactados se encontraban a menos de 1 m de la orilla, por lo que se puede asumir en este caso la asimetría en la banda de recuento. Como en todos los taxiaos se perimetró el total de la laguna L : 1.630 m y W : 5 m en cada uno de los censos, podemos asumir una densidad estimada en cada itinerario de $D' = n / 8,15$ sapos/m² en las orillas.

La población de sapos comunes se ha estudiado durante 17 jornadas nocturnas repartidas a lo largo de 7 periodos de reproducción anual, tal y como ya se indicó anteriormente. Se realizaron estos itinerarios

▷ ANFIBIOS

para el taxiado de la población desde el mismo momento del inicio de la fusión de la nieve, en general desde finales de marzo pero con grandes variaciones según el año, y se aumentó su intensidad en las semanas de mayor frecuentación de sapos en las orillas. Se consideran los datos válidos para únicamente 5 años del total estudiado, ya que en 1996 y 1999 no se detectaron suficientes ejemplares como para considerarse los datos; y aunque en el año 2000 sólo se realizó un transecto si que se consiguió ajustar dentro del periodo de máxima afluencia de machos a las orillas.

Además en los años 1999 y 2014, con dos noches de censado válidas cada una, se han mantenido los datos a pesar del bajo número de contactos. Las 17 noches de transectos se repartieron como sigue: 1995 (4), 1997 (4), 1998 (4), 1999 (2), 2000 (1) y 2014 (2); y los resultados de los recuentos se presentan en la Tabla 8.13.

NOCHE	1995	1997	1998	1999	2000	2014
1	10	311	145	7	69	14
2	14	135	149	7		1
3	97	10	19			
4	12	8	11			

Tabla 8.13 Número de sapos recontados en los itinerarios de censado nocturnos en cada uno de los años de estudio. En todos los casos los datos se corresponden con un recorrido completo del perímetro de la Laguna de Peces (D: 1.630 m).

La estimación de D' para todas las noches de transectos resultó de gran dispersión en los datos, debido a las diferencias en la fenología de cada año y en las variaciones diarias de cantidad de sapos que se encuentran en las orillas durante la estación de reproducción. Además se produjo un tercer factor que interfiere en la fortaleza de los cálculos, es la incidencia de la climatología en el momento del transecto. Se hicieron tanto lloviendo como no, y en diferentes épocas de la primavera lo que supone distintas temperaturas atmosféricas para el momento del trabajo, con valores incluso inferiores a 0 °C. Este factor se ha despreciado en el análisis aunque en realidad no fue evaluada su incidencia.

De este modo la densidad de sapos en los transectos resultó de entre 0,12 y 38,16 sapos/km de orilla de laguna, con una gran variación interanual de entre 0,86 y 14,26 sapos/km, teniendo en cuenta todos los días de trabajo (con presencia masiva y sin ella) de censado.

NOCHE	1995	1997	1998	2000	2014
1	1,23	38,16	17,79	8,47	1,72
2	1,72	16,56	18,28		0,12
3	11,90	1,23	2,33		
4	1,47	0,98	1,35		

Tabla 8.14 Valores de cálculo de densidad de población de sapos en las orillas durante las noches de reproducción en las que se hicieron los transectos de censado.

Dada la variación de resultados de recuento en función del día y año del muestreo se calculó la varianza en cada caso del estimador D' (y sus respectivos intervalos de confianza) mediante dos métodos complementario descritos por (Burnham 1978, en Tellería 1986): estima directa y método "jackknife" de Miller 1974. En el primer caso se debe asumir la premisa de que en los recorridos se han contactado más de 25 animales, por lo que no pudo ser aplicado en varios de los itinerarios de censado.

La estimación directa de $Var(D')$ se realizó mediante la ecuación $Var(D') = \sum_{i,R} l_i (D'_i - D')^2 / (L(R-1))$ y por el método jackknife con esta otra: $Var(D') = \sum_{i,R} l_i (D''_i - D'_j)^2 / (L(R-1))$, donde $D''_i = (L D' - (L - l_i)D'_i) / l_i$, y $D'_j = \sum_{i,R} (l_i D''_i) / L$. Es decir que D''_i es la estima de densidad a partir de todos los datos menos los del itinerario i. Siendo en todos los casos L la suma de distancias l_i recorridas en cada uno de los i itinerarios. Ver más detalles en Tellería (1986).

Dada la disparidad de los datos obtenidos se calculó el intervalo de confianza para D' (mín. – máx.) como estimador a partir de la fórmula $(D \pm t_{0,05} \sqrt{Var(D')})$ y el error estándar como $ES(D') = \sqrt{Var(D')}$.

	recuentos de sapos / m ² (densidad D)			varianza estimada D'	intervalo de confianza D'		
	promedio	mediana	rango		min	max	ES
1995 (r = 4)	4,08	1,60	1,23 - 11,90	3,34	0,16	6,53	1,83
1997 (r = 4)	14,23	8,90	0,98 - 38,16	13,96	10,78	17,14	3,74
1998 (r = 4)	9,94	10,06	1,35 - 18,28	18,62	15,44	21,80	4,31
2000 (r = 1)	8,47	8,47	-	8,47	4,17	12,77	2,91
2014 (r = 2)	0,92	0,92	0,12 - 1,72	0,92	0,00	5,22	0,96

Tabla 8.15 Cálculos de los valores promedio de densidad (y su dispersión) de sapos en la Laguna de Peces.

Según este método a lo largo de los periodos de estudio se encontraron estimas de población y densidades en los tramos de censo muy variables y parece que dependientes de la cantidad de noches de trabajo (Figura 8.38). Quizá este relación entre los resultados y el número de repeticiones tenga también que ver con la mayor probabilidad de acertar a realizar los censos durante las mejores noches de ese periodo reproductor, y no con una mayor precisión basada en un número mayor de repeticiones del trabajo.

Aunque es un aspecto que no ha podido ser contrastado podría estar basado en la aleatoriedad del suceso de freza masiva, que Lizana (1990) encuentra como muy corto en Laguna Grandes, ya que las hembras permanecen en promedio menos de 3 días en la masa de agua.

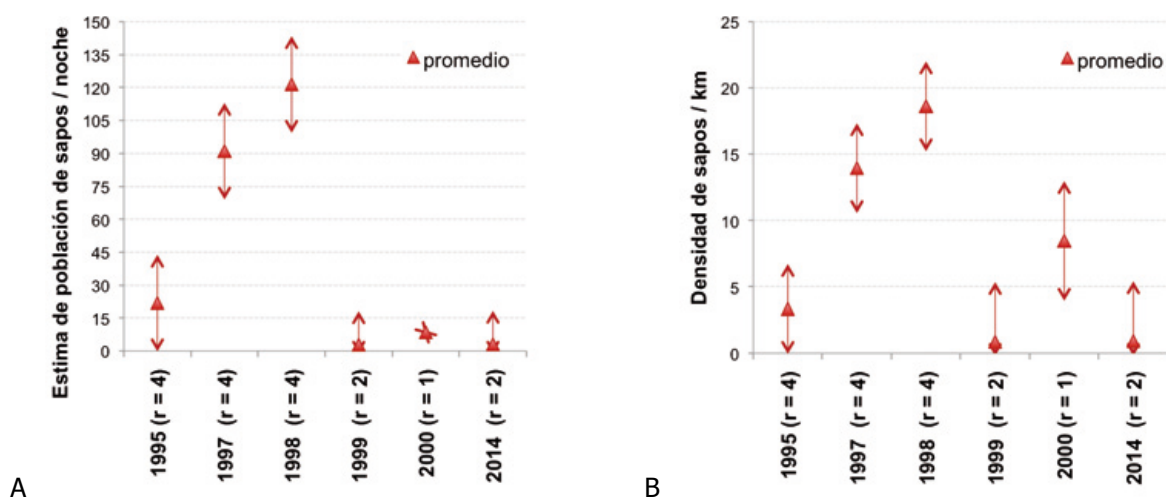


Figura 8.38 Estimaciones de censo total de la población (A) reproductora en las orillas del ecosistema y densidad de sapos en las orillas (B) para los años de trabajo en Laguna de Peces.

8.3.4 ESTIMAS DE POBLACIÓN DE *BUFO SPINOSUS* EN EL PERIODO DE REPRODUCCIÓN POR EL MÉTODO DE CAPTURA Y RECAPTURA DE EJEMPLARES.

Con el objeto de conocer la población total de sapos comunes residente en la laguna se procedió durante la época reproductora del año 1997 al marcado de ejemplares recogidos en las orillas, para estimar el conjunto poblacional mediante técnicas de censo de captura y recapturas sucesivas con reemplazamiento de todos los individuos manipulados, que en ningún caso representó el total de los ejemplares avistados esa noche. Se realizó en pleno periodo de freza de los sapos con densidades muy grandes de machos en las orillas, y también sobre amplexus formados. No se produjo ninguna incidencia mortal durante el proceso de captura manual y marcaje, de manera que todos los ejemplares fueron de nuevo liberados a la laguna.

En este sentido cabe resaltar que mientras se procedió a la técnica de censado la población de sapos en las orillas estuvo sometida a la pérdida incontrolada de ejemplares por su principal predador en esta laguna, las nutrias. Por lo tanto los cálculos deben ser adaptados para poder dimensionar este factor que no permitió cumplir la condicionalidad de población cerrada en la estima de densidad y debe ser calculada para una población evidentemente abierta (por movimientos de migración y por depredación). En concreto, durante las fechas elegidas para el censo (del 10 de abril al 5 de mayo) se produjo la muerte de 214 sapos, un 67% del total recontado esos días.

Se marcaron con la técnica de Martof (1953) en total 174 machos y 12 hembras (razón 14,5:1 M:H) durante 4 sesiones nocturnas, según se detalla en la siguiente Tabla 8.16. Como se puede observar la incidencia de la depredación de los sapos resultó de una magnitud muy similar a los ejemplares que se liberaron marcados cada noche.

Si bien dada la técnica utilizada no se pudo comprobar la cantidad de sapos marcados que fueron comidos por las nutrias, ya que en muchos casos los pedazos resultantes del desollado quedan separados del resto del cuerpo, así como porque las marcas en los dedos de las patas traseras apenas pueden ser monitorizados ya que son consumidas en casi todos los casos.

AÑO 1997	SAPOS		SAPOS MARCADOS		SAPOS DEPREDADOS
	CAPTURADOS	MACHOS	HEMBRAS	SUMA	
d0: 07-abr	0				4
d1: 10-abr	333	75	11	86 (25,8%)	88
d2: 15-abr	137	80	1	81 (59,1%)	103
d3: 21-abr	11	11	0	11	10
d4: 02-may	8	8	0	8	9
suma:	488	174	12	186	214

Tabla 8.16 Cantidades de sapos marcados y recapturados en las sesiones de censo poblacional en 1997, así como impacto en las mismas noches de la depredación por *L. lutra*.

Posteriormente en días no consecutivos se procedió a la recaptura de los sapos marcados en las orillas de la laguna con el mismo procedimiento. En el caso de capturar sapos que no estaban marcados se procedió a su marcaje con una señal diferente e identificadora de las sucesivas sesiones.

Como se muestra en la Tabla 8.17 la tasa de recaptura de los sucesivos marcajes fue muy reducida, apenas del 10%; y en ningún caso se consiguió re-capturar ejemplares de tres fechas anteriores, ni el 2 de mayo ni tampoco el 6 de junio.

AÑO 1997	SAPOS MARCADOS DÍA 1 M	RECAPTURA DÍA 2 m1	RECAPTURA DÍA 3 m2	RECAPTURA DÍA 4 m3
d1: 10-abr	86	-	-	-
d2: 15-abr	81	9 (10,5%)	2 (2,5%)	-
d3: 21-abr	11	5 (5,8%)	1 (1,2%)	1 (9,0%)
d4: 02-may	8	1 (1,7%)	0	0
d5: 06-jun	0	0	0	0
suma:	186	15	3	1

Tabla 8.17 Resultados de las sucesivas recapturas de sapos marcados los días indicados.

8.3.4.1 Estimaciones de población de *Bufo spinosus* con métodos de una sola recaptura (3 días de muestreo)

Si realizamos los cálculos por métodos que exigen una única recaptura de los ejemplares como los que se indican a continuación se debe cumplir que la población es cerrada; es decir que el tamaño poblacional no varía, por efecto de la realización del propio censo u otras terceras causas. Sin embargo en las condiciones encontradas en la laguna de Peces, y aun realizando las operaciones de captura y marcaje de los sapos con total efectividad y nula mortalidad artificial, el hecho de ser predados masivamente por las nutrias durante esas mismas noches produce una alteración de las condiciones metodológicas del proceso de difícil cuantificación sobre los resultados.

Se utilizaron dos métodos habituales en este tipo de técnicas, y según la notación habitual en estos cálculos:

N1: tamaño poblacional estimado en el tiempo 1

M: tamaño subpoblacional capturado para ser marcado en el tiempo 1

n: tamaño subpoblacional capturado en el tiempo 2

m: número de individuos recapturados que fueron marcados en tiempo 1

- Método de LINCOLN (PETERSEN 1896): $N1 = (M * n) / m$
- Método de CHAPMAN (para cifras bajas y $m > 7$): $((M+1)*(n+1) / m) - 1$

Los cálculos para la temporada de reproducción en 1997 son los que se presentan en la Tabla 8.18.

método Petersen	Día	M	m1	m2	censo de sapos		ES	método Chapman	Día	censo de sapos		ES
	d1	86	-	-	N1	774	243		d1	N1	793	189,6
	d2	81	9	-	N2	297	285					
	d3	11	5	3								

Tabla 8.18. Resultados de los cálculos de censo poblacional con las metodologías descritas.

Utilizando ambos métodos los cálculos son de la misma magnitud, la población de sapos en las orillas esa noche estaría formada por unos 775-800 sapos \pm 32%. Mediante estos dos métodos se obtienen por lo tanto datos de censo poco consolidados en los preceptos metodológicos que para los que fueron

▷ ANFIBIOS

diseñados, y con amplio error en la estimación de los promedios, de manera que se considera que no deben ser tenidos en cuenta.

8.3.4.2 Estimaciones de población de *Bufo spinosus* con métodos de varias recapturas (4 días de muestreo o más) para poblaciones abiertas.

Por el contrario, y siguiendo las recomendaciones de Tellería (1986), los cálculos bajo condiciones de poblaciones abiertas deberían ser de mayor exactitud, ya que las frecuencias de recaptura en las condiciones experimentales impuestas no se puede asumir bajo ningún concepto que la población de sapos sea cerrada durante el trabajo de campo. Tanto por efecto de la depredación continuada por las nutrias como por el hecho de que las capturas no se hicieron en un reducido espacio temporal que minimice los cambios por migración de ejemplares.

Por lo tanto los cálculos válidos de población operativa de sapos en periodo reproductor en Laguna de Peces, y en las fechas indicadas en la Tabla 8.16, se procede a estimar a partir de los siguientes tres métodos. Todos iseados para casos de poblaciones abiertas:

1/ Método de CORMACK-JOLLY-SEBER : $N' = n_i * (z_i * r_i * n_i) / (y_i * m_i)$

El método de C-J-S (en Krebs 2014) es uno de los más utilizados y posee diversas premisas obligatorias para poder ser aplicado, que restringen su uso al tipo de muestreo utilizado y los datos obtenidos, pero que pueden ser asumidas en este estudio. En concreto, según Greenwood y Robinson (2006) serían : cada individuo tiene la misma posibilidad de ser capturado, esté o no marcado; el marcaje no influye en la supervivencia de los ejemplares, las marcas no se pierden ni provocan mayor capturabilidad de los ejemplares que las portan; y finalmente, el periodo de muestreo es despreciable en relación a los intervalos del muestreo. Según la notación habitual en estos cálculos tenemos que:

n_i : tamaño subpoblacional capturado para ser marcado en el tiempo i
 r_i : tamaño subpoblacional capturado y liberado con marcas en el tiempo i
 j_i : individuos capturados y marcados en j
 m_i : suma de recapturados
 y_i : individuos que son recapturados de los marcados en i
 z_i : recapturas del tiempo anterior i

Método Jolly-Seber	Día	n_i	r_i	j_1	j_2	j_3	m_i	y_i	z_i	tamaño de la población
	d1	311	86	-	-	-	-	9	-	
	d2	137	81	9	-	-	9	3	13	N'_2 : 5.480 sapos
	d3	10	11	3	2	-	5	1	4	ES(N'_2):
	d4	8	8	2	0	0	2		1	

Tabla 8.19. Resultados de los cálculos de censo poblacional con la metodología descrita.

Tellería (1986) propone para este método aplicar la siguiente fórmula para conocer el error estándar (ES) del cálculo y así extrapolar un intervalo de confianza de los valores de población.

$$ES(N'_2) = \sqrt{[N'_i (N'_i - n_i) * X]}, \text{ siendo } X = [(M' - m_i + r_i)/M'] * ((1/y_i) - (1/r_i)) + (1/m_i) - (1/n_i)$$

Por lo tanto los cálculos de población operativa, con un intervalo de confianza ($N' \pm ES$), de entre 1.697 y 9.264 sapos comunes.

2/ Método de TRIPLE CATCH (Bailey 1951) : $N'_2 = (M'_1 * n_2) / m_{12}$

Este método BTC es el más universalmente utilizado por su simplicidad, aunque como fuerte condicionante posee baja precisión para cálculos hechos con menos de 20 ejemplares marcados; caso para el que se debe hacer una corrección (ver más adelante).

Según la notación habitual en estos cálculos se denominan:

tiempo	animales marcados	animales examinados	recapturas de M ₁	recapturas de M ₂
1	M ₁	-	-	-
2	M ₂	n ₂	m ₁₂	-
3	-	n ₃	m ₁₃	m ₂₃

En el proceso para calcular el valor de población total suponemos la pérdida de ejemplares (población abierta) casi constante en el tiempo, y entonces tenemos que $M'_1 = (M_2 * m_{13}) / m_{23}$; y por lo tanto se estima $N'_2 = (M_2 * m_{13} * n_2) / (m_{12} - m_{23})$.

Para este caso de muy escasas recapturas del volumen global marcado Southwood 1978 (en Tellería 1986) propone la siguiente corrección: $dN'_2 = (M_2 * m_{13} * (n_2 + 1)) / (m_{12} + 1) * (m_{23} + 1)$,

con un error estándar de:

$$ES(N'_2) = \sqrt{[(N'_2)^2 - X]}, \text{ siendo } X = [M_2^2 * (n_2 + 1) * (n_2 + 2) * (m_{13} - 1) * m_{13} / (m_{12} + 1) * (m_{12} + 2) * (m_{23} + 1) * (m_{23} + 2)].$$

Por lo tanto, los cálculos para la matriz son los siguientes:

Método Triple-catch	Día	N	M _i	captura de marcados n _{1i}	re-captura de marcados m _{1i}	re-captura de marcados m _{2i}	tamaño de la población	
	1	311	86	-	-	-	-	
2	137	81	9	1	-	-	dN' ₂ :	1.661 sapos
3	11	10	5	1	1	1	ES(N' ₂):	N.S.

Tabla 8.20 Resultados de los cálculos de censo poblacional con la metodología descrita y la corrección adecuada (dN'₂), debido al escaso porcentaje de las recapturas.

Con este método BTC se calcula una población operativa en torno a unos 2.795 sapos comunes, pero no es posible su intervalo de confianza ya que los valores de recapturas sucesivas son inferiores a 2.

3/ Método de MANLY-PARR : $N' = r1 (a2 + ab) / ab$

Este método MP se ha utilizado ya que es más sensible a pequeños tamaños de muestra para censos de 3 muestreos como el método de triple captura (BTC de Bailey), y además se comporta mejor a la naturaleza de los datos no procedentes de días consecutivos, que las otras propuestas para muestreos múltiples extendidos en el tiempo y con recapturas de días consecutivos (Blower *et al.* 1981, Krebs 1999, 2014).

Sin embargo Begon (1979, en Fernandez 1995) comprueba que es poco fiable para poblaciones en las que se captura para su marcaje menos del 40% de los ejemplares totales.

▷ ANFIBIOS

Según los datos obtenidos en la Laguna de Peces se construye la matriz de factores:

Método Manly-Parr	DÍA	ri	a1	a2	ab	tamaño de la población
	d1	86	-	-	-	
	d2	81	9	1	-	
	d3	11	-	5	1	N': 3.870 sapos

Tabla 8.21 Resultados de los cálculos de censo poblacional con la metodología descrita.

Como se indicó en la Tabla 8.16 la proporción de sapos marcados sobre los capturados en las orillas durante los 2 transectos de mayor abundancia representaron entre el 26 y el 59%; por lo tanto con una gran probabilidad hay que suponer que no se hizo el marcaje de al menos el 40% de los ejemplares que se encontraban en la laguna durante aquellas noches, y por lo tanto se debe utilizar el siguiente algoritmo de corrección (Krebs 2014):

$dN' = \ln(N_i) + \ln\left[\frac{1 - (p_i/2) + \sqrt{1 - p_i}}{2}\right]$, siendo $p_i = n_i / N_i$ donde:

$$T_i(\hat{N}_i) = \log_e(\hat{N}_i) + \log_e\left[\frac{1 - (p_i/2) + \sqrt{1 - p_i}}{2}\right]$$

N_i : tamaño de la población en tiempo i

n_i : total de individuos capturados en i , $n_i = m_i + u_i$

Y como estimador de la varianza del parámetro (Krebs 1989, en Francini 2010) se propone:

$ES(dN') = \left[\left(\frac{M_i - r_i + s_i + 1}{M_i + 1}\right) * \left(\frac{1}{R_i + 1} - \frac{1}{S_i + 1}\right) + \left(\frac{1}{m_i + 1} - \frac{1}{n_i + 1}\right)\right]$, donde:

$$\hat{\text{Var}}[T_i(\hat{N}_i)] = \left(\frac{\hat{M}_i - m_i + s_i + 1}{\hat{M}_i + 1}\right) \left(\frac{1}{R_i + 1} - \frac{1}{S_i + 1}\right) + \frac{1}{m_i + 1} - \frac{1}{n_i + 1}$$

M_i : proporción de la población que está marcada, siendo $M_i = [(s_i + 1) * Z_i / R_i + 1] + m_i$

Z_i : número de individuos marcados antes de la muestra i , no atrapado en la muestra i , pero

atrapado en alguna muestra después de la muestra i

m_i : total de individuos marcados capturados en i

u_i : total de individuos marcados capturados en i

n_i : total de individuos capturados en i , $n_i = m_i + u_i$

R_i : total de individuos marcados y capturados más tarde

s_i : total de individuos capturados, marcados y liberados en i

Los cálculos para el intervalo de confianza Francini (2010) propone una manera asimétrica (distribución no gaussiana de los datos de probabilidad de población) de la siguiente forma:

I.C. = $[N' - (1,6 * ES(N'))] - [N' + (2,4 * ES(N'))]$.

Resumiendo todos estos cálculos en un intervalo de tamaño de población promediada de los valores de 1997 de: 3.570 ± 2.770 sapos comunes. No se ha podido comprobar posibles cambios en 2014, ya que no se detectaron suficientes ejemplares para desarrollar la metodología (ver más atrás) de manera que la cifra del único censo y su gran imprecisión no permite obtener conclusiones definitivas sobre el poblamiento de esta especie en la laguna, aunque ya se han expuesto anteriormente datos de menor abundancia en los transectos.

8.3.5 POBLACIÓN DE *PELOPHYLAX PEREZI* EN LA LAGUNA DE LOS PECES DURANTE LA ESTACIÓN DE FREZA DE LOS SAPOS COMUNES.

La rana verde común (*Pper*, *Pelophylax perezi*) es el segundo anfibio en importancia cuantitativa, y en biomasa, en esta laguna. A lo largo de los dos periodos de muestreo se hicieron 31 transectos de recuento de ranas por el perímetro de la misma (orilla y una banda visual de 3 m en el agua). Además de esta especie en los transectos se recontaron en las inmediaciones de la línea de costa de la laguna demás las ranas patilargas (*Ribe*, *Rana iberica*) que comparten nichos tróficos y de refugio con las verdes.

En total se recontaron 332 ranas, de las cuales 303 fueron verdes, en estos transectos realizados durante la época de freza de los sapos comunes. La mayoría de los contactos fueron con ejemplares adultos, representando los juveniles el 23,4% en el caso de *P. perezi* y el 58,6% para *R. iberica* (Tabla 8.22). De la segunda especie únicamente se detectó 1 amplexus, y un total de 5 para las ranas verdes. Aunque no se hizo un trabajo específico para su localización en las condiciones y lugares de la laguna más adecuados y los datos representan más bien hallazgos fortuitos.

	Adultos	Juveniles	amplexus	SUMA TOTAL	frecuencia (contactos/transecto)
<i>Pper</i>	222	71	5	303	9,7
<i>Ribe</i>	10	17	1	29	0,94
<i>suma:</i>	232	88	6	332	
1995-99 (27 transectos)	194	76	6	276	10,2
2014 (4 transectos)	38	12	0	50	12,5

Tabla 8.22 Recuentos de ranas verdes comunes y ranas patilargas los días en los que se hizo el trabajo de censado de sapos comunes en la Laguna de Peces.

En el primer periodo de trabajo se consiguieron 276 citas del total de 332 (el 68%), con un valor máximo de 45 ranas verdes adultas en la orilla por transecto. En 2014 se recogieron en 4 transectos 50 citas (ningún amplexus) con un máximo de 23 ranas verdes adultas el 16 de abril.

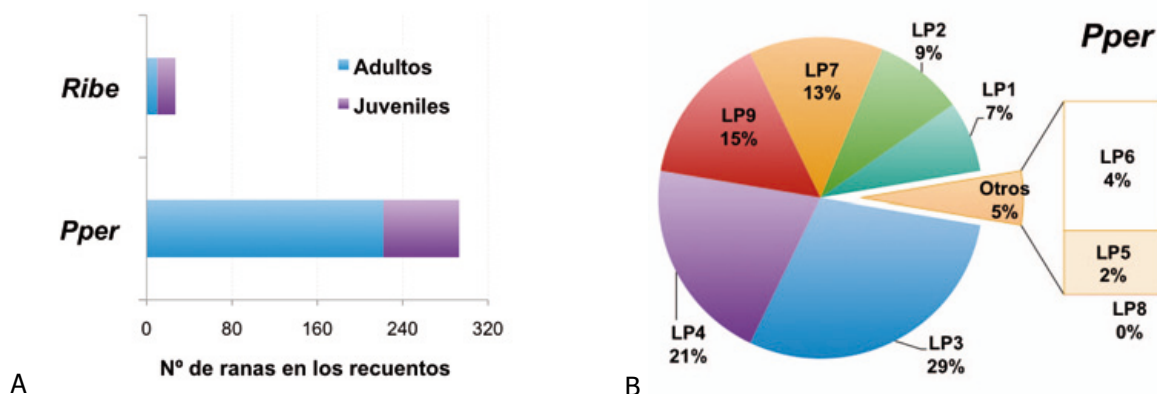


Figura 8.39 Números absolutos (A) de ranas patilargas (*Ribe*) y verdes comunes (*Pper*) en los recuentos y tramos (B) en los que fueron encontradas.

Estos resultados muestran como las orillas de la laguna, muy pobladas de vegetación macrofítica sumergida y con abundante pastizal en las orillas cuando tuvieron lugar los recuentos (máxima capacidad de la cubeta).

▷ ANFIBIOS

No existe en ningún punto cobertura de sombra por arbustos sobre la orilla y las zonas de piedras emergentes y de gravas gordas en zonas someras son escasas. Por lo tanto parecen darse unas condiciones potenciales más óptimas para las ranas verdes que para las patilargas.

8.3.5.1 Dominancia en las poblaciones de ranas.

Se desconoce el efecto que puede producir la marcada estacionalidad de la lámina de agua de este humedal artificial, gestionado con objetivos de suministro de caudal de agua a la población de Vigo de Sanabria, ya que durante el verano su nivel se reduce mucho en el momento en que las larvas aun no han completado sus metamorfosis. Y en todo caso la mayoría de los años en el mes de septiembre se reduce a una pequeña charca con gran cantidad de vegetación sumergida y de bermejuelas, con una condiciones que no son muy propicias para la salida del agua de las ranas patilargas juveniles, y algo más para los de rana verde.

Con los datos recopilados se puede establecer un reparto poblacional por clases de edad muy distinto entre ambas especies. En el caso de las ranas verdes durante la primavera y el deshielo (época de freza de los sapos comunes) su población está compuesta mayoritariamente por adultos (> 75%), mientras que en el caso de las ranas patilargas los juveniles suponen casi el 60% de los efectivos en esos momentos (Figura 8.40).

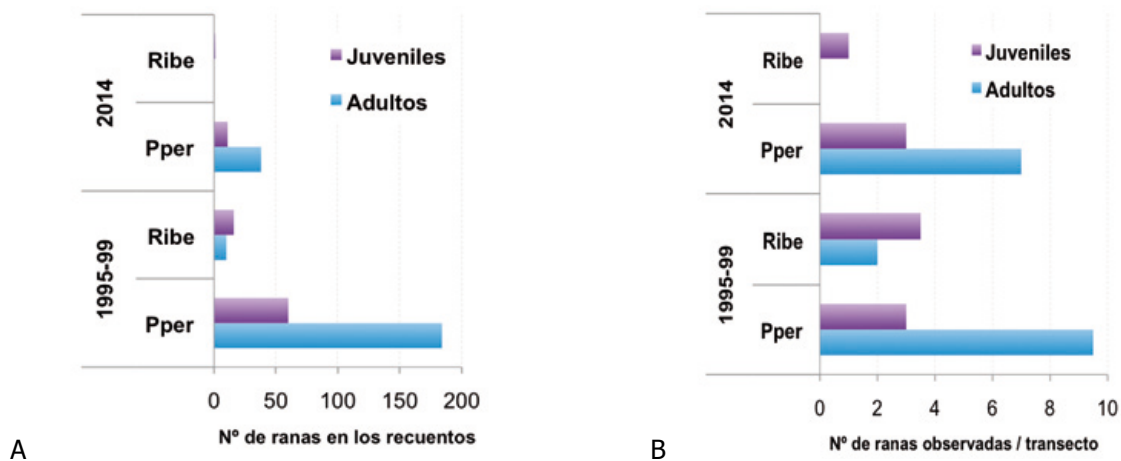


Figura 8.40 Reparto según su estadio de maduración de las dos especies de ranas encontradas en la Laguna de Peces, a lo largo de las dos épocas de muestreo.

Apenas se detectaron amplexus de ranas durante los transectos de recuento, para ninguna de las dos especies; y en ningún caso se pudo observar uno de tipo múltiple como se señala en Ayres (2008) para *Rana iberica*.

Aunque sí se pudo observar el día 23 de mayo de 1996 un amplexus interespecífico de un macho de *Bufo spinosus* sobre una hembra de *Pelophylax perezi* muerta, correspondiente a un comportamiento necrófilo de tipo "Davian behaviour" (Ayres 2010).

8.3.6 ANÁLISIS DE LA EVOLUCIÓN EN LAS COMUNIDADES DE ANFIBIOS EN LA LAGUNA DE LOS PECES Y SU ENTORNO A LO LARGO DE CASI DOS DÉCADAS.

Dado que se afrontaron los objetivos de presencia de nutrias y comunidades anfibios en Sierra Segundera y Cabrera en dos periodos de estudio separados unos 15 años se utiliza dicho periodo para hacer una comparativa de la evolución de las comunidades de anfibios a través de cambios en la dominancia de rana verde vs patilarga; ya que algunos factores de cambio local y otros globales parece que están favoreciendo a una sobre la otra. Son por lo tanto sensores de la evolución del ecosistema en las últimas dos décadas de la Laguna de Peces y el fondo del valle en un perímetro alrededor de la masa de agua en la que se reproducen o/y viven.

8.3.6.1 Cambios de dominancia en las comunidades de anfibios en las orillas de la laguna de Peces.

A lo largo de los periodos de estudio, extendidos durante casi dos décadas, se han apreciado cambios en la composición de las poblaciones de anfibios encontradas en los recuentos de perimetración de la laguna. Por un lado cambios de tipo cualitativo, ya que las ranas verdes se han hecho más dominantes a lo largo de este tiempo en una percepción aparente; y por otro lado de tipo cuantitativo, ya que en los recuentos de sapos comunes y ranas patilargas en 2014 se contabilizaron muchos menos ejemplares de ambas especies.

En concreto los cambios parecen haberse producido en dos sentidos. Por un lado en cuanto al número total de anfibios que habitan en las orillas, y en otro sentido en cuanto a la proporcionalidad de cada una de las poblaciones específicas. En la Figura 8.41 se muestra le evolución de la relación entre los recuentos de las tres especies en función del esfuerzo de muestreo.

En referencia al primer aspecto se evalúa en los siguientes apartados el cambio aparente de cantidad de ranas vs sapos (a favor de las primeras) y también la dominancia que parece haber consolidado la rana verde común en la comunidad, muy probablemente debida a cambios importantes en la ecología de la masa de agua (estado trófico) que condicionan a las especies de menor tolerancia, y hayan favorecido a la de mayor euroicidad. En concreto se ha encontrado un cambio en la dominancia de 17 veces inferior el número de sapos y seis veces mayor el de ranas en 2014 frente al promedio 1995-00 (Figura 8.41_B).

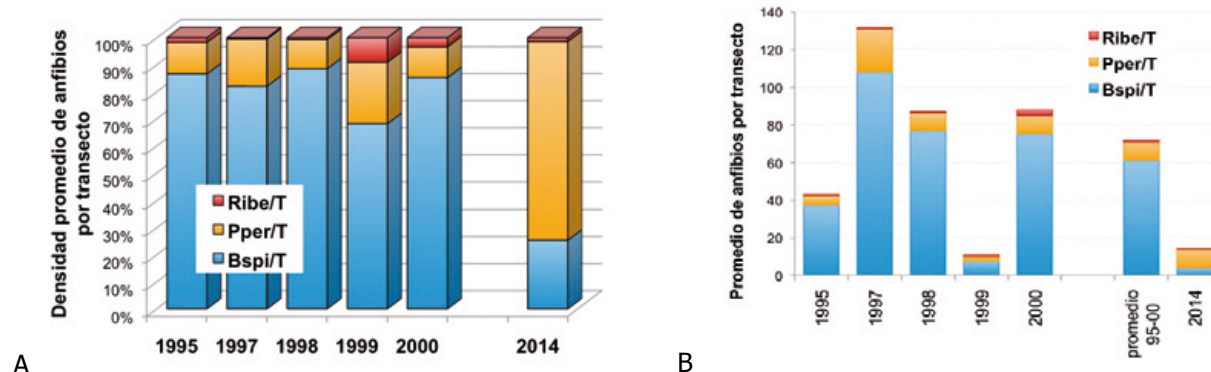


Figura 8.41 Cambios en la proporcionalidad relativa de cada una de las tres especies de anuros de Laguna de Peces importantes para las nutrias según los recuentos primaverales realizados en los años señalados. (Ribe: *Rana iberica*, Pper: *Pelophylax perezi*; Bspi: *Bufo spinosus*)

▷ ANFIBIOS

Desconocemos si en el periodo estival ha habido además algún tipo de dominancia en las poblaciones de los anfibios presentes en ese momento en la laguna ya que únicamente se realizaron trabajos de censado de especies durante la temporada primaveral, coincidiendo con el periodo de reproducción de los sapos comunes. Siendo esta especie además de presencia muy poco relevante en el borde de las masas de agua el resto del año en todos los humedales estudiados en Sanabria (ver datos en Apartado 8.5).

La duración del periodo en que se encuentran sapos comunes en las orillas de la Laguna de Peces resultó muy variable inter-anualmente, y también en cuanto a los momentos de inicio de la llegada de machos al agua, y también en cuanto al tiempo de residencia de los últimos machos en el interior de la masa de agua tras la freza. En la Figura 8.42 se muestra la variabilidad de los datos para los recuentos mensuales de las tres especies, separados por quincenas, desde finales de marzo a finales de junio. Antes y después de esas fechas no se encontraron ejemplares de esta especie activos dentro del agua.

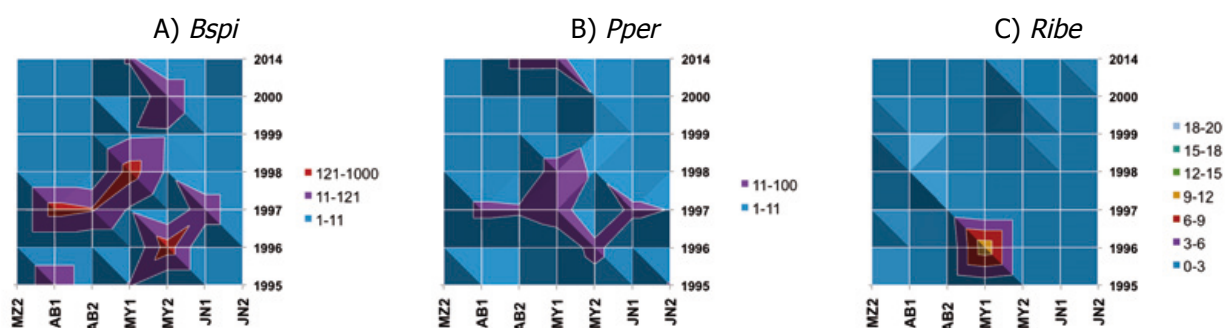


Figura 8.42 Variaciones a lo largo del periodo primaveral de los recuentos (datos quincenales) de sapos comunes (A), ranas verdes (B) y ranas patilargas (C) encontradas en los periodos de estudio en Laguna de Peces. (Atención diferentes escalas en los colores y abreviaturas como en la Figura 8.41)

Durante el inicio del verano únicamente se pudo contactar con ejemplares juveniles con un cierto grado de actividad, aunque siempre escondidos bajo piedras, huecos, ramas u otros refugios similares. Siendo los ejemplares neonatos más abundantes en la banda árida de la laguna y su entorno más próximo, y algo más desarrollados los ejemplares que se localizaron en zonas más retiradas (menos de 500 m del borde habitual). Para las otras dos especies los periodos de recuentos estuvieron sometidos a la presencia o ausencia de los sapos comunes, de manera que puede que no sean tan representativas para sus respectivos ciclos vitales.

Aunque en general se acoplan bastante bien, con un cierto retraso secuencial, a los inicios del periodo de actividad vegetal en la laguna, tras completarse el deshielo. El orden secuencial siempre ha sido: Bspi → Ribe → Pper; siendo además la última especie la que más tiempo de periodo de reproducción utiliza (machos con callosidades). Parece que con frecuencia llega hasta el inicio del verano.

Con respecto al posible declive poblacional de los sapos comunes (Bspi) en esta laguna se recogen en la Figura 8.43 los datos de evolución de los censos promedio, agrupados en tres intervalos temporales, que muestran una relación muy significativa entre los valores de densidad estandarizada y las casi dos décadas de estudio de la laguna. Mostrándose los datos de 2014 muy inferiores a los que se pudieron tomar en los años de inicio del trabajo.

Sin embargo para las dos especies de ranas los datos resultaron mucho más variables y no mostraron resultados de regresión significativa entre ellas para ninguna. De hecho las ranas verdes (Pper) parecen tener ciclos de mayor y menor abundancia relativa en los muestreos según los años. Las diferentes escalas verticales nos informan sobre la proporcionalidad e importancia cuantitativa de cada una de las especies en las comunidades litorales durante la época en que se hicieron los censos.

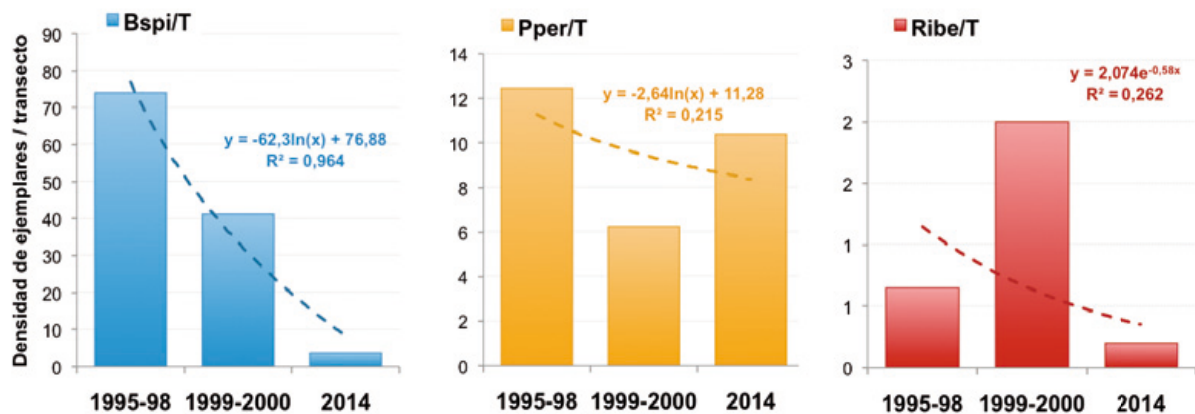


Figura 8.43 Tendencias poblacionales de las tres especies de anuros, en función de los datos de densidad en cada transecto, en periodos temporales agrupados. (Atención diferentes escalas verticales y abreviaturas como en la Figura 8.41)

8.3.6.2 Censos de ranas pardas y ranas verdes en el Arroyo del Fuego.

El desagüe del muelo de la Laguna de Peces se produce hacia el Arroyo del Fuego, y por lo tanto el régimen de flujo controlado por la función de suministro de agua controla la cantidad de agua que lleva a lo largo del año, además de los aportes naturales por escorrentía durante las épocas lluviosas en las laderas del enclave de Estallarabos.

La zona del arroyo que se estudió en detalle se encuentra en las inmediaciones de la presa, justo aguas debajo de la masa lacustre. El tramo posee una longitud de algo más de 1 km (ver Figura 8.45) en la que atraviesa un desnivel altitudinal de unos 90 m, entre las cotas 1.692 y 1.600 msn. Se trata de un pequeño arroyo meandriforme que atraviesa el fondo de un profundo valle glaciar y que está ocupado por hábitats de naturaleza turbosa dominados por cárices y esfagnos (*Sphagnum compactum*, *S. subnitens* y otros), alternando con praderas herbosas (*Deschampsia flexuosa* y otras) y macollas de brezos húmedos (*Erica tetralix* y otros). En el tramo más meandriforme al arroyo forma una sucesión de pozas profundas donde encuentran refugio la mayoría de los anfibios.

La zona elegida es por lo tanto el tramo de conexión entre Laguna de Peces y el resto de la red hidrográfica de la subcuenca del río Forcadura. Tanto *Rana iberica* como *Pelophylax perezii* fueron localizadas en esta zona, y se planteó como objetivo censar la biomasa de este grupo como disponibilidad para las nutrias a través de la repetición primaveral de itinerarios de recuento por las orillas. Además de estas 2 especies, se detectó la presencia de los dos sapos presentes en la Alta Sierra de Sanabria; tanto el sapo común (*Bufo spinosus*) como el corredor (*Bufo calamita*), aunque ambas especies en muy poca cuantía (Tabla 8.23). No se encontraron urodelos durante los transectos, y en concordancia con las fechas de realización de los transectos tampoco se hallaron apenas puestas.

▷ ANFIBIOS

Se realizaron en total 4 itinerarios, tres realizados en el primer periodo de trabajo (años 1995, 97 y 98) y también en 2014. En este trabajo se obtuvieron 307 citas para las cuatro especies mencionadas anteriormente, siendo la mayoría de *P. perezii* (290 ranas verdes, el 94,5%) a pesar de la altitud y el clima oromediterráneo del valle colgado del Fuego.

C04_AYO DEL FUEGO	anfibios adultos			
	o juveniles	cantos	puestas	suma
<i>Bspi</i>	4	0	0	4
<i>Bcal</i>	0	0	1	1
<i>Ribe</i>	12	0	0	12
<i>Pper</i>	278	2	0	280
	294	2	1	297

Tabla 8.23. Cantidad de citas recogidas en el global del estudio a partir de todos los indicios de actividad de las cuatro especies de anuros presentes en el Arroyo del Fuego.

Los días 25/09/1997 y 10/06/2014 se realizaron recuentos completos y en las condiciones meteorológicas óptimas, de manera que pueden ser comparados para establecer una tendencia de población en ambas especies con un intervalo temporal importante de casi 2 décadas. A continuación se desglosan los resultados de estos recuentos. En 1997 se recontaron 149 individuos en 379 m de transecto, y en el año 2014 un total de 138 en 388 m (Tabla 8.24), lo que nos permite calcular unas densidades estandarizadas de 0,39 y 0,36 anfibios/T respectivamente. Valores totales muy similares por lo tanto para ambos años, lo que demuestra poca variación cuantitativa. Sin embargo teniendo en cuenta la información por separado de ambas especies obtenemos resultados de índole cualitativo relevantes (Figura 8.44).

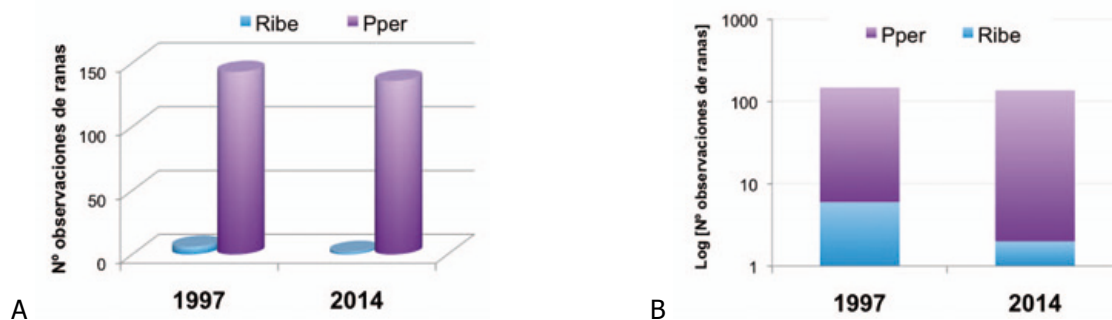


Figura 8.44 Datos de recuento de ejemplares de ambas especies en ambos censos. *Diferentes escalas verticales.*

C04_AYO FUEGO	1997			2014		
	adultos	juveniles	suma	adultos	juveniles	suma
<i>Bspi</i>	0	1	1	0	0	0
<i>Ribe</i>	4	2	6	1	1	2
<i>Pper</i>	52	91	142	95	41	136

Tabla 8.24. Cantidad de observaciones de anfibios adultos y juveniles recogidas en el arroyo del Fuego en los dos recuentos completos.

Se detectaron cambios en las poblaciones de estos batracios en el arroyo, dirigidos en dos sentidos. Uno cuantitativo porque se contaron menos ranas de ambas especies en 2014 que en 1997; y otro cualitativo ya que la proporción de ranas patilargas en 2014 fue aun menor que en 1997. En ambos periodos las

ranas verdes dominan claramente sobre las patilargas, pero la dominancia es mayor en 2014 (de ratio 23,7:1 a 68:1); es decir 2,87 veces más dominante. Además se observa que también cambia la dominancia en la distribución de las poblaciones a lo largo del gradiente del arroyo, lo que podría indicar también cambios en el reparto de lugares y recursos entre las dos especies de ranas.

En un análisis de tercer nivel además se aprecia como en reparto de las especies a lo largo del fondo del valle hay una mayor presencia de ranas verdes en las proximidades de la cabecera del arroyo (más cerca del muro de la presa de Peces), que antes ya que se concentraban sobre todo en la parte final del tramo, más cerca de la desembocadura en el arroyo de la Forcadura (Figura 8.45). En el Anexo A6.2.7 se presentan los datos desglosados de estos dos itinerarios, y en la siguiente Figura 8.45 se muestran los resultados por tramos de 50 m de longitud en el recorrido. Siendo el inicio (tramo 0 – 50 /35 m) el de cabecera del arroyo donde hay sustrato pedregoso y mayor pendiente (saltos y pozas).

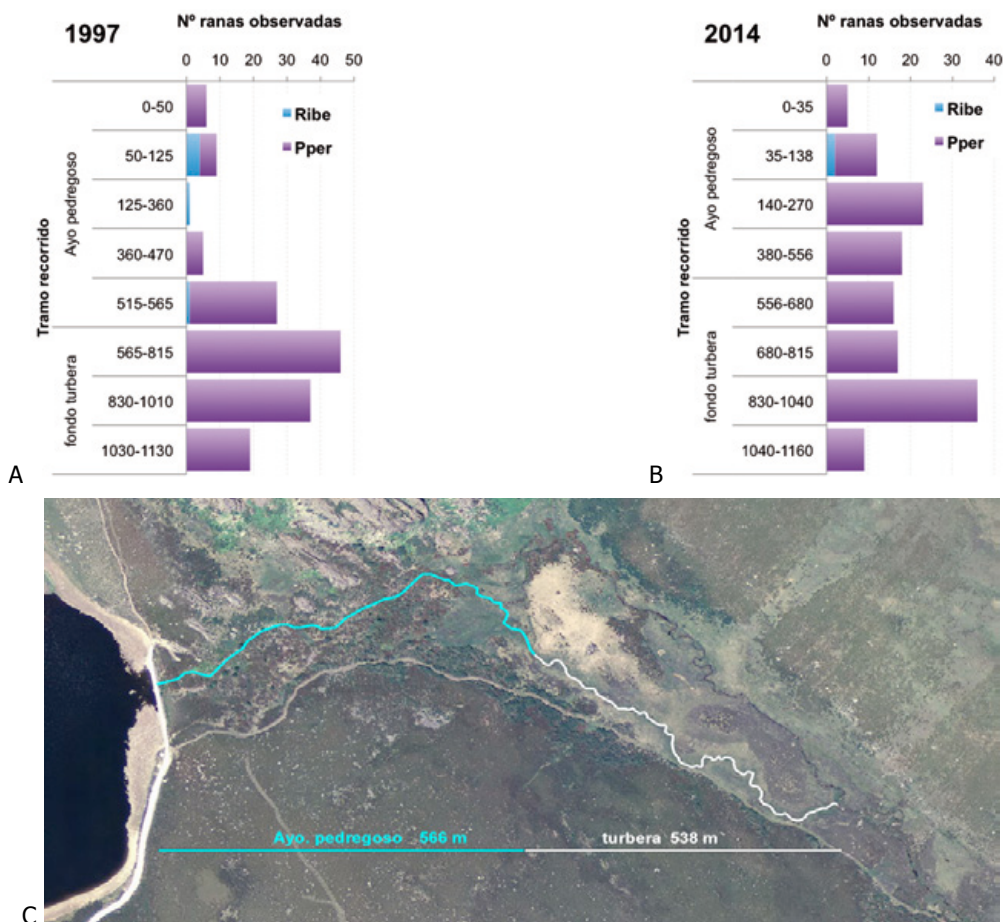


Figura 8.45 Cambios en los recuentos de las dos especies de ranas, en tramos de 50 m, en el itinerario de censo del Arroyo del Fuego.

Se puede deducir en el proceso una reducción del área preferencial de las ranas patilargas en el arroyo a lo largo de 17 años, ya que en 2014 las pocas patilargas observadas se concentraron únicamente en un tramo de cabecera, que es el que menores cambios parece hacer acumulado.

En el tramo de morfología de turbera las ranas verdes se han consolidado como la única especie presente, lo que podría relacionar la dinámica poblacional encontrada con cambios ecológicos inducidos por el manejo de la laguna o la conservación de las laderas.

▷ ANFIBIOS

8.4 POBLACIONES DE ANFIBIOS, ESPECIALMENTE *Pelophylax perezi*, EN LA LAGUNA DE SOTILLO.

En las orillas de la laguna de Sotillo se realizaron 9 itinerarios de perimetración completa del ecosistema entre 1995 y 2000, con el objetivo similar de poder conocer de forma estimativa el potencial como recurso que las poblaciones de anfibios ofrecen a las nutrias en este humedal. En ellos se obtuvieron 681 citas de anfibios, siendo la mayoría de observaciones realizadas sobre ranas verdes (*P. perezi*) adultas (Figura 8.46, Tabla 8.25).

En el caso de este humedal los itinerarios de recuento no se realizaron en sincronía total con el periodo reproductor de los sapos comunes, que por otra parte resultaron ser muy escasos en él (sólo representaron el 0,1% de las citas). Es resaltable que estos 9 itinerarios, realizados durante 4 años distintos, por las orillas no se pudo localizar ninguna puesta de las cuatro especies de anuros que allí viven.

S05_Laguna Sotillo	anfibios adultos o juveniles	cantos	puestas	suma
URODELOS				
<i>Lbos</i>	5		0	5
ANUROS				
<i>Aobs</i>	0	1	0	1
<i>Bspi</i>	3	0	0	3
<i>Ribe</i>	8	0	0	8
<i>Pper</i>	662	2	0	664

Tabla 8.25. Cantidad de citas recogidas en el periodo 1995-99 a partir de todos los indicios de actividad de las especies presentes en la laguna de Sotillo.

Por lo tanto la dominancia aparente que la presencia de ranas verdes ofreció desde el primer momento de trabajo en las orillas de esta laguna represada, con un ciclo hidrológico muy modificado, se reflejó a través de los trabajo de censo de anfibios. De los 678 anfibios localizados únicamente 16 no eran ranas verdes comunes (el 1,9%, Figura 8.46_B).

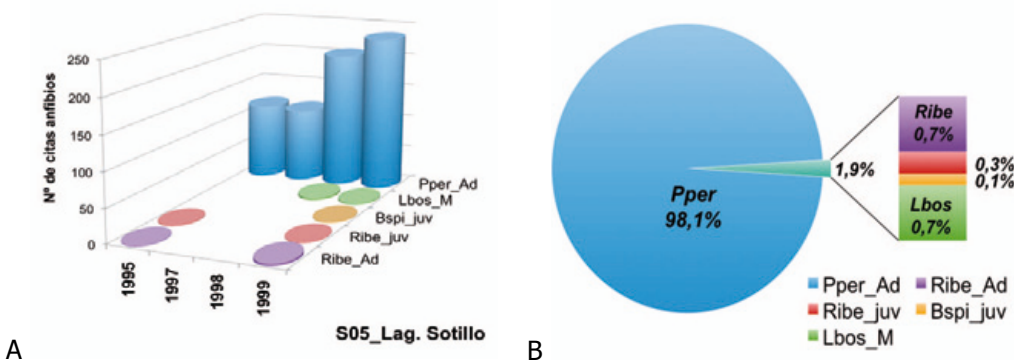


Figura 8.46 Cantidad de citas de anfibios, en diversos estadios vitales encontradas en la Laguna de Sotillo.

Si bien se debe señalar que esta dominancia puede estar exagerada por la metodología empleada y las épocas de trabajo seleccionada parece que *Pelophylax perezi* alcanza en esta laguna su climax ecológico que le permite acaparar los recursos y hacerse especie dominante en la comunidad.

8.4.1 DATOS FENOLÓGICOS Y ECOLÓGICOS DE LOS ANFIBIOS EN LA LAGUNA DE SOTILLO.

Aunque no era uno de los objetivos esenciales en el estudio de las poblaciones de anfibios de las partes altas de la Sierra Segundera se refleja en la Tabla 8.26 el reparto de lo largo de las estaciones del año de los datos obtenidos sobre la fenología de las especies. Siendo el verano "sensu latum" la estación en la que más visitas de hicieron y en la que más variedad de datos se obtuvo.

S05_LAGUNA SOTILLO		INV		PRI		VER		
		DIC	ENE	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO
URODELOS	Tbos_M	■		■				
ANUROS	Aobs_cantos			■				
	Bspi_juv			■				
	Ribe_Ad					■		
	Ribe_juv			■	■	■	■	
	Pper_Ad			■	■	■	■	■
	Pper_cantos			■				■

Tabla 8.26 Reparto a lo largo de la estacionalidad de un año de los distintos indicios que han sido contabilizados en la laguna de Sotillo.

Tres de los recorridos se realizaron en época invernal, 4 para la época primaveral y estival y otros en el otoño. Por lo tanto a diferencia de la laguna de Peces en este humedal sí se hicieron itinerarios fuera del periodo reproductor de los anuros, aunque los resultados fuera de él resultaron nulos. Únicamente se obtuvieron datos de presencia de anfibios activos en los meses de mayo hasta agosto. Fueron los años de 1995, 1997, 1999 y 2000 en los que se obtuvieron buenos recuentos de ranas verdes en las orillas, mientras que de las demás especies apenas se recogieron citas (Tabla 8.25).

En relación con la posible distribución de las ranas verdes a lo largo del perímetro de la laguna (Figura 7.47) y la intensidad de marcaje de actividad de nutria en la misma durante la primavera y el verano obtuvieron resultados apenas concluyentes, dado que no se encontró una relación directa de esta intensidad con la mayor presencia de ranas en los tramos LS3 y LS5; tal y como sí se encontró para la mayor de presencia de sapos comunes en la laguna de los Peces (ver Apartado 4.2.3.2).

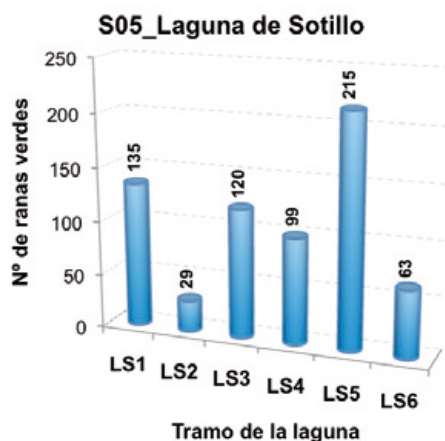


Figura 8.47 Reparto de las observaciones de ranas verdes a lo largo de los tramos de censo del perímetro lacustre.

8.5 POBLACIONES DE ANFIBIOS PRESA EN OTROS HUMEDALES DE SIERRA SEGUNDERA Y CABRERA.

Además del seguimiento más detallado que se hizo en los tres puntos de muestreo ya descritos se realizaron transectos y recorridos en otros medios acuáticos, naturales y artificiales, de la penillanura de Sierra Segundera y en la Sierra Cabrera para conocer las comunidades de anfibios.

8.5.1 LAGUNA VENTOSA.

En las orillas de la laguna Ventosa se realizaron 4 itinerarios de perimetración completa del ecosistema entre mayo y julio de 1998. En ellos se obtuvieron 29 citas de anfibios, siendo la mayoría de observaciones realizadas sobre ranas de S. Antonio (*H. molleri*) adultas y también puestas (Tabla 8.27).

C14_LAGUNA VENTOSA	anfibi- os adultos o juveniles	cantos	puestas	suma
URODELOS				
<i>Tmar</i>	2		0	2
ANUROS				
<i>Aobs</i>	0	2	0	2
<i>Bcal</i>	6		1	7
<i>Hmol</i>	3	0	9	12
<i>Ribe</i>	1	0	0	1
<i>Pper</i>	1	1	3	5

Tabla 8.27 Cantidad de citas recogidas, en el periodo 1998-99, de las especies presentes en esta laguna.

8.5.2 LAGUNA DE CUBILLAS.

En las orillas de la laguna de Cubillas, o de la Yegua, se realizaron 5 itinerarios de perimetración completa del ecosistema entre 1995 y 1999, y un último recorrido en abril de 2014. En ellos se obtuvieron un total de 86 citas de anfibios, siendo la mayoría de observaciones realizadas sobre sapos comunes (*B. spinosus*) adultos (Tabla 8.28).

C01_LAGUNA CUBILLAS	anfibi- os adultos o juveniles	cantos	puestas	suma
ANUROS				
<i>Aobs</i>	0	2	0	2
<i>Bcal</i>	1	0	0	1
<i>Bspi</i>	69	0	0	69
<i>Ribe</i>	2	0	0	2
<i>Pper</i>	10	2	0	12

Tabla 8.28 Cantidad de citas recogidas en el periodo 1995-99 de las especies presentes en la laguna de Cubillas.

8.5.3 LAGUNA DE TRUCHILLAS.

En las orillas de la laguna de Truchillas se realizaron 2 itinerarios de perimetración completa del ecosistema en el primer periodo de estudio 1995 y 1997, y un último en junio de 2014. En ellos se obtuvieron 93 citas de anfibios, siendo la mayoría de observaciones realizadas sobre ranas patilargas (*Rana iberica*) adultas y juveniles (Tabla 8.29).

C13_LAGUNA TRUCHILLAS	anfibios adultos o juveniles	cantos	puestas	suma
URODELOS				
<i>Lbos</i>	1		0	1
<i>Tmar</i>			0	1
ANUROS				
<i>Aobs</i>	0	1	0	1
<i>Bspi</i>	32	0	0	32
<i>Ribe</i>	39	0	3	42
<i>Pper</i>	14	2	0	16

Tabla 8.29 Cantidad de citas recogidas de las especies presentes en la laguna de Truchillas.

8.5.4 LAGUNA DE LACILLO.

En las orillas de la laguna de Lacillo se realizaron 3 itinerarios de perimetración completa del ecosistema entre 1997 y 1998. En ellos se obtuvieron 178 citas de anfibios, siendo la mayoría de observaciones realizadas sobre ranas verdes (*Pelophylax perezii*) adultas y juveniles (Tabla 8.30).

S13_LAGUNA LACILLO	anfibios adultos o juveniles	cantos	larvas / puestas	suma
URODELOS				
<i>Lbos</i>	1		2	3
ANUROS				
<i>Bspi</i>	34	0	0	34
<i>Ribe</i>	11	0	2	13
<i>Pper</i>	107	2	19	128

Tabla 8.30 Cantidad de citas, recogidas en el periodo 1995-98, de las especies presentes en la laguna y turbera de Lacillo.

8.5.5 EMBALSE DE PLAYA.

En las orillas del embalse de Playa se realizaron 2 itinerarios de perimetración completa del ecosistema en 1997 y 1998. En ellos se obtuvieron 18 citas de todos los indicios de actividad de los anfibios, siendo la mayoría de observaciones realizadas sobre ranas verdes (*P. perezii*) adultas y juveniles (Tabla 8.31).

S08_E. DE PLAYA	anfibios adultos o juveniles	cantos	puestas	suma
ANUROS				
<i>Bcal</i>	0	0	1	1
<i>Bspi</i>	5	0	0	5
<i>Ribe</i>	0	0	1	1
<i>Pper</i>	11	0	0	11

Tabla 8.31 Cantidad de citas, recogidas en el periodo 1997-98, de las especies presentes en el embalse de Playa.

8.5.6 LAGUNAS DE LA CLARA.

En las orillas de la Laguna de la Clara, y su turbera contigua, se realizaron 3 itinerarios de perimetración completa del ecosistema en 1997 y 1998. En ellos se obtuvieron 32 citas de anfibios, siendo la mayoría de observaciones realizadas sobre ranas verdes (*P. perezii*) adultas y juveniles (Tabla 8.32).

▷ ANFIBIOS

La zona denominada *La Clara* es un conjunto de valles poco profundos y humedales someros, junto con 2 grandes masas de agua, que vierten aguas hacia el río Segundera; y que tienen una especial relevancia en la conectividad de la red hidrográfica de esta parte de la Sierra. Además poseen hasta la actualidad un nivel de conservación superior en promedio al resto de la Sierra y un nivel de impactos por visitas y frecuentación de las personas y los rebaños sensiblemente inferior a otras zonas estudiadas (ver Apartado 4.2).

S09_LAGUNAS DE LA CLARA	anfibi- os adultos o juveniles	cantos	larvas o puestas	suma
URODELOS				
<i>Lbos</i>	0		2	2
ANUROS				
<i>Bcal</i>	0	0	1	1
<i>Bspi</i>	5	0	0	5
<i>Ribe</i>	0	0	1	1
<i>Pper</i>	11	0	0	11

Tabla 8.32 Cantidad de citas, recogidas en el periodo 1997-98, a partir de todos los indicios de actividad de las especies presentes en la laguna y turbera de La Clara.

Por ello tanto la laguna como la turbera de la Clara han sido objeto de algunos estudios limnológicos pormenorizados (Negro 2005), así como se ha estudiado en los últimos años la población de *Lissotriton boscai*. Una población que utiliza la estrategia de neotenia para conseguir que las fases larvarias ocupen la masa de agua durante un mayor periodo de tiempo.

Con ella consiguen en especial que pasen el invierno en las capas profundas de la laguna donde poseen unas condiciones ambientales estables y menos rigurosas que en superficie; y además un nivel de alimento constante, posiblemente basado en el consumo de plancton (Morales *et al.* 2011, 2013). No se ha podido comprobar en otras lagunas este comportamiento, ni para esta especie ni para otros urodelos, que aunque en escasa cuantía están presentes en las zonas más elevadas de estas montañas.

8.5.7 LAGUNATOS DE MAJADAVIEJA.

En las orillas de los meandros empozados del arroyo de Majadavieja se realizaron 2 itinerarios de recorrido completo del ecosistema en 1997 y 1998. En ellos se obtuvieron 14 citas de anfibios, siendo la mayoría de observaciones realizadas sobre ranas patilargas (*Rana iberica*) adultas y juveniles (Tabla 8.33).

S04_MAJADAVIEJA	anfibi- os adultos o juveniles	cantos	puestas	suma
ANUROS				
<i>Bcal</i>	1	0	0	1
<i>Bspi</i>	2	0	0	2
<i>Ribe</i>	4	0	5	9
<i>Pper</i>	1	1	0	2

Tabla 8.33 Cantidad de citas recogidas en el periodo 1997-98 de las especies presentes en los lagunatos de Majadavieja.

8.5.8 LAGUNA PEDRIÑA.

En las orillas de la laguna Pedriña se realizó un único itinerario de perimetración completa en 1997 del ecosistema. Se obtuvieron 14 citas de anfibios, siendo la mayoría de observaciones realizadas sobre ranas patilargas (*Rana iberica*), adultas y sus puestas (Tabla 8.34).

S17_LAGUNA PEDRIÑA	anfibios adultos o juveniles	cantos	puestas	suma
ANUROS				
<i>Bcal</i>	1	0	0	1
<i>Bspi</i>	2	0	0	2
<i>Ribe</i>	4	0	5	9
<i>Pper</i>	1	1	0	2

Tabla 8.34 Cantidad de citas recogidas en 1997 de las especies presentes en la laguna de La Pedriña.

8.5.9 EMBALSES DE PUENTE PORTO Y CÁRDENAS.

En las orillas de cada uno de estos embalses se realizó 1 itinerario de perimetración completa del ecosistema en 1997 y 1998, respectivamente. En el primero de ellos se obtuvieron 15 citas de anfibios y en segundo 97 citas, siendo la mayoría de observaciones realizadas sobre ranas verdes (*P. perezii*) adultas y juveniles (Tabla 8.35).

S02_E. CÁRDENAS	anfibios adultos o juveniles	cantos	puestas	suma
URODELOS				
<i>Lbos</i>	1			1
ANUROS				
<i>Bcal</i>	0	0	0	0
<i>Bspi</i>	0	0	0	0
<i>Ribe</i>	3	0	0	3
<i>Pper</i>	11	0	0	11
S23_E. PTE PORTO Y ARROYO DEL CASTILLÓN	anfibios adultos o juveniles	cantos	puestas	suma
<i>Aobs</i>	0	1	0	1
<i>Bcal</i>	0	0	0	0
<i>Bspi</i>	3	0	0	3
<i>Ribe</i>	12	0	1	13
<i>Pper</i>	79	1	0	80

Tabla 8.35 Cantidad de citas, recogidas en el periodo 1997-98, a partir de todos los indicios de actividad de las especies presentes en los embalses de Cárdenas y de Puente Porto, y los arroyos afluentes en su entorno.

8.6 ANÁLISIS MULTIFACTORIAL DE LAS POBLACIONES DE RANAS Y SAPOS EN SIERRA SEGUNDERA Y CABRERA EN RELACIÓN CON EL GRADIENTE ALTITUDINAL.

8.6.1. ANÁLISIS CUALITATIVO DE LAS COMUNIDADES.

En este apartado se realiza un análisis de los datos de presencia/ausencia de las especies (V: 8) encontradas en las orillas de los medios acuáticos (C: 13) de Sierra Segundera y Cabrera.

Para ello se utilizaron los datos de los transectos y todas las variables se transformaron mediante su logaritmo neperiano ($\ln+1$); para los cálculos del índice de similitud se utilizó como algoritmo de clasificación la distancia City-Block y se utilizó el método aglomerativo UPGMA. En la Figura 8.48 se presenta el dendrograma de análisis de similitudes entre los medios estudiados en Sierra Segundera y Cabrera, así como entre las especies que los habitan.

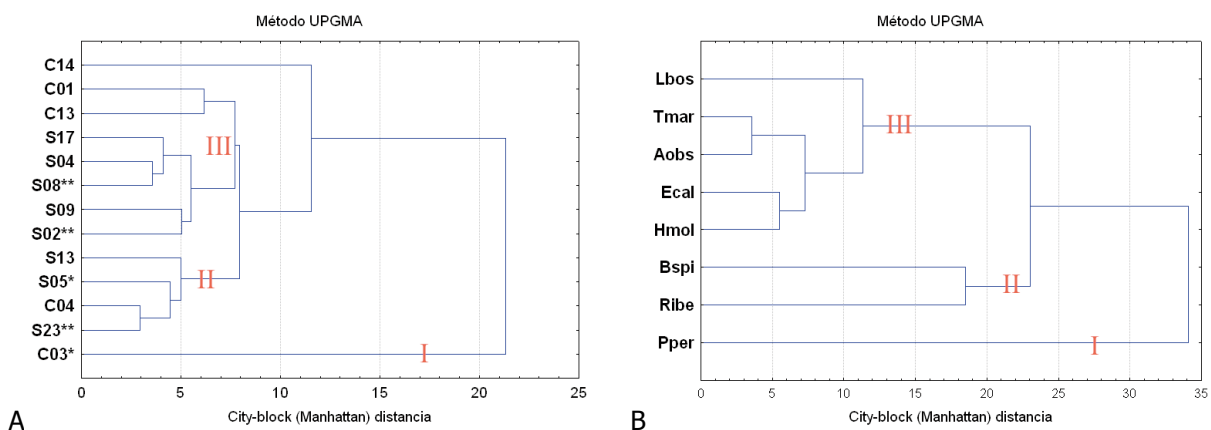


Figura 8.48. Análisis de agrupación por similitud de los medios acuáticos y de las comunidades de anfibios en la Sierra Segundera y Cabrera por medio de un diagrama de cladogramas. *: lagunas naturales represadas, **: embalses de alta montaña.

La similitud encontrada en la comunidad de anfibios permite agrupar los medios acuáticos en al menos tres grupos, formando la Laguna de Peces (C03) uno de los bloques o clados (I) dado que es el único ecosistema en el que se detectó la presencia de las 8 especies. Un segundo bloque (II) agrupa los medios de baja riqueza de especies, aunque como se analiza en el siguiente apartado sí presentaron buenas abundancias de ejemplares, basadas sobre todo en ranas verdes. El tercer clado del gráfico (III) permite agrupar los medios en los que se presentó un número de especies superior a 3 y su comunidad no estaba dominada numéricamente por las ranas verdes o los sapos comunes.

En cuanto a la composición específica de estas comunidades la presencia de poblaciones de rana patilarga y sapo común resultó habitual (clado II en Figura 8.48_B), mientras que las demás especies (clado III) se presentan alternativamente completando el listado de especies en función de las características particulares del medio. Por su parte la rana verde (clado I), dada su polivalencia ecológica y actual grado de expansión por los humedales ibéricos de montaña, presenta un amplio poblamiento a través de todo el gradiente ambiental y altitudinal de la penillanura de Sierra Segundera así como en las zonas altas de la Sierra Cabrera.

Para conocer las causas de la variabilidad de este conjunto de datos de 13 ecosistemas a lo largo del gradiente altitudinal se utilizó la técnica multivariante del análisis de componentes principales (ACP) para los valores de riqueza específica y la altitud en cada punto de muestreo. En el Anexo A6.2.3 se presentan los estadígrafos completos de esta técnica.

El análisis de componentes principales (ACP) que se presentan en la Figura 8.49 nos muestra una relación positiva con el vector de altitud de las comunidades basadas en la presencia habitual de sapos comunes, ranas verdes y ranas patilargas, mientras que las especies que se localizan en los medios de menor altitud, como el tritón ibérico (Lbos), se presentan en oposición a este vector.

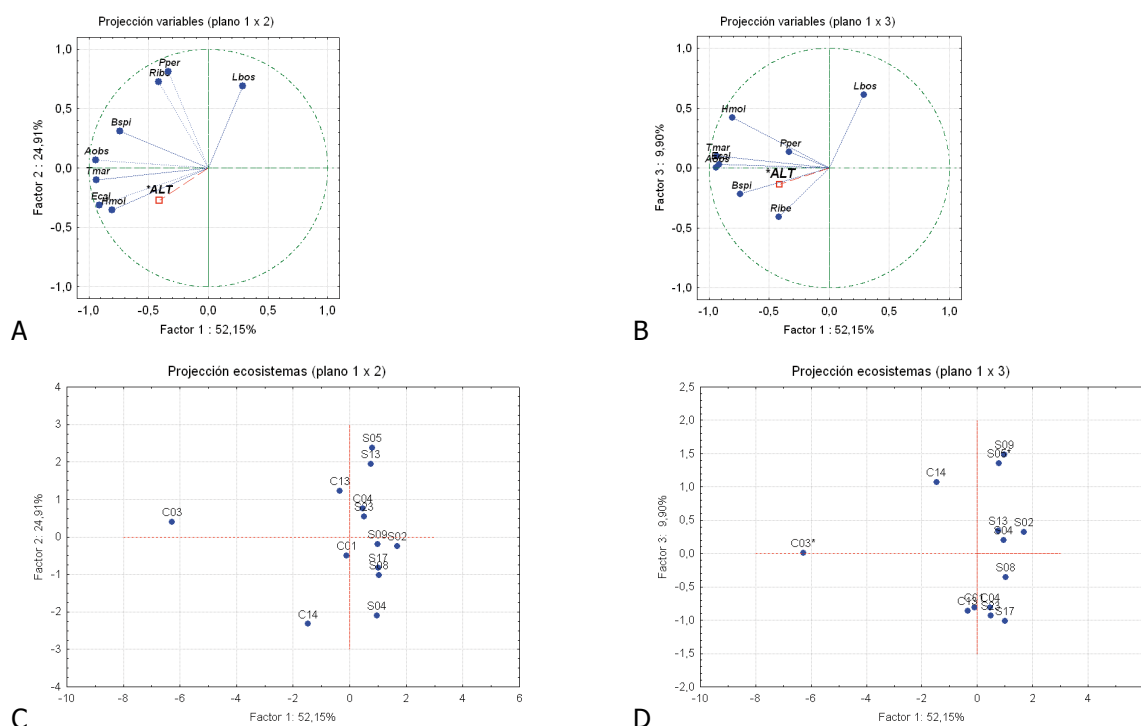


Figura 8.49 Representación en los planos principales (1/2, 1/3) de los valores del análisis de similitud de las comunidades de anfibios y los círculos de correlaciones del ACP.

La proyección de los medios acuáticos en el plano factorial principal (1/2) en torno al origen de coordenadas nos indica la escasa resolución del análisis (aunque absorben el 77% de la covarianza los dos primeros factores) para señalar singularidades en la composición entre las comunidades en función de su homogeneidad y la presencia compartida en gran cantidad de ellos de unas pocas especies.

La distribución de estas especies mostró una escasa correlación para su presencia simultánea en los humedales, y por lo tanto no podemos deducir un patrón claro de agrupamiento de los grupos de especies o de los medios acuáticos.

8.6.2. ANÁLISIS CUANTITATIVO DE LOS RECUENTOS DE EJEMPLARES.

En este apartado se realiza un análisis de los datos de abundancia de las tres especies (V: 3) principales encontradas en las orillas de los humedales de Sierra Segundera y Cabrera durante los recuentos de la época de deshielo; en concreto el sapo común (Bspi), la rana patilarga (Ribe) y la rana verde común (Pper).

▷ ANFIBIOS

Se realizó también un análisis de similitud de estos medios acuáticos (C: 13), en este caso en función de la abundancia de las tres especies en cada uno.

Para ello se utilizaron los datos de recuentos de ejemplares obtenidos en los itinerarios de censo (ver Apartado 8.3) y todas las variables se transformaron mediante su logaritmo neperiano; para los cálculos del índice de similitud se utilizó como algoritmo de clasificación la distancia euclídea y se utilizó el método aglomerativo UPGMA. En la Figura 8.50 se presenta el dendrograma de similitudes entre los medios estudiados y entre las variables.

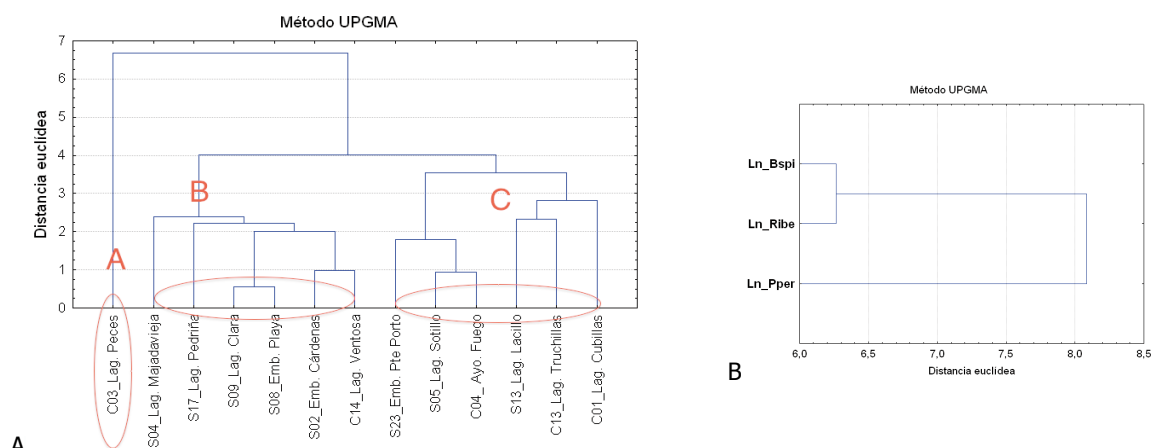


Figura 8.50 Análisis de agrupación por similitud de los medios acuáticos y de los recuentos de los tres principales anfibios presa de las nutrias por medio de un diagrama de clados.

Entre los medios (Figura 8.50_A) se puede observar claramente la formación de varios grupos o “clados” en función de la afinidad de los datos de recuentos de estos anfibios presa; por un lado Laguna de Peces (C03) forma una rama del gráfico de clados en función de la gran cantidad de sapos comunes recontados (clado A). Por otro lado el resto de los medios se dividen en dos grupos de afinidad, uno definido por la presencia de muchas ranas verdes y también muchos sapos (clado B) y otro definido por tener menos ranas verdes y sapos comunes con respecto a la cantidad de ranas patilargas encontradas (clado C).

Para conocer las causas de la variabilidad se utilizó como en el apartado anterior la técnica multivariante de ACP para los valores de recuento de las tres especies y la altitud en cada punto de muestreo. En el Anexo A6.2.3 se presentan los estadígrafos completos.

Como se puede observar en la Figura 8.51 el plano principal (1/2) de la representación del ACP absorbe más del 87% de la covarianza entre las variables, representando por lo tanto una muy buena disposición de los ecosistemas a través de sus distancias cuadráticas en grupos. La Laguna de Peces (C03) aparece de nuevo separada del resto de humedales, mientras que aquellos medios con censos abundantes de ranas verdes forman un grupo (B) en el tercer cuadrante. Los cuadrantes segundo y cuarto son ocupados por los humedales en los que se obtuvieron números de recuento más bajos (C), y en general son los más elevados.

En el plano 1/3 únicamente se aprecia con definición la separación de un grupo (D) de humedales de mayor altitud y diversidad en la comunidad batracológica ante la ausencia de ranas verdes y la preponderancia de las ranas patilargas (C13+S17).

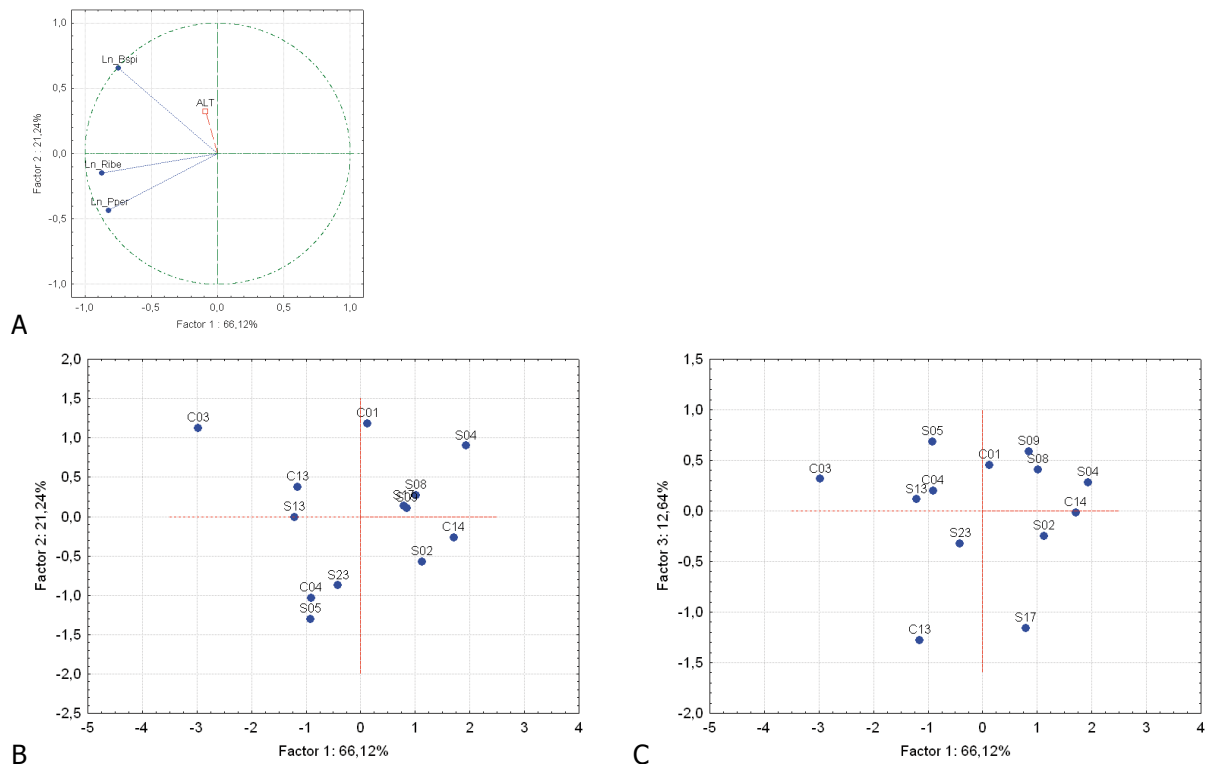


Figura 8.51 Representación en los planos principales (1/2, 1/3) de los valores del análisis de similitud de los censos de ranas y sapos y el círculo de correlaciones (A).

Los vectores LnBspi y ALT coinciden en el mismo sentido (Figura 8.51_A) y disponen en ese primer cuadrante del plano principal del ACP a los ecosistemas en los que más abundaron los sapos comunes, mientras que la mayor distancia del vector ALT se presenta con LnPper. Es por lo tanto aceptable la hipótesis de que las ranas verdes se distribuyen con menor prevalencia en los medios de más altitud en estas Sierras Segundera y Cabrera.

Conclusión que queda expresada mediante un gráfico ternario (Figura 8.52) de proporciones de los recuentos en el que se utiliza la altitud del medio como función de densidad de datos en la nube de puntos que localizan a los ecosistemas con respecto a esos tres ejes.

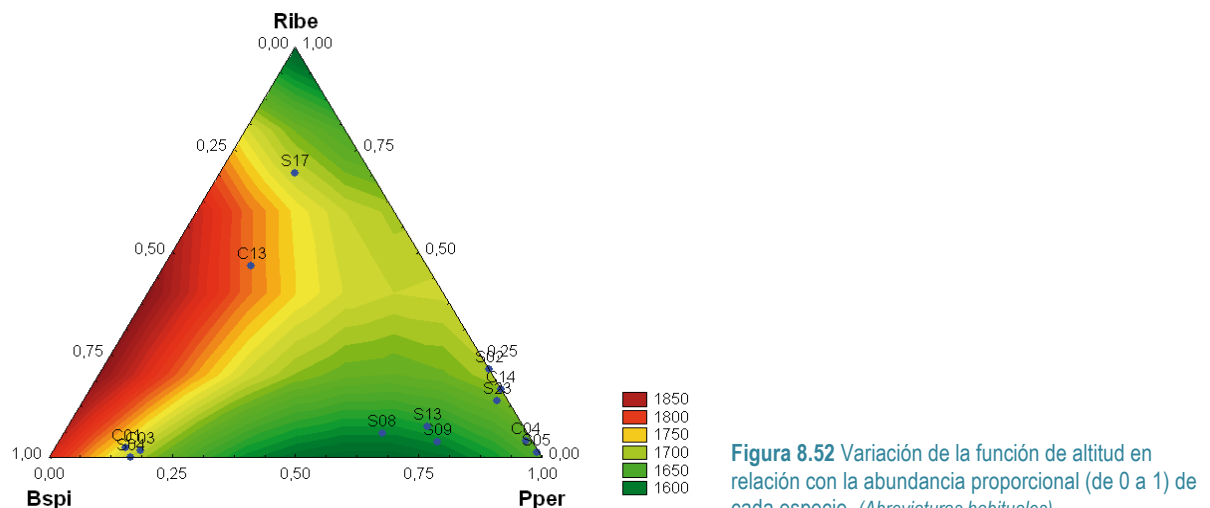


Figura 8.52 Variación de la función de altitud en relación con la abundancia proporcional (de 0 a 1) de cada especie. (Abreviaturas habituales).

8.7 ECOLOGÍA DE *Bufo spinosus* DURANTE EL PERIODO REPRODUCTOR EN LAGUNA GRANDE DE GREDOS (ÁVILA).

En este apartado se contará con los datos de análisis biométrico realizado por otros investigadores, ya que no se hizo trabajo de campo sobre este objetivo en el área de Gredos. En concreto los datos del periodo 1986-89 tomados por el Dr. Miguel Lizana y otro conjunto de datos inéditos tomados en las primaveras de 1991, 1992 (Lizana 1990, Martín-Sánchez 1992, datos inéditos) como referencia a las poblaciones de sapos en el periodo en el que se estudió la llegada de las nutrias (1994-96) a la Laguna Grande de Gredos (SG11) (datos propios inéditos). Asimismo se utilizarán algunos más recientes tomados por el Dr. Manuel Ortiz en los periodos reproductores de los años 2000 y 2001 (Ortiz 2002), y finalmente por Eva Santos en la primavera de 2013 para su Trabajo Fin de Máster (Santos 2013) en el Departamento de Biología Animal de la USAL.

8.7.1 POBLACIONES DE *Bufo spinosus* EN LA LAGUNA GRANDE DE GREDOS.

A lo largo de los periodos de toma de datos de este objetivo se han tomado las medidas biométricas principales a un global de 1.153 sapos comunes (la inmensa mayoría durante la estación reproductora en la laguna); de los cuales 829 eran machos y 381 hembras. En la Tabla 8.36 se presenta la descriptiva básica de los datos de talla corporal y peso vivo, y en la Figura 8.53 las pirámides de población para ambos parámetros.

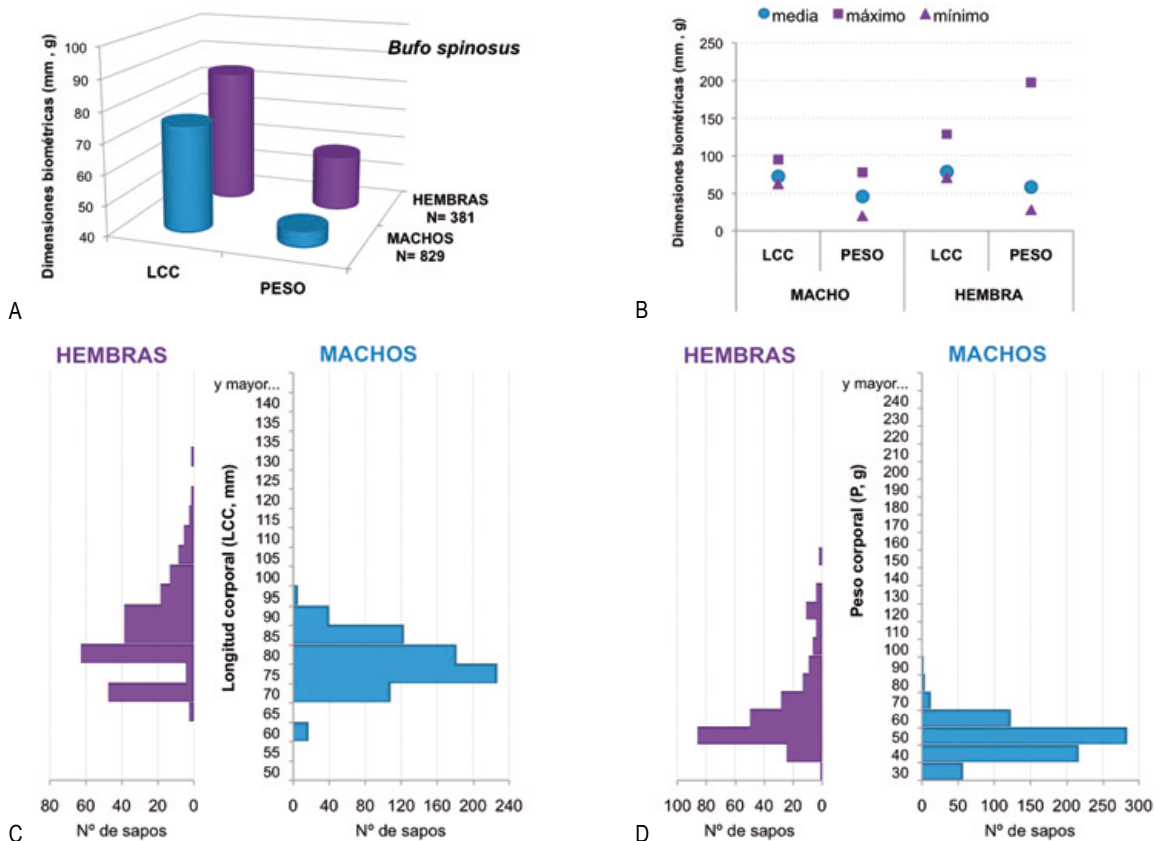


Figura 8.53 Valores descriptivos básicos de los parámetros biométricos de longitud corporal (LCC) y peso (P) encontrados en los sapos comunes de Laguna Grande. A) Valores promedio, B) diagramas de cajas para los datos de ambos sexos, C) pirámide de población de las tallas y D) pirámide de los pesos para todo el conjunto de datos. (Leyenda con información habitual en estos diagramas, ver más atrás)

Al poder utilizar un conjunto amplio de datos, y además tomados en varios momentos temporales, a través de los trabajos anteriormente citados las medidas biométricas poseen una mayor solidez y permiten extraer conclusiones con menor incertidumbre. Esto es especialmente relevante en el caso de las hembras para las que habitualmente se dispone de una menor cantidad de datos, ya que en su época más conspicua se pueden localizar muchos menos ejemplares que machos.

	MACHOS		HEMBRAS	
	LCC	PESO	LCC	PESO
M	72,1	45,16	78,2	58,03
dt	5,6	8,22	8,4	22,56
Mx	94,7	77,5	128,7	197,5
mn	62,9	20,15	71,1	28
N	829	801	381	296

Tabla 8.36 Descriptiva básica de las medidas biométricas de los sapos de Laguna Grande de Gredos.

En el conjunto de datos plurianual de talla y peso para los sapos de Gredos disponemos de un tamaño de muestra de más de 800 para los machos y de casi 300 para las hembras, lo que supone entre 65 y 93% más que los obtenidos en Sanabria, para ambos sexos respectivamente.

Esto permite reducir la dispersión de los datos (Tablas 8.12 y 8.36) a niveles inferiores a 10% de coeficiente de variación de Pearson (CV) para la talla, y construir las pirámides de población con mayor robustez, sin que las grandes variaciones de tamaño de población, intra e interanuales, que son típicas de esta especie (Campeny y Montori 1985, Lizana 1990). Mientras que en la variable "peso" las grandes diferencias encontradas entre las hembras pesadas en diferentes condiciones corporales y épocas del año aumenta CV hasta niveles de 16-25% en Sanabria y 18-39% en Gredos.

Tanto estas variaciones poblacionales estocásticas como la migración y supervivencia diferencial de los ejemplares (Schabetsberger *et al.* 2000, Sztatecsny y Schabetsberger 2005) pueden ser condicionantes muy relevantes durante el periodo de muestreo para similares niveles de actividad, que a su vez tienen la climatología como principal condición en la alta montaña (Lizana 1990).

8.7.2 ANÁLISIS DE LA EVOLUCIÓN POBLACIONAL DE *Bufo spinosus* EN LA LAGUNA GRANDE A LO LARGO DE VARIAS DÉCADAS.

Gracias al conjunto de datos antes referidos en esta laguna es posible establecer un análisis retrospectivo con un tiempo de referencia de más de 25 años; sin duda un intervalo poco habitual en los estudios faunísticos en España.

8.7.2.1 Cambios en la densidad de población.

Dada la naturaleza del conjunto de datos y el origen dispar de los trabajos, y objetivos en cada uno de ellos, no es posible homogeneizar la información para un análisis equilibrado en todos. Sin embargo el amplio periodo de tiempo que abarcan suple de alguna manera su solidez y forma estandarizada de ser tomados con el interés faunístico que tiene comprobar posibles cambios en los dos

▷ ANFIBIOS

parámetros biométricos más importantes para los anfibios. Y en el caso de estos anuros además tan relevantes en sus ciclos de vida y en su éxito reproductor.

En su trabajo Lizana (1990) estudia la población de sapos de Laguna Grande a lo largo de un amplio periodo de tiempo durante el año y no únicamente en el periodo reproductor de primavera. Además, y dados sus objetivos de estudio autoecológico, la monitorización de los sapos y su análisis de actividad se hizo a través de metodologías intensivas de recapturas durante un periodo de varios años y además los hábitats en los se hizo el seguimiento se disponían por gran parte de la llanura del circo glaciar, y no únicamente en la masa de agua principal. Además realizó un estudio detallado del uso del hábitat en parcelas fijas a lo largo de todo el estudio. Esto permite ser a este grupos de datos una excelente referencia de la población de sapos global, y no únicamente de la operativa en la temporada reproductora, como es el caso de los otros trabajos de los cuales se utilizarán datos. Finalmente, el último de ellos únicamente está referido a una primavera y a la realización de taxiados en las orillas de la laguna y su entorno más próximo.

Los cálculos de referencia para la densidad de sapos comunes en Laguna Grande durante el periodo reproductor provienen de las técnicas de captura-marcaje-recaptura (con los mismos algoritmos de triple recaptura utilizados en el Apartado 8.3.4 para Laguna de Peces) en las parcelas de seguimiento. Aquí Lizana (1990) obtiene cálculos de una población global operativa en 1987 y 1988 en torno a 1.824 - 2.687 sapos, con una ratio de 3M:1H en esta época; y valores de densidad absoluta desde unos 75 sapos activos/ha en el circo de Gredos justo después del momento de la freza, hasta 5-8 sapos activos/ha al final de la temporada de actividad en septiembre-octubre, con una ratio terciaria de 4,3M:1H en esos momentos.

El tamaño de población de *Bufo spinosus* fue estimado después por Ortíz-Santaliestra (2002) en torno a 1.565 sapos en las mismas parcelas del entorno de Laguna Grande durante la primavera, lo cual supone un mantenimiento pleno del tamaño poblacional (al menos la fracción operativa) una década después e incluso encuentra densidades absolutas superiores para el periodo reproductor. Por el contrario Santos (2013) obtienen datos de primavera, coincidiendo exclusivamente con el periodo reproductor, y mediante el índice IKA en transectos nocturnos una densidad un 50% menor (alrededor $31 \pm 0,3$ sapos activos/ha) a la obtenida en 1987-89.

Aunque el trabajo de Santos (2013) fue de mucha menor intensidad que los anteriores y con técnicas de censo diferentes las conclusiones en cuanto a declive poblacional con tendencia a la reducción de la población en el periodo de reproducción (y también más adelante se recogen las mismas conclusiones con la reducción de la talla y el peso de los sapos) deberían tenerse en cuenta para la gestión de la especie. Incluyendo la posibilidad de que 2013 sea un valor de valle en la alternancia de forma sinusoidal del tamaño poblacional durante las últimas décadas, debido a la rigurosidad climática del mes de mayo cuando se realizó el trabajo, la reducción de la cantidad de sapos en el entorno de Laguna Grande parece evidenciarse como tendencia poblacional en declive.

8.7.2.2 Cambios biométricos.

Además de disponer de datos de recuento de ejemplares se ha realizado un análisis de la variación de la talla y el peso de los sapos comunes en esta laguna. En la Tabla 8.37 se presenta la descriptiva básica del análisis biométrico, que permite contrastar una reducción de las tallas y pesos para ambos sexos en los dos grupos de datos más recientes. Aunque los tamaños de muestra son mayores (sobre todo para los machos) en el trabajo de Lizana (1990) las diferencias parece tener significación, más allá de esta explicación. Ya que además los valores máximos, para ambos parámetros, reflejan una reducción mayor que los promedios.

GREDOS	1986-89		1991-92		2000-01		2013	
	LCC	MACHO	HEMBRA	MACHO	HEMBRA	MACHO	HEMBRA	MACHO
M	77,1	89,7	79,4	99,5	75,1	78,9	67,0	66,8
dt	5,8	9,8	9,6	19,7	3,8	6,6	4,8	10,8
Mx	104,0	130,0	96,1	142,0	84,0	114,0		
mn	63,0	74,0	64,7	74,2	61,0	65,0		
N	499	130	28	26	202	125	100	43
P	MACHO	HEMBRA			MACHO	HEMBRA	MACHO	HEMBRA
M	44,5	77,7			45,9	54,2	37,3	42,2
dt	9,9	30,2			6,6	14,7	8,5	22,9
Mx	90,0	245,0			65,0	150,0		
mn	24,8	35,0			15,5	21,0		
N	499	128			202	125	100	43

Tabla 8.37 Descriptiva básica de las medidas biométricas de los sapos de Laguna Grande de Gredos en una visión retrospectiva desde el primer estudio de 1986-89 hasta la actualidad.

Con los dos grupos de adecuados para procesar la información individualizada se han realizado sendas pirámides de tallas y de masa corporal para poder comparar tanto el efecto de la reducción de ambos promedios como las variaciones en las clases de datos de ambas variables a lo largo del tiempo (Figuras 8.54 y 8.55).

• Cambios en la longitud corporal, LCC

Los cambios a lo largo del periodo 1986 - 2013 en cuanto a la talla corporal (LCC, longitud cabeza-cloaca) se pueden valorar en una reducción (Tabla 8.38) de entre el 13 y 25% según sexos. Por lo tanto esta reducción es relevante en un doble sentido, ya que la talla es una variable importante en la selección reproductora para formar los amplexus, y además en el caso de las hembras su tamaño está directamente relacionado con el volumen de cordones de embriones que puede generar durante la freza.

LCC	MACHO			HEMBRA		
	1986-2001	2013	variación M	1986-2001	2013	variación H
M	77,18	66,99	- 13,2%	89,36	66,84	- 25,2%
dt	6,40	4,79		12,03	10,78	
N	729	100		281	43	

Tabla 8.38 Descriptiva básica de las tallas promedio encontradas en los estudios retrospectivos de sapos.

Como se muestra en la Figura 8.54 los cambios no sólo afectan a la tendencia central de la distribución de tallas, sino también a la estructura de la pirámide por intervalos. Los datos más antiguos revelan una

▷ ANFIBIOS

estructura mucho más unimodal para los machos en el intervalo 75-80 mm, mientras que en los obtenidos años más tarde no se presenta una estructura unimodal ni una base piramidal de tantos intervalos, lo que refleja cambios en la tasa de supervivencia y en la de reclutamiento anual, a la hora de formar de cohortes en las que gran cantidad de ejemplares del mismo esfuerzo reproductor alcanzan la madurez sexual de forma sincrónica.

Para el caso de las hembras se puede realizar un análisis de variación similar, que además es más acusado por la ausencia de hembras en los intervalos de talla superiores a 115 mm en el segundo estudio (Figura 8.54_B). También parece notable el cambio en tan pocos años de una estructura bien estratificada y de base de pirámide unimodal amplia a una pirámide en 2000-01 muy desestructurada y formada esencialmente por hembras de tallas muy similares a los machos.

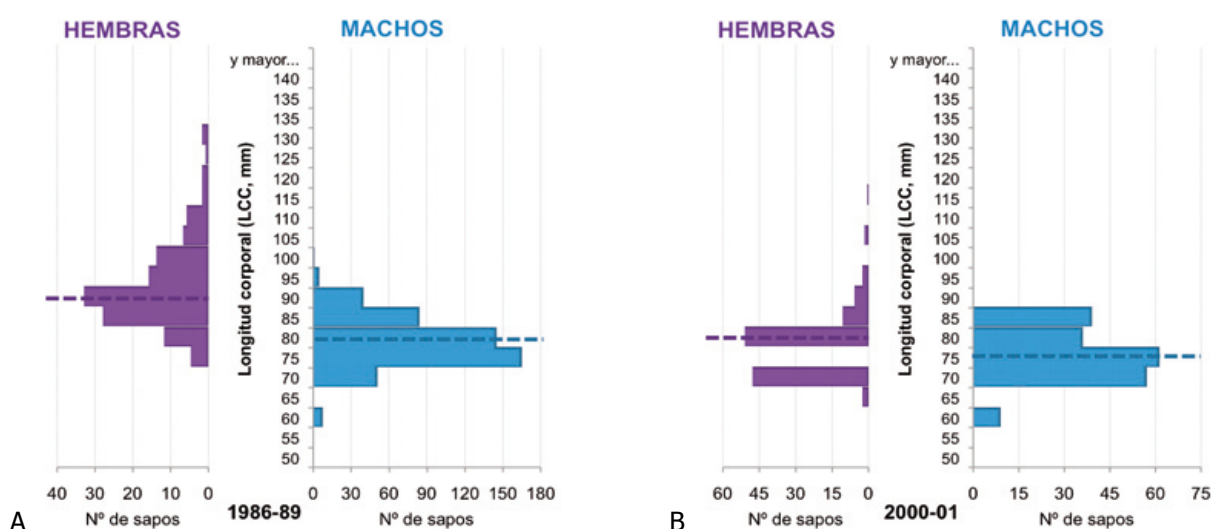


Figura 8.54 Pirámides de talla (LCC, longitud cabeza-cloaca) para ambos sexos en dos momentos de trabajos realizados en Laguna Grande con los sapos comunes (*Bufo spinosus*). Las líneas discontinuas indican la mediana de la distribución.

Resultado que parece relevante siendo el dimorfismo sexual en el tamaño corporal una característica específica constante en todas las poblaciones a lo largo de su rango de distribución. (Duellman y Trueb 1986, Cvetkovic *et al.* 2008).

• Cambios en la masa corporal, P

Además en la masa corporal también se han encontrado cambios en los promedios para ambos periodos de comparación (Tabla 8.39). Las variaciones en este caso han sido mayores, en especial para las hembras; para las que existían un peso promedio de casi 66 g hace décadas y ahora el promedio de los 43 ejemplares encontrados en 2013 fue de 42,2 g.

P	MACHO			HEMBRA		
	1986-2001	2013	variación M	1986-2001	2013	variación H
M	45,17	37,3	- 17,42%	65,96	42,2	- 36,02%
dt	8,23			22,41		
N	701	100		253	43	

Tabla 8.39 Descriptiva básica de las pesos corporales promedio encontradas en los estudios retrospectivos de sapos.

Esto suponen una reducción superior a un 1/3, ya que además debemos considerar que los datos de 2013 son exclusivamente de la población operativa para la freza, momento en el que acceden a las masas de agua las mayores hembras grávidas. Los mismos efectos de pérdida de un amplio rango de intervalos en la base de la pirámide son detectados para el peso corporal (Figura 8.55), en especial para las hembras que abarcan prácticamente el mismo rango de pesos que los machos en el periodo 2000-01.

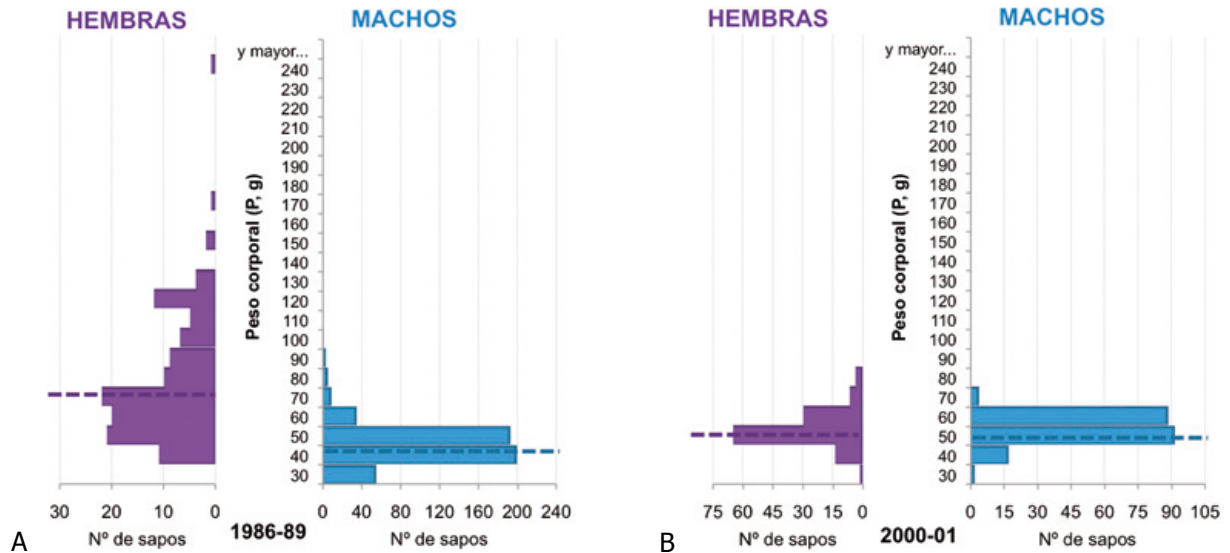


Figura 8.55 Pirámides de datos de masa corporal (P, peso en gramos) para ambos sexos en dos momentos de trabajos realizados en Laguna Grande con los sapos comunes (*Bufo spinosus*). Las líneas discontinuas indican la mediana de la distribución.

En resumen, se aprecia en esta comparativa de 25 años una reducción del tamaño corporal (talla vs peso) de los machos en torno a una magnitud de 1/6, mientras que para las hembras la variación es del orden de 1/3 a 1/4, en números redondos. Es necesario además recordar aquí que las poblaciones de altitud del Macizo Central de Gredos en su momento fueron consideradas como una subespecie (*Bufo bufo gredosicola* Müller y Hellmich, 1935) adaptada a la altitud en zonas de praderas en lagunas de circos glaciares y valles colgados, y fue descrita basándose en su pequeño tamaño respecto a otras poblaciones, de la entonces subespecie *Bufo bufo spinosus*, del resto de la Península Ibérica.

El efecto causado por esta reducción en el tamaño detectado en las últimas décadas en las poblaciones de Laguna Grande, que podría afectar a su éxito evolutivo; así como los factores que podrían haberla desencadenado y las consecuencias finales del proceso quedan aun por ser esclarecidos.

En el siguiente apartado se realiza un análisis comparativo similar con respecto a las poblaciones del NO de Zamora.

8.7.3 COMPARACIÓN BIOMÉTRICA DE LAS POBLACIONES DE *Bufo spinosus* EN LAGUNA GRANDE Y EN LAGUNA DE PECES.

Al analizar las pirámides de tallas solapadas (Figura 8_56A) se puede comprobar como la población de Gredos posee dos rasgos claramente distintivos, con respecto a la otra. Por un lado que las bases de las pirámides son mucho mayores en Peces, y por el otro que en Gredos está más definida la forma piramidal de la gráfica debido a una distribución unimodal; mesocúrtica pero muy apuntada para los machos y algo platicúrtica y apuntada para las hembras. Las modas de machos y hembras en Gredos no se corresponden con el mismo intervalo de longitud corporal. Las grandes diferencias en cuanto al tamaño (dimorfismo sexual) son más patentes en Peces que en Laguna Grande de Gredos.

Una gran diferencia en tamaño corporal que se refleja de forma especial en las hembras (Figura 8.56_B) que poseen un mucho más amplio rango de intervalos ocupados a partir de 150 g en Laguna de Peces, mientras que apenas se han encontrado hembras (con un esfuerzo mucho más elevado de muestreo) por encima de ese peso. De hecho la moda de la distribución de datos de peso de hembras en Gredos está en el intervalo 50-60 g, el mismo que para los machos. De manera que parece concluirse de una manera sólida que el dimorfismo sexual es apenas patente en la población de Laguna Grande, mientras que es muy patente para los sapos del NO de Zamora; al igual que en la mayoría de las poblaciones del resto de la Península Ibérica.

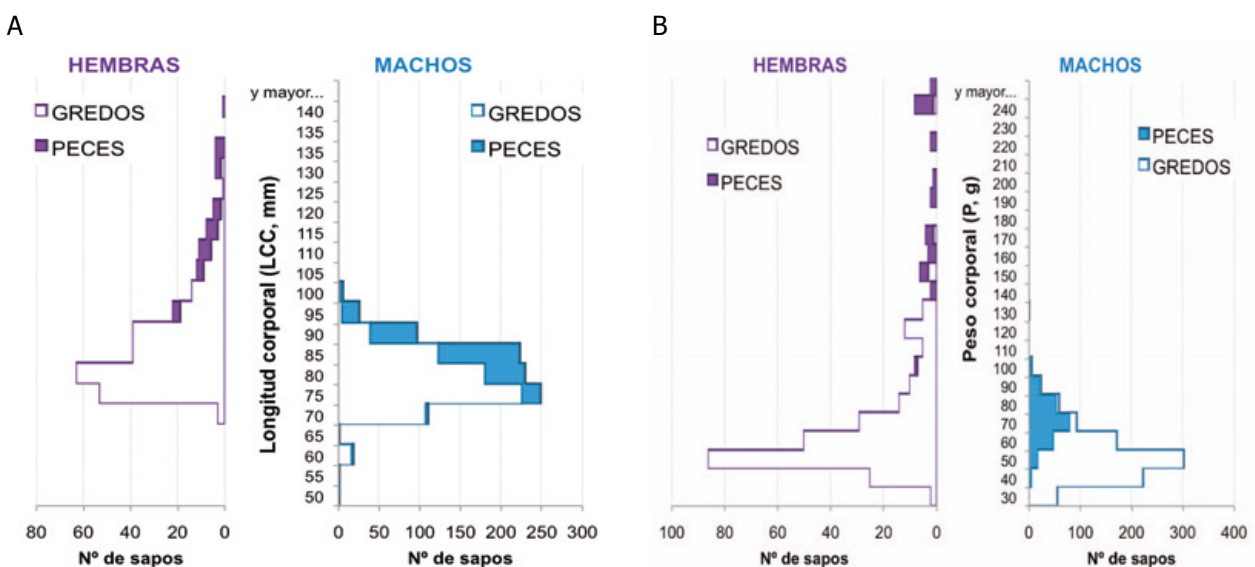


Figura 8.56 Comparativa, mediante datos acumulados en los intervalos, de las pirámides de talla y masa corporal para las poblaciones de ambos ecosistemas.

En un análisis retrospectivo de las tallas y pesos promedio para ambas localidades de muestreo a lo largo de los 25 años de estudios de *Bufo spinosus* se puede observar como los valores promedio sufren una progresiva reducción, casi continuada, a lo largo de los cuatro momentos de estudio en Laguna Grande. Mientras que en el caso de Peces los machos, de algo mayor talla promedio, también sufren una ligera reducción en sus valores habituales de LCC (Figura 8.57_A).

En el caso de las hembras aparece una patrón igual, pero con mayor pendiente en la reducción progresiva (Figura 8.57_B). Siendo en el conjunto de los cuatro sucesos las hembras de Gredos en las que mayor tendencia a la bajada se observa, aunque con un cierto repunto en los valores de 1991-92, quizá debido a que en este caso los sapos medidos pertenecían a una mayor superficie dentro del Circo de Laguna Grande, aunque dentro del periodo de reproducción.

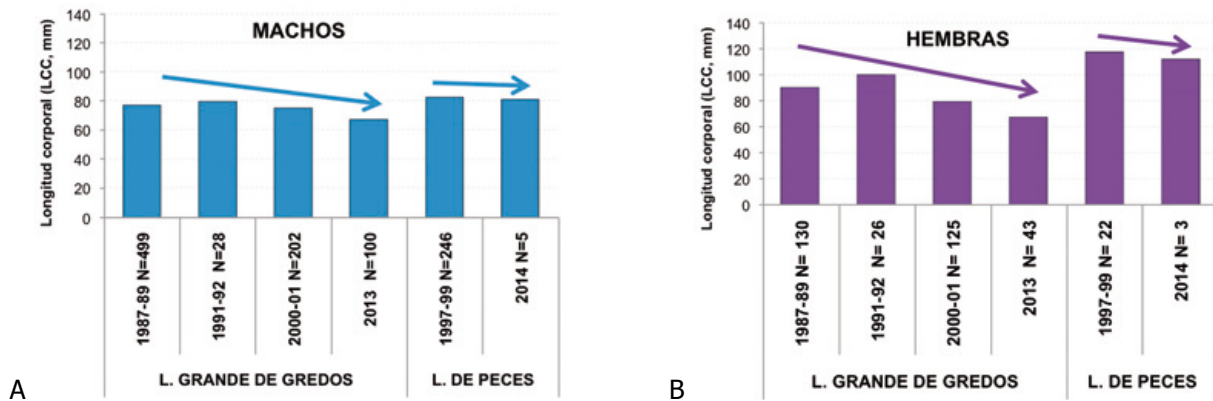


Figura 8.57 Evolución de la talla corporal de los sapos comunes de ambas lagunas a lo largo de distintos momentos de estudio. Se indica el periodo de los datos y el tamaño de la muestra en cada caso.

En un análisis similar para el peso corporal (Figura 8.58) encontramos los mismos patrones de tendencia progresiva a la reducción de los valores promedio, siendo de nuevo las hembras de Gredos las de más acusada pendiente negativa (Figura 8.58_B). Allí los promedios pasan de 77,7 g a 42,2 g (- 56%) en los tres intervalos de tiempo, siendo además en 2013 datos procedentes de la población operativa.

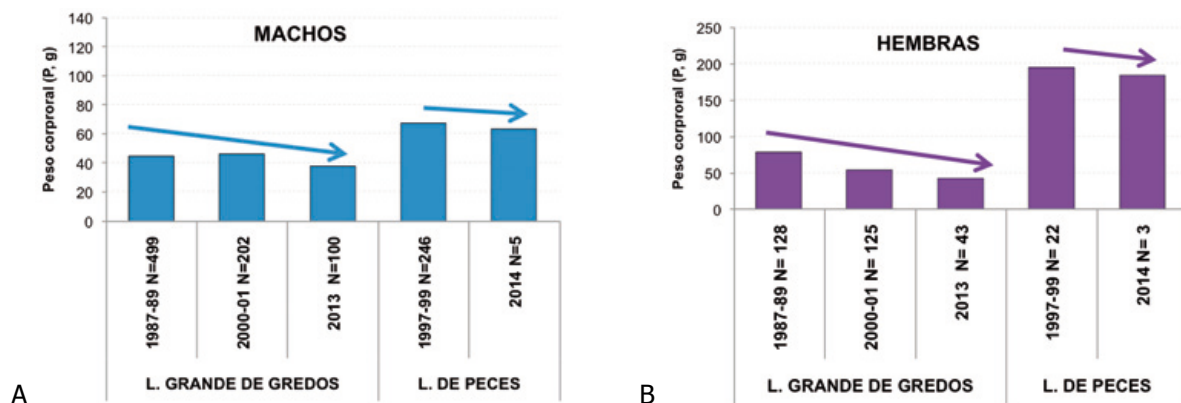


Figura 8.58 Evolución de la masa corporal de los sapos comunes de ambas lagunas a lo largo de distintos momentos de estudio. Se indica el periodo de los datos y el tamaño de la muestra en cada caso.

8.7.4 COMPARACIÓN DE LA CONDICIÓN CORPORAL DE *Bufo spinosus* EN AMBAS LAGUNAS.

Finalmente se ha procedido a utilizar una serie de indicadores de condición de los sapos en ambas lagunas para conocer si la detectada reducción de talla y peso se ve reflejada de una manera directa y lineal en su condición corporal, ya que se trata de una variable muy influyente el posible éxito reproductor de los individuos, en especial de las hembras. Se utilizaron como indicadores el ICM (índice Corporal de Masa) y el factor de condición K de Fulton.

▷ ANFIBIOS

En la comparativa entre ambas lagunas los valores de los parámetros elegidos presentan mayores valores en Peces frente a Grande de Gredos, en casi todos los casos (Figura 8.89). Siendo la diferencia más llamativa el valor de ICM para las hembras, que es un 67% menor en Gredos, siendo sin embargo el valor de K en el año 2013 mayor en ésta que en Laguna de Peces.

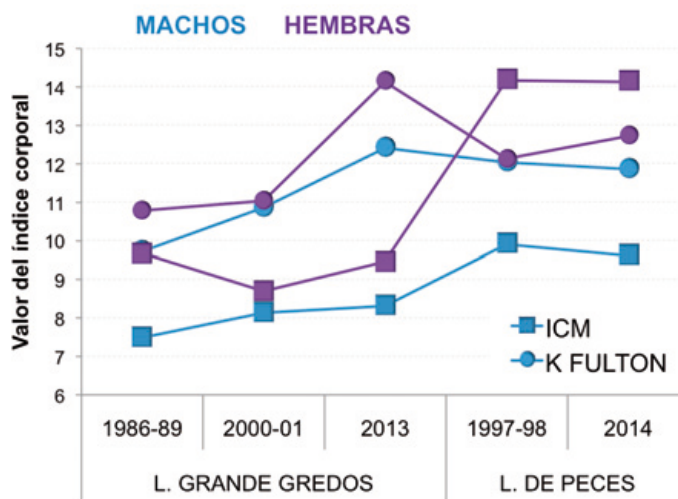


Figura 8.59 Comparativa de ambos parámetros de condición corporal de machos y hembras para ambas lagunas.

A pesar de la disminución en la talla descrita anteriormente para los sapos de Gredos el ICM en esta laguna se mantiene constante en el tiempo, siendo incluso algo mayor para los machos en 2013 que en los primeros datos. En Laguna de Peces contrasta la gran constancia de los valores de ambos índices para los dos grupos de datos y para ambos sexos.

En la Figura 8.60 se muestra la retrospectiva de evolución de los índices en ambas lagunas, siendo los cambios detectados de relevancia únicamente en Laguna Grande, y además de signo positivo para los dos, aunque más acusado para K que para ICM, y también para los dos sexos por igual. La evolución de K desde valores en torno a 10 para ambos sexos en 1987-89 a valores en torno a 10 y 14, respectivamente para machos y hembras, en 2013 supone un reflejo de tendencia de mayor relevancia de la reducción del cubo de la talla con respecto a la reducción de 100 veces el peso de los sapos (ver Apartado 8.3.2.8).

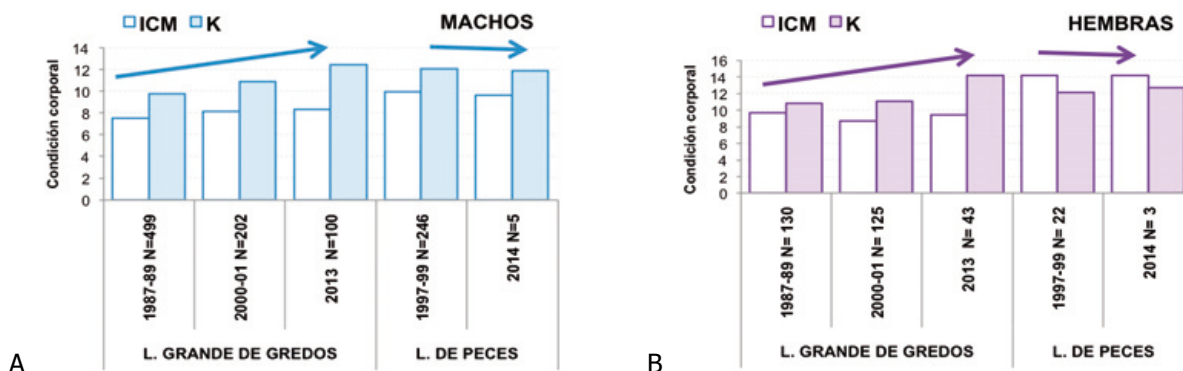


Figura 8.60 Evolución de los parámetros de condición corporal en ambas lagunas a lo largo de distintos momentos de estudio. Se indica el periodo de los datos y el tamaño de la muestra en cada caso.

8.8 OTROS FACTORES DE DECLIVE DE LOS ANFIBIOS EN LA ALTA MONTAÑA IBÉRICA.

Además del factor de declive de las poblaciones de sapo común en los entornos de los humedales de alta montaña estudiados por efecto de la predación por las nutrias, como ya se ha apuntado anteriormente y se desarrollará en el Apartado 9, las comunidades de anfibios tienen en las zonas altas ibéricas en la actualidad numerosos problemas de conservación añadidos.

Unos problemas son genéricos como la destrucción del hábitat o los derivados de la contaminación atmosférica y el cambio climático asociado, mientras que otros como las nuevas enfermedades emergentes y su mayor prevalencia gracias al efecto de las alteraciones de la atmósfera a nivel global inciden con especial gravedad sobre las poblaciones altimontanas. Entre los primeros cabe destacar la alteración topográfica de las zonas de reproducción y alimentación, la desecación de humedales o creación de zonas embalsadas con grandes superficies de "banda árida" o la acción combinada multifactorial que producen los grandes incendios (ver Apartado 4.2). La destrucción de su hábitat acuático puede venir dada por la acción de factores de naturaleza física o química.

Entre los segundos hay que destacar los contaminantes como fungicidas, herbicidas, insecticidas y otros productos químicos industriales, algunos de los cuales pueden mimetizar la actividad de hormonas, suponen una reducción en la cantidad de esperma o alteran los genitales masculinos (Blaustein y Wake 1995, Blaustein *et al.* 2003). Se ha observado además que los componentes nitrogenados (en todas sus formas) provenientes de químicos artificiales y desechos animales pueden afectar al desarrollo y tasa de supervivencia de las larvas. Observaciones documentadas, por ejemplo, en poblaciones serranas de *Pelophylax perezi* en el SE de la Península Ibérica (Egea-Serrano *et al.* 2009), así como de otras especies en zonas desde el litoral hasta la montaña (Macías *et al.* 2007, Ortiz 2008, Shinn *et al.* 2013).

8.8.1 EFECTO DE LAS SAPROLEGNIOSIS EN LA LAGUNA VENTOSA.

Las enfermedades y las epizootias también deben ser consideradas en la importante reducción de poblaciones de anfibios de montaña, sobre todo aquellas causadas por "hongos acuáticos" (Reino *Protista*, Filo *Heterokontophyta*, Clase *Oomycetes*). Éstos se desarrollan entre la epidermis y la dermis de los animales a los que parasitan, aumentando la distancia de intercambio gaseoso y produciendo su muerte (adultos o larvas) por asfixia. Un caso muy documentado es el de las especies de oomycetos del género *Saprolegnia*, que infecta a las puestas de huevos tanto de peces como de anfibios (Blaustein y Wake, 1995) y en especial a los de *Bufo spinosus* (Robinson *et al.* 2003).

Además de los datos obtenidos en condiciones experimentales "in situ" mortandad por incidencia del UV-B y consecuente infección letal sinérgica de saprolegnia sobre *Bufo spinosus* e *Hyla molleri* y (Lizana *et al.* 1999), se hizo un seguimiento de la evolución de las puestas de *Bufo calamita* encontradas en las orillas de la laguna Ventosa durante la primavera de 1998.

Los recorridos de control para localizar puestas infectadas por saprolegniosis se realizaron los días 14 y 25 de mayo. En total se obtuvieron 47 datos de porcentaje de infección sobre los cordones, de los cuales únicamente en 8 no se detectó su presencia. Y en todos los casos se correspondía con puestas recientes,

▷ ANFIBIOS

de una evolución en los embriones de 8-24 horas. Sobre los cordones se realizó un recuento de huevos infectados sobre un total constante de 100 unidades, y una estima del tiempo que llevaban en el agua a partir del desarrollo de los embriones y se agruparon en tres intervalos de tiempo; las primeras 24 horas, entre 1 y dos días y de más días. Además se midió la profundidad a la que se encontraron.

En el primer intervalo de tiempo (Figura 8.61) el promedio de infección en los cordones resultó de 9,8%, mientras que cuando éstos llevaban más de 1 día en el agua los porcentajes fueron superiores al 73%. Subiendo a más de 87% tras el paso de al menos 48 horas en la masa de agua.

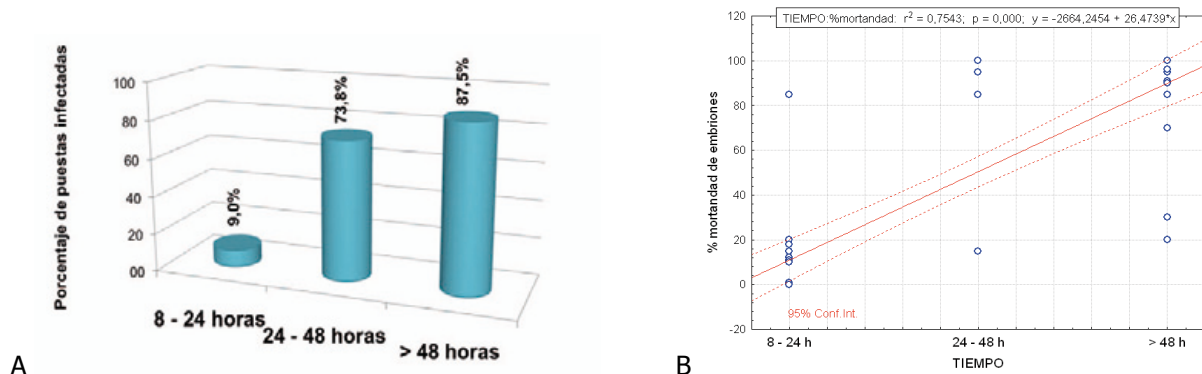


Figura 8.61 Evolución de la infección de puestas de *Bufo calamita* en la Laguna Ventosa (C14) en relación con los tres intervalos de tiempo considerados.

Los resultados similares de mortandad masiva de las puestas, embriones y larvas causada por saprolegniosis obtenidos en la Sierra de Gredos por Lizana y Pedraza (1998), Fernández-Benítez *et al.* (2008) y Fernández-Benítez (2011), en la Sierra de Peñalara (Bosch y Martínez-Solano 2006, Bosch y Rincón 2008) o en Galicia (Ayres 2008) abundan sobre el problema de declive de las poblaciones de anfibios típicas de las zonas más altas como resultado sinérgico de una mayor prevalencia de la enfermedad sobre puestas deprimidas por incidencia directa de una mayor dosis de UV-B.

En la laguna Ventosa no se encontró relación entre la profundidad (rango 0 – 15 cm) a la que estaban los cordones de huevos y la incidencia de la infección (pruebas de independencia de medianas Kruskal-Wallis y F de Fisher no significativas, Figura 8.62_B). La velocidad a la que los cordones son infectados resultó sorprendente, ya que la diferencia entre las primeras horas tras la puesta nocturna y que haya pasado una nueva noche resultó muy decisiva; de apenas 10% a más del 75% (Figura 8.62). Las pruebas de independencia en este caso resultaron significativas.

8.8.2 NUEVAS ENFERMEDADES EMERGENTES.

Más importante ha sido la repercusión que ha tenido en los últimos años dos nuevos factores de mortalidad de anfibios en las zonas de montaña de la Península Ibérica: los hongos quitridios y los ranavirus. El quitridial *Batrachochytrium dendrobatidis* Longcore, Pessier y D.K. Nichols (1999) (llamado hongo quitridio de los anfibios o Bd) es un nuevo patógeno emergente que actualmente afectada a muchas poblaciones de casi todas las especies de anfibios, diezmandolas en poco más de diez años (Berger y Speare 1989); incluso en lugares aparentemente apartados de la actividad humana como el macizo de Peñalara (Madrid, Sistema Central) (Bosch *et al.* 2007).

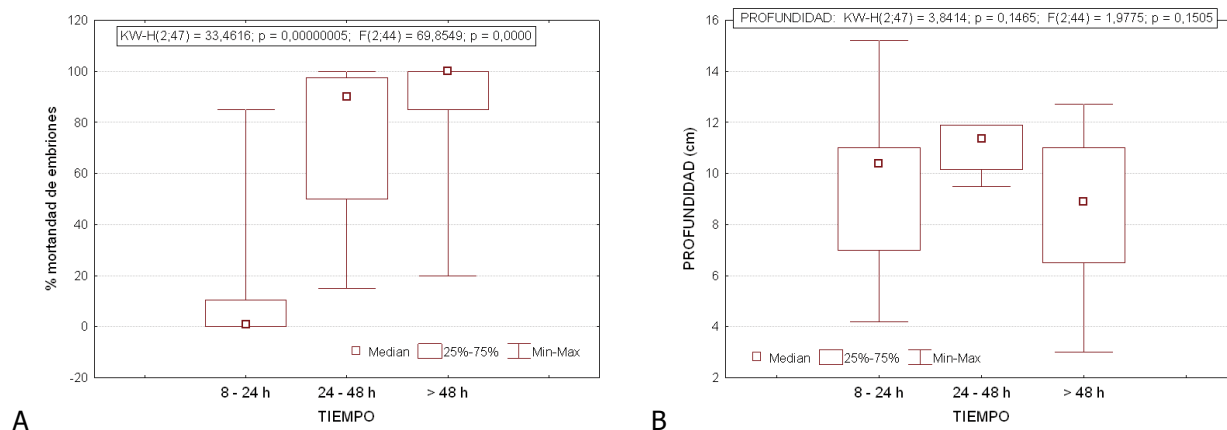


Figura 8.62 Evolución de la infección de puestas de *Bufo calamita* en la Laguna Ventosa en relación con los tres intervalos de tiempo considerados.

Estos "hongos" quitridiales (Reino *Fungi*, División *Chytridiomycota*) inducen una enfermedad específica de gran virulencia conocida como quitridiomycosis, que produce la degradación de la queratina e invade el estrato córneo de la epidermis y los dentículos de las larvas, dificultando la respiración, la alimentación y reduciendo la función de defensa inmunológica de la piel (Bosch *et al.* 2007).

El segundo factor es el efecto mortal sobre larvas y adultos que produce la infección por ranavirus (genus *Ranavirus*, family *Iridoviridae*) y que ha sido muy recientemente descrito en ecosistemas de alta montaña de la Cordillera Cantábrica (Price *et al.* 2014). El efecto de este virus a través de su invasión de la piel y las consiguientes hemorragias y necrotización sistémica de tejidos produce además malformaciones subletales durante la transformación metamórfica de las larvas que redundan en una supervivencia muy reducida y una menor tasa de reclutamiento anual de juveniles. Price *et al.* (2014) encuentran este factor como explicación para el enorme declive de las poblaciones de *Bufo spinosus* y *Alytes obstetricans*, y en menor medida otras especies de anuros y urodelos como *Mesotriton alpestris*, que habitan sistemas lacustres de altitud de macizos del Parque Nacional de Picos de Europa (Asturias-León, Sistema Cantábrico) donde ya existían otros problemas de conservación derivados de la presencia de las enfermedades anteriormente descritas. La ranavirosis además ha sido identificada como un factor importante en el declive de las ranas pardas en U.K. (Teacher *et al.* 2009 a,b,2010; Robert 2010, Duffus y Cunningham 2010, Duffus *et al.* 2013).

Existe un efecto sinérgico letal entre muchos de estos factores que actúan de forma simultánea sobre las poblaciones ibéricas, y que como resultado induce un declive generalizado. Las poblaciones de anfibios en estado de conservación no favorable por terceras causas están siendo diezmaradas de forma drástica por la actuación de varios de estos factores al unísono, y entre los que la prevalencia de las enfermedades puede que no sea más que la tercera fase del declive. Sobre este patrón de poblaciones precarias una depredación masiva por parte de *L. lutra* podría agravar el estado de conservación local (Ayres y García-Díaz 2007, Ayres 2008) e incluso acabar temporalmente con la posibilidad de reclutamiento de juveniles en determinadas zonas. Este impacto es analizado en detalle más adelante, en el Apartado 11.

DISCUSIÓN II

Comunidades de anfibios en la alta montaña en la época de deshielo

Los anfibios constituyen un grupo zoológico amenazado a escala global desde hace algunas décadas (Blaustein y Wake 1995, Carey y Alexander 2003, Stuart *et al.* 2004, Blaustein y Dobson 2006), lo que ha motivado una creciente preocupación por su estado de conservación y la dinámica de sus poblaciones, dado su relevante papel en los ecosistemas y su sensibilidad a los cambios en los hábitats (Beebee 1868, Lizana y Barbadillo 1997, Masó y Pijoan 2011). Sensibilidad en la que su historia natural tiene un gran peso, ya que numerosos factores (ver revisión en Morrison y Hero 2003) les exponen en condiciones de desventaja a un mundo muy intervenido por el hombre.

La cantidad y la regularidad en la precipitación total, la mayor humedad ambiental y una mejor conservación de los recursos naturales en las zonas montañosas permiten concluir que las comunidades batracológicas en mejor estado de conservación están ligadas fundamentalmente a los macizos montañosos en la Península Ibérica (Pleguezuelos 1997, Lizana y Barbadillo 1997, Martínez-Solano 2006) y como tal Mateo (2002) reconoce estos territorios como "Áreas Importantes para la Herpetofauna". Sin embargo la cantidad de observaciones y la riqueza específica disminuyen en relación inversa con la altitud, dadas las limitaciones ecológicas, que esta impone pero además debido a una cierta interacción no controlable por el investigador de menor oportunidad de observaciones en áreas de mayor altitud (Martínez-Rica y Reine-Viñales 1988), por lo que a pesar de los esfuerzos realizados en estudios corológicos hasta el momento es preciso ahondar más en el estudio a medio y largo plazo de la evolución demográfica de las especies.

La batracofauna presente en la alta montaña ibérica es de naturaleza eurhipsa, característica propia de una biocenosis compuesta por especies de amplia distribución basada en elementos paleárticos occidentales (Pleguezuelos y Villafranca 1997), y con muy pocas especies típicamente especialistas de las zonas altimontanas. Por lo tanto las comunidades que encontramos en todo el área de estudio, excepto el Pirineo central debido a la presencia de *Calotriton asper* y *Rana pyrenaica*, son muy similares a las de zonas basales de piedemonte (Pleguezuelos 1997).

La fenología de los anfibios en la alta montaña, dada su condición de poiquiloterms, está regida esencialmente por la regla de sumación térmica (Balcells 1975); según la cual por debajo de un nivel umbral los renacuajos teóricamente deben invernar (en el fondo de los ecosistemas acuáticos) ante la

llegada de las condiciones extremas e incompatibles. Por debajo de este punto nulo de desarrollo las larvas no pueden desarrollarse y deben permanecer aletargadas en el fondo y con metabolismo muy reducido. Una vez superado este umbral desaparece el periodo adverso y las larvas pueden de nuevo iniciar el desarrollo corporal y evolucionar su metamorfosis.

La llegada de forma cíclica del final de este punto a los ecosistemas de alta montaña durante la fase de deshielo es aprovechada por muchas especies para iniciar su periodo de reproducción (o "freza"), en el que concentran en cortos periodos de tiempo y en pequeños espacios gran parte de los efectivos adultos con capacidad reproductiva (Beebee 1986, Duellman y Trueb 1994, Zug *et al.* 2001).

Este comportamiento es realizado particularmente por los sapos comunes (*Bufo spinosus*). Pero dada la necesidad de agua para reproducirse comparten las orillas someras de los ecosistemas con otras especies, que actúan con otras estrategias. En las zonas frías, y por extensión en la alta montaña ibérica como Gredos, Fuentes Carrionas o Sierra Segundera y Cabrera, esta especie permanece inactiva desde noviembre hasta abril-mayo, periodo en el que es muy excepcional ver animales activos (Barbadillo 1987, observación personal); aunque es capaz de presentar actividad en las orillas de los ecosistemas en deshielo en condiciones próximas a 0 °C (Lizana 1990, observación personal). Los sapos comunes presentan mayor capacidad de estar activos en condiciones más desfavorables ambientalmente que el sapo corredor *Bufo calamita* (Barbadillo 1987), aunque éstos son capaces de adelantar la estación reproductora y despertar de la hibernación antes. Ambas especies suelen compartir humedales de reproducción, a través de la partición del nicho; ocupando los comunes las masas principales y profundas, y los corredores otros puntos de agua más someros.

Otras especies presentes en los mismos ecosistemas altimontanos como las ranas verdes y pardas o los tritones responden además a otros ritmos fenológicos no estrictamente dirigidos por la regla de sumación térmica (grados-día de desarrollo), aunque sí relacionados con la temperatura ambiente. En concreto Balcells (1975) propone que la duración del periodo diurno (número de horas solares) podría ser clave en la alta montaña para la embriogénesis y posterior metamorfosis larvaria. Dada la mayor ventaja que presenta la primavera para el desarrollo embrionario en función de una mayor cantidad de horas con calentamiento del agua que supera progresivamente al número de horas con enfriamiento nocturno.

La relativa homogeneidad de comunidades de anfibios encontradas está condicionada a partir de que los datos proceden de una escala espacial reducida y también por el efecto de la topografía del lugar y la historia biogeográfica de cada macizo montañoso. La Sierra de Gredos es la zona montañosa más mediterránea y de influencia continental, y las demás áreas de estudio son de carácter más oceánico (Tejero de la Cuesta 1988a, Elena-Roselló 1997). La zona de muestreo del NO de Zamora, al proceder de una antigua penillanura muy erosionada por la actividad glaciaria, no presenta grandes altitudes ni escarpes relevantes en ninguna orientación preferente, por lo que no hay formación de gradientes solana-umbría en los fondos de valle donde se encuentran los humedales (Tejero de la Cuesta 1988c, Vega *et al.* 1991).

Sin embargo en este área de muestreo la riqueza específica viene dirigida por la historia biogeográfica del NO peninsular, y una climatología con un régimen de precipitaciones abundantes (ver Apartado 0.1).

▷ DISCUSIÓN II

Además el escaso desarrollo de circos glaciares en el ámbito geográfico de los Montes Aquilianos condiciona también la ausencia de ecosistemas lacustres en lugares remotos y de difícil colonización. Por el contrario la mayoría del complejo lagunar glaciar de esta sierra está localizado en una zona de suaves relieves, que no producen zonas de sombra permanente o lugares con condiciones muy extremas (Vega *et al.* 1991). Por lo tanto se cumple la máxima de a igualdad de condiciones ambientales se establecen comunidades similares para aprovechar unos recursos comunes (Dajoz 2002). Asimismo, la gran conectividad de todos los humedales a través de la red fluvial y las zonas encharcadas de la Penillanura de Sierra Segundera inducen en gran medida esta homogeneización. En Gredos y Fuentes Carrionas los relieves de mayor entidad, y la orientación predominante O-E de las cumbres, propician la asimetría umbría/solana esté mucho más marcada, lo que dirige los ritmos biológicos de las batracocenosis. En el área pirenaica las grandes dimensiones del macizo, la asimetría entre ambas vertientes y su ubicación a caballo entre las regiones mediterránea y eurosiberiana introduce nuevos parámetros biogeográficos que permiten una batracofauna más rica (Pleguezuelos y Villafranca 1997).

En cualquier caso se detecta un patrón de riqueza específica muy constante, en el rango de 7-10 especies, en todas las áreas de estudio (ver Apartado 7.0 y Tabla 8.6). Los valores medianos de riqueza presentaron una relación inversa con la altitud, aunque con amplia dispersión de valores, y máximos de 7 especies/humedal. La diversidad diferencial (β_w de Whittaker) mostró valores máximos en los macizos norteños (FC y PC), intermedios en Sanabria (SSC) y menores en el macizo central (SG). Esto refleja un cierto gradiente en la composición de las comunidades a lo largo de una amplia extensión geográfica en bordes opuestos de la meseta norte ibérica, debido a las heterogeneidades del hábitat (Magurran 1988). Y sin embargo un nivel de recambio con la altitud muy bajo de especies coincidiendo con los datos expuestos por Pleguezuelos y Villafranca (1997), Lizana *et al.* (1988, 1995) y Lizana y Morales (2001) en varios conjuntos de macizos montañosos.

El fenómeno de la especiación, y posterior formación de endemismos de reducida distribución en los macizos montañosos a través de su evolución, confiere a estas zonas serranas una relevancia biológica notable ya que albergan gran cantidad de especies protegidas por la legislación en función de su grado de endemismo y/o amenaza. Sin embargo, las poblaciones de anfibios sufren un progresivo declive en todos los rangos altitudinales que alcanza con particular intensidad para las comunidades de mayor altitud (Lizana y Barbadillo 1997, Stuart *et al.* 2004). Debido a la proliferación de enfermedades emergentes en las últimas décadas como la saprolegniosis, quitridiomycosis y la ranovirosis (Bosch *et al.* 2007, Ayres 2008, Bosch y Rincón 2008, Teacher *et al.* 2008a,b, Balseiro *et al.* 2009, Duffus *et al.* 2009, Kik *et al.* 2011, Price *et al.* 2014), y las afecciones subletales derivadas de la incidencia letal del ultravioleta sobre las puestas y los embriones (Lizana y Pedraza 1998, Lizana *et al.* 1999, Marco *et al.* 2001, Robinson *et al.* 2003, Macías *et al.* 2007, Fernández-Beneitez 2011, Ortiz-Santaliestra *et al.* 2011) y otros factores inducidos por el cambio climático global (Pounds 2001, Carey y Alexander 2003, Araújo *et al.* 2006, Pounds *et al.* 2006, Tomasëvic *et al.* 2007).

Para la mayoría de anfibios las nutrias suponen un potencial depredador únicamente durante un corto periodo del año, cuando los adultos desarrollan actividad en las orillas someras o en tierra, debido al

comportamiento de freza masiva o al cortejo (ver Apartado 7.1.1). La presencia de ranas verdes y ranas de S. Antonio en un humedal es más detectable para las nutrias del valle, a través de sus reclamos acústicos (coros y cantos de celo) audibles a muy larga distancia (Masó y Pijoain 2011), que el resto de la batracocenosis (otras ranas, sapos y urodelos). Por lo tanto se verían afectadas todas las poblaciones de otras especies allí disponibles, que por efecto de rebote que se convierten también en potenciales presas de las nutrias en las orillas.

De esta forma en las lagunas y embalses de altitud donde existen abundantes poblaciones de ranas verdes se producen algunos años eventos de captura y desollado de sapos comunes más importantes cuantitativamente que en otras zonas (ver Apartado 10.2), donde la incidencia de esta actuación es muy dispersa y muy poco masiva. Esto es muy patente en el efecto de las nutrias sobre la población de sapos comunes en Laguna de Peces (donde ambas especies son abundantes) y no en otras donde a pesar de la llegada de las nutrias no se produce la captura masiva (como p.e. en Laguna Truchillas); con toda una gradación en el fenómeno, con lugares de fuerte intensidad y pocas ranas (p.e. Laguna Grande de Gredos o Pozo de Curavacas). Finalmente tenemos ecosistemas con baja intensidad predatoria y casi ausencia de ranas verdes (p.e. en Laguna de Cubillas o en los lagunatos de Piatorta), o bien con buenas poblaciones de ranas (p.e. Laguna de Lacillo).

[Ecología de *Bufo spinosus* y *Pelophylax perezi* durante la estación de reproducción en dos lagunas de alta montaña](#)

Los sapos comunes (*Bufo spinosus*) son una de las especies más típicas de las lagunas de montaña, donde han conseguido hasta el presente conservar mejores poblaciones que en los humedales de zonas bajas; aunque se trata por otro lado de una especie eurhipsa de amplia distribución; si bien en los humedales altimontanos parecen tener su óptimo las poblaciones españolas (Lizana 1997, 2002). Al menos en la actualidad, cuando se ha rarificado su presencia en humedales de tierras bajas, parece que tanto por el mayor impacto antrópico que han sufrido éstas, como por la mayor disponibilidad de masas para la reproducción en las partes serranas (Lizana y Ciudad 2002b).

Siguiendo la clasificación de Wells (1977) *B. spinosus* tiene una estrategia reproductiva de tipo "explosivo", con la sincronización en un corto periodo de tiempo (pocas semanas) la puesta. Los sapos comunes se localizaron en Laguna de Peces de preferencia en el borde de las lagunas, y otras veces sumergidos en aguas muy someras a menos de 0,5 m de la orilla por lo que las nutrias tienen fácilmente acceso a estas presas simplemente transitando por el borde del agua. No se encontraron diferencias interanuales entre la cantidad de sapos que esperan en las orillas (la mayoría) y los que permanecen sumergidos en espera de poder hacer el amplexus; por lo que éste debe ser el patrón general de comportamiento.

Los machos por lo tanto esperan a las hembras con preferencia en las zonas de interfase tierra-agua, lo que podría permitirles anticipar su aproximación a las hembras que llegan al humedal desde la vegetación aledaña, con respecto a los competidores que permanecen sumergidos. A cambio, su

▷ DISCUSIÓN II

exposición a la depredación es mucho mayor.

En Peces se encontraron a lo largo de 7 estaciones de reproducción dos tipos de estrategias de respuesta a la climatología en lo referente a la etapa de freza en las orillas. Algunos años se encontró un patrón unimodal de respuesta con una época de concentración de ejemplares adultos en las orillas, y otros en los que hubo dos máximos de diferente intensidad. En todos los casos la variación del intervalo de inicio y final del periodo dependió de la climatología local y en relación con el periodo de deshielo de la laguna. En general, se produjo entre primeros de abril y mediados de mayo, aunque en algunas ocasiones el segundo pico de presencia se desplazó hacia finales de mayo o junio. En total el intervalo global de días de reproducción se repartió en este humedal entre el día 100 y el 163 de un año natural.

Fuera de la primavera no se hicieron transectos nocturnos en Peces, pero en los recorridos diurnos por las orillas no se detectó la presencia de sapos comunes sumergidos en las orillas de la laguna, o refugiados en las praderas y arroyos. Sin embargo Lizana (1990) encuentra una importante población de sapos adultos activos durante el verano en el circo de Laguna Grande, incluso en horario crepuscular o vespertino. Estas diferencias podrían deberse a las diversas condiciones climáticas entre ambos ecosistemas, que permiten en Peces un mayor intervalo de tiempo de actividad para la alimentación en el otoño antes de un nuevo ciclo de hibernación (retraso en las nevadas) que no precisa de la exposición de los individuos en el verano a unas condiciones de más sequedad y calor durante gran parte de las semanas del verano y el principio del otoño.

De esta manera la estabilidad de la masa de agua en el verano, la existencia de buenas condiciones climáticas de temperatura y humedad (incluso diurnas) para la actividad en el circo de Laguna Grande Gredos podría condicionar la presencia de adultos activos tras el periodo de reproducción en las praderas encharcadas. Aprovechando así un ciclo continuado de actividad, casi sin periodos de letargo temporal, más largo en Gredos; y por el contrario un periodo discontinuo de actividad en Sanabria con un gran importante parón estival condicionado por unas condiciones microclimáticas de mediterraneidad, y las subsiguientes condiciones de xericidad que impone, salvo los días de tormentas (Apartado 0.1).

La rana verde común (*Pelophylax perezi*) es considerada una especie generalista que tiene su óptimo en zonas bajas (Llorente *et al.* 2002), aunque su presencia en zonas serranas (e incluso alpinas) es cada vez más resaltante y patente a lo largo de los dos periodos de trabajos de esta Tesis (obsv. propias). Sin embargo utiliza una estrategia reproductiva de tipo "prolongada", utilizando la misma clasificación; si bien es cierto que las ranas utilizan gran parte de la primavera y del verano para la reproducción, durante unas pocas semanas es cuando más puestas se pueden observar en las orillas.

P. perezi es el segundo anfibio en importancia cuantitativa, por su biomasa y abundancia, en estas lagunas de alta montaña. Aunque están presentes en ambos ecosistemas, en Laguna de Peces constituyen poblaciones muy grandes y bien distribuidas en las orillas; mientras que en Laguna Grande su presencia es más ocasional, en especial en la masa principal de agua (Lizana 1990, Martín -Sánchez 1995, Santos 2013). Esta diferente ocupación del hábitat ha sido reflejada en la dieta de las nutrias a lo largo de todo el periodo de estudio (ver Apartado 9.3).

Por lo que se refiere a la presencia en el litoral de los humedales la rana verde es una especie realmente

acuática, porque aunque son capaces de hacer desplazamientos largos por tierra y aguantar condiciones intermedias de xericidad, su uso del espacio está muy condicionado por las orillas. En el interior de las ensenadas más someras donde se desarrolla la vegetación macrofítica flotante y sumergida es donde encuentran refugio, donde se alimentan y también donde se comunican a través de los cantos y coros (Barbadillo 1987, Llorente *et al.* 2002, Masó y Pijoan 2011). Las nutrias por lo tanto deben localizar a esta especie de una manera diferente, y además por otra parte su capacidad de huida (nadando y a saltos) es mucho mayor que la de los sapos comunes.

Dinámica poblacional de los sapos comunes en medios lacustres de altitud

A pesar de ser una especie muy bien distribuida en la Península Ibérica son escasos los estudios demográficos realizados sobre *Bufo spinosus*. Únicamente se dispone de los datos que aportan Campeny y Montori (1985) sobre la estructura de una población reproductora en un medio artificial de zonas bajas del litoral NE de España; y Lizana (1990) que presenta datos de la estructura y dinámica poblacional en un ciclo plurianual para zonas de gran altitud en el Macizo Central de Gredos. Más recientemente Ortíz-Santaliestra (2002) y Santos (2013) actualizan los censos de esta especie en Laguna Grande.

En el caso de Sanabria los únicos datos disponibles sobre la especie en 1994 se referían a notas corológicas sobre su distribución, por lo que se decidió aportar en el trabajo un estudio plurianual de población en Laguna de Peces para compararlos con Laguna Grande, ya que en estos dos humedales además se producía la depredación masiva de sapos comunes por las nutrias. Los trabajos de censado y recuento de ejemplares en este lugar se realizaron en las primaveras del periodo 1995-2000 y en 2014, aunque no se estudió la población en verano, dada la ausencia de nutrias en este periodo.

Al tratarse de una especie con intensa filopatría (Reading *et al.* 1991) y de movimientos de dispersión muy limitados durante sus fases de actividad en tierra las noches lluviosas (un máximo de 3.000 m según Sinsch 1990) la población de un humedal puede ser estimada de forma precisa mediante el avistamiento de ejemplares en el borde del agua y en una banda periférica de algunos cientos de metros. Sztatecsny y Schabetsberger (2005) detectan en zonas alpinas movimientos de migración fuera de la estación reproductora de más largo alcance (hasta 1.000 m de radio y 390 de desnivel). Durante el verano únicamente se pudo contactar con ejemplares juveniles con un cierto grado de actividad; siendo los neonatos más abundantes en la banda árida de la laguna y su entorno más próximo, y algo más desarrollados los ejemplares localizados en zonas más alejadas (menos de 500 m del borde habitual de la laguna). Este comportamiento dispersivo ha sido descrito frecuentemente: Heusser (1968), Paull *et al.* (1981), Reading *et al.* (1991) y Lizana (1990).

Con los datos poblacionales obtenidos mediante recorridos de las orillas con anfibios en reproducción se sub-muestra una parte importante de la población, los juveniles; debido a su comportamiento críptico y a su falta de actividad en las inmediaciones del humedal y a un uso del hábitat segregado (Duellman y Trueb 1994, Wells 2007). La razón terciaria de sexos (considerada para toda la población en el transcurso

▷ DISCUSIÓN II

de un año y no sólo en la época reproductora) que obtiene Lizana (1990) en altitud es de 4,3 M / 1 H; muy similar a la obtenida por Campeny y Montori (1988) para zonas bajas, y por otros autores en otros puntos de Europa (Davies y Holliday 1979, Reading *et al.* 1991).

Con esta estructura poblacional la razón de sexos en época reproductora en Laguna Grande promediada para 4 años de estudio resultó de 3,9 M / 1 H, (datos de Lizana 1990, Ortiz-Santaliestra 2002, Santos 2013). Representando un valor muy alejado de la secundaria (al nacimiento de las larvas) pero muy próxima a la terciaria. En la Laguna de Peces el valor promedio para 7 años de estudio en los días en que se encontraron amplexus formados resultó de 20,5 M / 1 H, con una importante variación entre 2,5 y 66,5; según el año de muestreo.

Según estos datos, los días clave para la reproducción fue posible encontrar muchos más machos que hembras en las orillas, una de las razones por las que aquí podría ser más masiva la formación de amplexus múltiples. También podría ser una de las razones por las que también es más intensa la presión depredadora de las nutrias, y lo es más recurrentemente en promedio que en el caso de Laguna Grande.

Otro de los factores que se ha descubierto a lo largo del estudio son los importantes cambios de reducción del tamaño corporal y el peso (en menor medida) de los sapos comunes en ambos ecosistemas. En concreto con un perspectiva de 25 años de trabajos en Gredos y de 18 en Sanabria se observa un reducción de tallas y pesos para ambos sexos y en ambos ecosistemas; siendo más intensa la pendiente de bajada para los pesos que para las tallas. Y esto es en especial relevante para los pesos de las hembras que parecen tener un tendencia más progresiva a la reducción, con lo que esto tiene de repercusión sobre sus posibilidades embriogénicas y a medio plazo del éxito reproductor (Reading 1986).

Se comprobó que la condición corporal (K de Fulton) de los sapos de Gredos sí ha sufrido cambios progresivos de incremento de la relación del cubo de la talla frente al peso, mientras que se ha mantenido casi constante en Laguna de Peces.

Además de las dificultades naturales que introduce la altitud en estos humedales (derivadas de la reducción del periodo de actividad para todos los estadíos vitales y la escasa tasa promedio de reclutamiento por esfuerzo reproductor; Morrison y Hero 2003) la actividad predatoria de las nutrias parece estar cambiando la estructura de población de los sapos comunes (ver Discusión III). Los cambios parecen producirse hacia una mayor prevalencia de los machos y una menor talla promedio en las hembras; lo que podría influenciar la eficacia biológica de la especie en estas poblaciones. Si a todo esto añadimos una menor tasa de reclutamiento producida por el efecto de otros factores adversos (climáticos) y la especial sensibilidad a los ataques de saprolegniosis (Robinson *et al.* 2003) su estado de conservación a medio plazo debería ser monitorizado de forma minuciosa en los próximos años.

Cambios demográficos en las comunidades de sapos comunes en dos lagunas de alta montaña

En la estrategia de iniciar el periodo de reproducción cuanto antes para disponer de los medios acuáticos en exclusividad, las especies pueden aumentar algunos años su tasa de mortalidad por congelación en los neveros o las orillas de los humedales (incluso puestas recientes en el peor de los casos), si la climatología propicia nevadas tardías o se presentan temporales fríos fuera de las fechas típicas. Todo ello a pesar de ser una especie bien adaptada a estas condiciones rigurosas, ya que a pesar de su poiquilotermy son capaces de caminar sobre neveros y realizar amplexus con las orillas en deshielo parcial (obs. personal). Sin embargo ni en Lizana (1990), ni en Ortíz-Santaliestra (2002) o Santos (2013) se refleja esta causa de mortalidad en Gredos; ni en los demás muestreos de primavera de las cuatro áreas de estudio de la Tesis se han encontrado ejemplares muertos presumiblemente por congelación. Incluso cuando algunos de los años sí se han producido retrasos en las últimas nevadas (ver fotografías de mayo de 2014 en Anexo A4.1.1).

Otra de las posibles causas de mortalidad natural de la especie es la formación de amplexus múltiples, en los que la hembra puede morir ahogada por el peso de los machos, al no poder salir a respirar a la superficie (Davies y Holliday 1978,1989). En Laguna Grande de Gredos, Lizana (1990) encuentra este suceso esporádicamente. Al igual que nosotros en Laguna de Peces, Laguna de Cubillas, Embalse de Playa y Laguna de Lacillo, donde se localizaron algunos de estos amplexus multitudinarios (hasta 20 machos, observación personal), y hembras recién muertas durante el proceso de liberación de los cordones de huevos (ver Anexo A4.1.1.2), siendo más frecuente en el primero que en los demás.

Este debe ser uno de los factores importantes de mortalidad diferencial de las hembras, muerte por agotamiento fisiológico o ahogamiento, y que podría influir en la sex-ratio muy desequilibrada que se encuentra en el caso de Laguna de Peces (M:H 20,5; rango: 2,5 - 66,5) y algo menos en Laguna Grande (M:H 3 en época de freza y 4,3 en el verano; datos de Lizana 1990), coincidiendo en este sentido con la mayor densidad de machos en el primer ecosistema. Durante la formación de los amplexus múltiples los machos se encuentran en un estrés de tal intensidad que incluso pierden la capacidad de distinción del sexo opuesto y se aferran en su abrazo reproductor a otros machos y a otras especies (Marco y Lizana 2002), a cadáveres y casi cualquier objeto que esté impregnado de su olor como es el caso de macollas de hierbas (observación personal) o los dedos del investigador (fotografía en Anexo A4.1.1.1).

Otro factor de desviación de la sex-ratio podría ser el desequilibrio diferencial de la depredación de ejemplares por las nutrias, en este caso en contra de la cantidad de efectivos masculinos. En este caso la mortalidad se produce en mayor cuantía para el sexo más abundante y expuesto en las orillas de los lugares de puesta, que son los machos. En Peces se encontró una depredación desigual 14,5 veces mayor sobre los machos, y aún así la población residente de adultos reproductores mantiene una relación de sexos de 13 M / 1 H en 2014.

La presión predatoria podría tener una propiedad negativa añadida en el acortamiento del periodo de freza detectado por Lizana (1990) en 1988, el único año en el periodo 1986-1989 en que las nutrias alcanzaron el circo de Laguna Grande. El hecho de una posible huida defensiva de los adultos de las

▷ DISCUSIÓN II

orillas de las lagunas, y el hecho de que se detectaran cambios en las ensenadas de colocación de las puestas se apuntan en este trabajo como posibles indicadores de un desigual éxito reproductor los años en los que se produce la llegada del depredador.

En este sentido los datos de Laguna de Peces, donde es habitual el acceso de las nutrias todos los años, corroboran que el número de puestas se ha reducido a lo largo del periodo de estudio, con un máximo de 5 en 2014 a lo largo de todo su perímetro, aunque no ha cambiado de forma significativa la sex-ratio. Detectándose por otra parte en 2014 la mayoría de las puestas de sapo común (muy escasas en total) muy cerca de las dos letrinas principales de *Lutra lutra* (ver fotografías en Anexo A4.1.1).

Por otro lado, los datos de recuentos de número total de ejemplares en el periodo reproductor en ambos ecosistemas han sufrido reducciones importantes (ver Apartados 8.3.6 y 8.7.1) aunque no se detectó un cambio en la selección de las orillas más utilizadas por los grupos de machos en el proceso de espera a las hembras entre las observaciones de 1995-99 y 2014. Un descenso de individuos que además ha repercutido sobre la eficacia reproductora de la especie a través de una reducción del tamaño y peso corporal promedios de todos los individuos (ver Apartado 8.7.3); pero con especial incidencia en las hembras tanto en Gredos (Santos 2013) como en Sanabria.

Bajo la premisa de que el peso de las hembras es directamente proporcional a la cantidad de embriones que pueden generar en los cordones de freza (Reading 1986) la reducción del éxito reproductor durante el periodo de estudio es clara; si bien, no se ha podido establecer claramente una causalidad directa en la captura masiva de sapos por las nutrias. Ya que se desconoce la incidencia de otros posibles factores ligados a cambios en el hábitat o a la incidencia de las enfermedades emergentes y su efecto sinérgico con el aumento de UV-B.

También y de manera más local (p.e. en la Laguna de Peces y en Cubillas, observación personal) la muerte vandálica de algunos ejemplares (amplexus incluidos) causada por los cada vez más frecuentes turistas (Morales y Lizana 1997) deberían ser tenida en cuenta como factor de declive; y quizá haya además otros desconocidos hasta el momento.

[Cambios poblacionales en las comunidades de ranas en el entorno de laguna de Peces y otros humedales de altitud](#)

A lo largo de un periodo de 15 años se detectaron cambios apreciables en la cantidad de anfibios que se pueden encontrar para un determinado esfuerzo de muestreo en los ecosistemas de Sierra Segundera y Cabrera. En concreto los cambios parecen haberse dirigido en dos sentidos en el entorno de la Laguna de Peces (1.707 msm). Por un lado en cuanto al tamaño de las comunidades, y por el otro hacia cambios en la frecuencia con que se localiza cada una de las especies principales (ver Apartado 8.3.6).

Además se deben tener en cuenta los cambios acumulados en los propios hábitats a través de los distintos impactos antrópicos, derivados de la gestión del territorio (pastoreo, turismo, incendios); y los

ambientales, derivados del efecto del cambio climático global sobre el clima local (régimen de temperaturas, periodo de innivación, intensidad de la radiación UV-B, etc.).

En lo que se refiere a las propias orillas de la laguna los principales cambios reflejados en los transectos muestran una consolidación de la población de rana verde, frente al resto de las especies; a pesar de ser un ecosistema localizado en la alta montaña. Dicho cambio podría tener su base en factores endógenos como un cambio en el estado trófico de la laguna (mayor eutrofización del agua) o una mayor terrenalización de los fondos someros. Un proceso que se consolida en los periodos estivales de fuerte bajada del nivel del agua; con periodos de sequía prácticamente completa del humedal (Negro 2005) mediante el asentamiento de especies herbáceas propias del cervunal.

También por influencia de otros factores de origen exógeno producidos en las orillas y las laderas (como los desbroces, utilización de maquinaria pesada, erosividad de orillas por pisoteo, incendios en periodo de estiaje, sobrepastoreo, etc.) pueden haber repercutido de forma negativa sobre las especies con más requerimientos ambientales en su fase terrestre (rana patilarga, rana de S. Antonio, sapo común y sapo corredor) y pueden haber favorecido a otras que son más eurioicas y tolerantes con los impactos (rana verde común). En gran medida por su agravamiento progresivo en los últimos años, y en parte por su efecto sinérgico sobre las biocenosis de esta laguna represada y sometida un hidroperiodo no natural debido a su gestión para usos consuntivos.

La rana verde (*P. perezii*) es una especie con amplia valencia ecológica que le permite utilizar casi cualquier tipo de humedal durante su fase larvaria (Egea-Serrano *et al.* 2005a,b; Egea-Serrano 2014), además de presentar mejor resistencia a los daños del UV-B que otras con la que comparte estos humedales de alta montaña (Lizana y Pedraza 1998, Lizana *et al.* 1999). Durante el primer periodo de muestreo se encontraron densidades mayores de ranas verdes en otros humedales de altitud con unas orillas menos estables y conservadas (menor colonización de macrofitas sumergidas y praderas de isoetes) como por ejemplo en la laguna de Sotillo (1.580 msm) o el embalse de Puente Porto (1.645 msm). También otros humedales con gran colonización y desarrollo de áreas de turbera como en Lacillo (1.695 msm) o en la Roya (1.615 msm).

Por lo tanto esta especie, muy plástica ya de por sí, es capaz de desarrollar su potencial colonizador de algunos medios acuáticos favorecida por la colonización vegetal de las orillas (plantas helófitas y flotantes), y también es favorecida por los cambios antrópicos antes citados. Sin embargo en aquellos humedales en los que se desarrollan praderas sumergidas, y en general el nivel del agua es constante (y la calidad es buena) aunque puedan estar presentes no son capaces de desplazar al resto de la batracocenosis. En estos humedales como la laguna de Cubillas (1.820 msm), laguna de la Clara (1.605 msm) o de Truchillas (1.755 msm), es donde los sapos conservan mejores poblaciones gozando de ventaja para utilizar estos ecosistemas como punto de reproducción.

En otros humedales de tipo turboso en los que los incendios, y el posterior acúmulo de nutrientes y sedimentos, han transformado la masa de agua (terrestrializando el ecosistema) se han registrado también cambios negativos sobre las poblaciones de ranas patilargas (*R. iberica*). Por ejemplo en el Arroyo del Fuego (punto C04, 1.707 - 1.555 msm) en 2014 se registró en los transectos de recuento una

▷ DISCUSIÓN II

disminución de esta especie en beneficio de las ranas verdes, que ahora son 2,87 veces más dominantes (ver Apartado 8.3.6.2).

Pero además de los valores globales ocuparon también los tramos de mayor pendiente (dinámica más lóaticas y turbulenta por los saltos de agua) en los que en 1997 se había comprobado la dominancia de las patilargas, de manera que se ha invertido el patrón de óptimos para las zonas de reproducción y alimentación de las larvas. Como resultado la segunda especie parece haber perdido gran parte sus nichos ecológicos.

Nota:

Parte de los contenidos de esta discusión y de las ideas aquí plasmadas, y otras más, fueron desarrolladas en las respectivas discusiones de los siguientes trabajos: Lizana *et al.* 1995, Morales y Lizana 1997, Morales *et al.* 1998b,2000; Lizana y Morales 2001.

PARTE III

ECOLOGÍA TRÓFICA DE *Lutra lutra* EN LOS ECOSISTEMAS ACUÁTICOS DE ALTA MONTAÑA

- INTRODUCCIÓN. Parte III.
- DIETA DE *Lutra lutra* EN DISTINTOS SISTEMAS MONTAÑOSOS DE LA PENINSULA IBÉRICA.
- LOS ANFIBIOS COMO RECURSO ALIMENTICIO EN LAS LAGUNAS Y EMBALSES DE MEDIA Y ALTA MONTAÑA. CONDUCTA DE MARCAJE.
- IMPACTO DE *Lutra lutra* SOBRE LAS POBLACIONES DE ANFIBIOS DE ALTA MONTAÑA.
- DISCUSIÓN III.

INTRODUCCIÓN. Parte III.

Los trabajos de análisis de la dieta, o ecología trófica, de *Lutra lutra* quizá sean el principal aspecto autoecológico en el que se ha trabajado en esta especie, y en parte se sigue haciendo. También constituyen uno de los primeros contactos del aficionado o del estudioso novel con la especie, dada la facilidad con la que se localizan los excrementos y la relativa sencillez con la que se pueden analizar los restos en su interior, lo que nos van a permitir conocer sus presas más habituales.

Desde los inicios del estudio de la especie en Europa y España (años 80's) son los trabajos de ecología trófica son más abundantes en la bibliografía. Las investigaciones comenzadas casi sincrónicamente por el Dr. Ruiz-Olmo en el N.E. de España (Ruiz-Olmo,1985), en Galicia por el Dr. Callejo (Callejo *et al.* 1979; Callejo 1985, 1988; Callejo y Delibes 1985) y en Doñana por el Dr. Delibes (Adrián *et al.* 1985, Delibes y Callejo 1985, 1987) supusieron el arranque de una línea de trabajo constante hasta la actualidad, y recogieron el testigo del primer análisis del estado de conservación y la distribución de la especie en España realizado por Blas-Aritio (1978).

Los trabajos iniciales sobre alimentación de las nutrias ibéricas abarcaron las poblaciones del NE ibérico recluidas en las partes altas de las cuencas del Segre y sus principales tributarios (Ruiz-Olmo 1985, 1995a), en el NO Ibérico en ríos gallegos (Callejo *et al.* 1979; Callejo 1985,1988; Callejo y Delibes 1985,1987) y de León (Adrián *et al.* 1988); y en el SO ibérico en Doñana y otros cauces de Huelva (Adrián y Delibes 1987, Adrián *et al.* 1985,1986) y de Córdoba (López-Nieves y Hernando 1984).

En la siguiente década se popularizan los trabajos sobre la alimentación de este mustélido cada vez más presente en muchos ríos ibéricos, debido a su incipiente recuperación poblacional. Se establecen entonces varias líneas de trabajo, con especialización de los grupos de investigadores, y entre ellas también está la línea de trabajo de alimentación. En la cual se centran los esfuerzos en conocer los patrones de estacionalidad y la variación local de las presas en función de los gradientes ambientales (Ruiz-Olmo *et al.* 1989; Peris *et al.* 1990; Jiménez y Lacomba 1991; Ruiz-Olmo 1995b,c; Bueno 1996; Morales y Lizana 1997; López Nieves *et al.* 1998; López-Martín *et al.* 1998; Morales *et al.* 1998a,b, 2004), pero también en otras líneas de trabajo como la relación de la especie con la calidad del hábitat y la presencia de ictiofauna exótica (Nores *et al.* 1990; Valladares *et al.* 1996; Prenda y Granado-Lorencio 1996, Prenda 1997), la relación entre la contaminación del agua y el efecto bioacumulador de la especie dada su condición de superdepredador (Delibes *et al.* 1991; Ruiz-Olmo *et al.* 1998b; López-Martín y Ruiz-Olmo 1996). Y un largo listado posterior no abordable en esta página.

9. DIETA DE *Lutra lutra* EN DISTINTOS SISTEMAS MONTAÑOSOS DE LA PENINSULA IBÉRICA.

9.1 ANÁLISIS DE LA ECOLOGÍA TRÓFICA EN DISTINTOS MACIZOS MONTAÑOSOS.

El estudio de la dieta de las nutrias se realizará a partir de la información obtenida del análisis de los restos de presas encontrados en los excrementos, tras ser sometidos a un proceso de lavado y limpieza de impurezas (ver Apartado 0.3.7). Los datos obtenidos en los recuentos de partes duras (básicamente piezas óseas, ojos, otolitos y escamas) fueron transformados en las tablas a número de individuos y por lo tanto se presentan como valores de presencia de ejemplares en dieta, sin tener en cuenta su tamaño o posible aportación de la biomasa total ingerida en función de su talla.

Los valores de frecuencia se expresarán de forma relativa en función de la cantidad de ejemplares (item-presa) que están contenidos en cada muestra o porcentaje numérico (%N), así como de la frecuencia con que cada especie aparece en el conjunto de muestras (frecuencia de aparición o porcentaje de presencia, %P).

En este caso particular, la ausencia de cangrejos en las tres zonas en las que se ha realizado el estudio hace que sólo se considere la presencia de presas vertebradas en la alimentación, ya que el resto de los moluscos y artrópodos que habitualmente aparecen representados en las muestras se consideran provenientes de los estómagos de las presas (Apartado 9.3.1.6), de manera que no parecen suponer aporte nutricional. Quizá con la excepción de los grandes escarabajos ditiscos (*Dytiscus* sp y *Cybister* sp) que podrían ser considerados como presa alternativa (Román 2011); aunque en general aparecen con una frecuencia muy baja en nuestras muestras, de manera que también han sido excluidos del análisis. No obstante, serán reseñados en las tablas generales de datos (ver Anexo A3.5).

9.1.1 ANÁLISIS DE LA DIETA DE *Lutra lutra* EN LAS ZONAS DE MONTAÑA.

En función de la intensidad de muestreo en cada zona se dispone de un conjunto de muestras de 974 excrementos analizados, que provienen de los siguientes lugares y años de muestreo (Tabla 9.1). Los datos completos del análisis de ecología trófica se presentan en el Anexo A3.4.

El principal esfuerzo de recogida de excrementos para el análisis de la dieta de *L. lutra* se realizó en la primera etapa del muestreo, durante el rango anual 1994-95 en Gredos, y 1995-97 en Sanabria. En 2014 se recogió una muestra significativa de los excrementos encontrados en los recorridos de Fuentes Carrionas durante los transectos de mayo y junio, así como una muestra representativa de los

▷ ECOLOGÍA TRÓFICA

encontrados en Sanabria. Parte de los encontrados a lo largo del mes de mayo en las zonas de altitud, así como en el valle principal, y principalmente en el entorno del lago (ver detalles en Anexo A6.3.3).

Área de estudio	Año/s	Nº de muestras	Nº de presas vertebradas (pv)	Nº total de ítem-presas (ip)	pv / ip
SANABRIA		638	2.304	2.777	0,829
	1995-99	598	2.278	2.727	0,835
	2014	40	245	258	0,949
GREDOS		327	1.186	2.625	0,452
	1994	247	935	2.229	0,419
	1995	80	251	396	0,634
FUENTES CARRIONAS	2014	9	20	35	0,57
SUMA GLOBAL:		974	3.510	5.422	

Tabla 9.1 Periodos de estudio de la dieta de *Lutra lutra* en las zonas montañosas de la Cuenca del Duero, así como tamaño del conjunto de muestras y el conjunto de presas cuantificadas a partir de los indicios recogidos en los excrementos.

En el análisis de los datos de las tres matrices tróficas se tendrán en cuenta, además de la variabilidad espacial de las tres áreas de estudio, las diferencias temporales en la recogida de las muestras, así como su variabilidad dentro del gradiente altitudinal, la tipología de los tramos estudiados, estacionalidad climática y la dinámica ecológica general del ecosistema acuático estudiado en cada caso.

9.1.1.1 Resultados en las subcuencas – Alto Tormes y afluentes –

A lo largo del invierno 1993-94 se inició el estudio de la dieta de las nutrias en Gredos con la recolecta de todas los excrementos localizados durante los recorridos de detección de presencia en las estaciones de seguimiento. El trabajo se continuó durante todo el año 1995 y hasta febrero de 1996. En total se utilizó para este análisis un conjunto de 327 muestras, que fueron agrupadas funcionalmente en las anualidades de 1994 y 1995 (Tabla 9.1).

Como era de esperar, los vertebrados aparecieron ampliamente representados en la dieta de las nutrias de Gredos. Los cinco órdenes se vieron representados aunque en proporciones muy diferentes, siendo los peces los más abundantes en todos los casos (Tabla 9.2), como se conoce para la totalidad de los estudios de ecología trófica en toda su área de distribución. Sin embargo los anfibios tienen un papel muy relevante en la dieta de las nutrias de esta zona montañosa ya que suponen más del 22% de los ítem-presa identificados, y aparecen globalmente en el 43% de las muestras.

Los mamíferos y las aves tienen una relevancia marginal en la dieta en esta zona, con una presencia muy baja (< 1,5%) en las muestras. Sin embargo, es resaltable la aparición de indicios de reptiles (lagartijas serranas y culebras de agua) en casi el 4% de las muestras; lo que supone una frecuencia numérica del 1% (Tabla 9.2). En ella se recoge la cantidad de indicios de cada grupo taxonómico (ítem-presa) de vertebrados como integrante fundamental de la alimentación de las nutrias de Gredos, y en el Anexo 3.5 los datos completos de este análisis.

	Análisis numérico		Análisis porcentual	
	Nº Item-presa	%N	presencia	%P
<i>Stru</i>	568		271	
SALMONIDOS	568	47,9%	271	57,8%
<i>Pdur</i>	172		84	
<i>Sqcar</i>	153		74	
<i>Cip</i> IND	6		6	
CIPRINIDOS	331	27,9%	120	25,6%
PECES	899	75,8%	304	64,8%
<i>Ssal</i>	4		4	
URODELOS	4	0,3%	4	0,9%
<i>Bspi</i>	73		52	
<i>Bcal</i>	1		1	
<i>Bufo</i> IND	2		2	
<i>Ribe</i>	156		85	
<i>Pper</i>	1		1	
Rana IND	20		20	
Anu IND	10		10	
ANUROS	263	22,2%	140	29,9%
ANFIBIOS	267	22,5%	142	30,3%
<i>Imon</i>	3		3	
<i>Nmau</i>	12		12	
OFIDIOS	12	1,0%	12	2,6%
REPTILES	15	1,3%	15	3,2%
AVES	3	0,3%	3	0,6%
<i>Asap</i>	1		1	
<i>Crocid</i>	1		3	
Mam IND	3		1	
MAMÍFEROS	5	0,4%	5	1,1%
VERTEBRADOS	1.186	100,0%	326	99,7%
INVERTEBRADOS	1.439		235	
SUMA TOTAL	2.625		327	

Tabla 9.2 Resultados expresados en porcentaje numérico y de presencia del análisis de dieta de *L. lutra* en la Sierra de Gredos. Abreviaturas como en Tabla 9.5.

Si tenemos en cuenta el contenido numérico de cada muestra, las presas en Gredos son mayoritariamente acuáticas (casi el 99%) y pertenecen por lo tanto a dos grupos muy ligados al medio acuático como son los peces y los anfibios. Únicamente el 1,9% de las presas identificadas se corresponden con los otros tres órdenes (Figura 9.1_A).

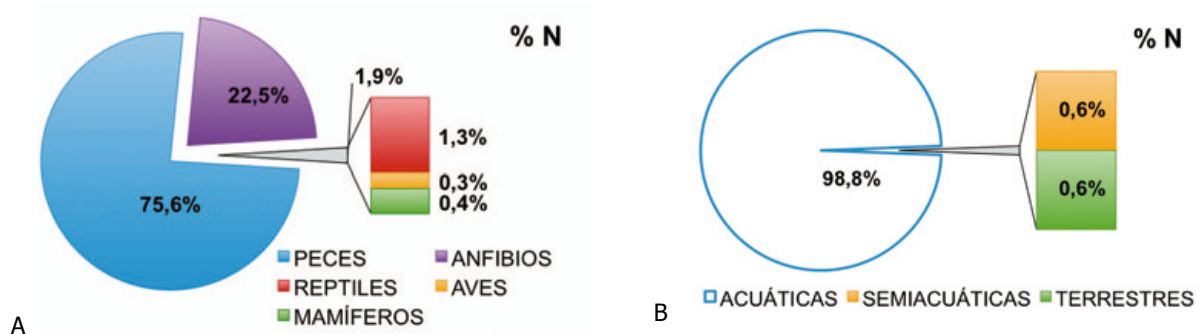


Figura 9.1 Frecuencia numérica de representación de los diferentes órdenes de vertebrados (A) en la dieta y su condición acuática (B).

Al considerar las frecuencias de aparición de cada ítem en el conjunto de muestras los resultados son muy similares, pero en este caso el valor %P de los anfibios supera el 30% y el resto de presas que no

▷ ECOLOGÍA TRÓFICA

son peces es un poco superior, alcanza prácticamente el 5% (Figura 9.2).

Porcentualmente casi en el 98% de las muestras aparecieron representados los peces y anfibios (presas acuáticas), siendo apenas el 2,3% las muestras que no contenían restos de alguno de estos grupos y que pueden considerarse como semi acuáticas o terrestres (ligadas en cualquier caso a la ribera del río o las orillas de los humedales de altitud).

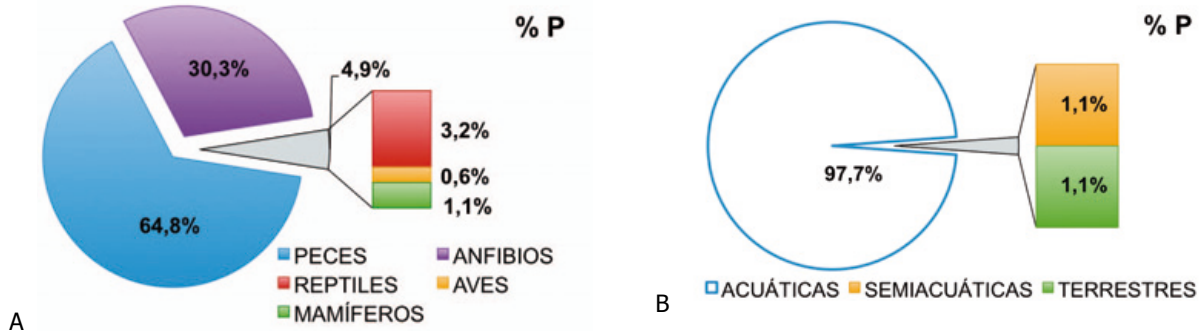


Figura 9.2 Frecuencia porcentual de representación de los diferentes órdenes de vertebrados (A) en la dieta y su condición acuática (B) para el conjunto de 327 muestras de Gredos.

En cuanto a los datos de presencia de los diferentes ítem-presa en las muestras el porcentaje de presencia fue mayoritario para los peces (Figura 9.3_A), aunque con variaciones locales y estacionales que serán tratadas más adelante. Los indicios de peces representaron más de $\frac{3}{4}$ partes del total, pero con una mayoría de salmónidos frente a ciprínidos (Tabla 9.2), reflejando en este caso las diferencias en las comunidades ictiológicas en el gradiente altitudinal. Para ver más detalles del análisis comparativo con otras áreas de estudio consultar el Apartado 9.4.1.

Se puede apreciar en la Figura 9.4_B la importancia cuantitativa de la presencia en la dieta de ranas y sapos (anuros), frente a los ciprínidos. El resto de los grupos representaron para las nutrias de Gredos opciones de alimentación minoritarias, y su presencia mostró una fuerte estacionalidad.

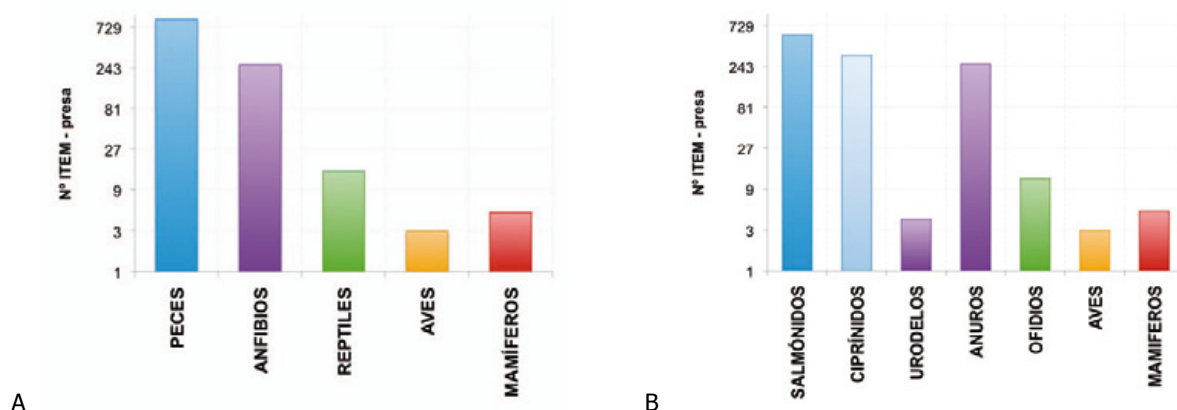


Figura 9.3 Cantidad de datos recogidos de cada ítem-presa en la dieta de Gredos por grupos taxonómicos a nivel de orden (A) y otros grupos funcionales de clasificación (B). Escala vertical potencial de exponente 3.

9.1.1.2 Resultados en las subcuencas – Bibey, Alto Tera, Castro, Tera Medio y afluentes –

A lo largo del invierno 1994-95 se inició el estudio de la dieta de las nutrias en Sanabria con la recolecta de excrementos localizados en las estaciones de seguimiento. Un trabajo que se continuó hasta la primavera de 2000, aunque con un ritmo muy diferente según la evolución del estudio; siendo la mayoría de las muestras de la primera etapa del periodo 1995-97. Finalmente en el segundo periodo se recogieron muestras entre febrero y septiembre de 2014. En total se utilizó para este análisis un conjunto de 638 muestras, que han sido agrupadas funcionalmente en las anualidades de 1995-99 y 2014 (Tabla 9.1).

Como era también de esperar los vertebrados aparecieron ampliamente representados en la dieta de las nutrias de Sanabria. Los cinco órdenes se vieron representados aunque también en proporciones muy diferentes, siendo los peces los más abundantes en todos los casos (Tabla 9.3); al igual que se conoce en otros muchos estudios en todo su área de distribución. Sin embargo los anfibios cumplen un papel muy relevante en la dieta de las nutrias de esta zona montañosa, al igual que en Gredos, ya que suponen más del 21% de los ítem-presa identificados, y aparecen globalmente en el 31% de las muestras. Con grandes diferencias en el gradiente altitudinal como veremos más adelante.

Los mamíferos y las aves tienen una relevancia marginal, con presencia muy baja (< 1%) en las muestras. Sin embargo, es resaltable la aparición de reptiles (casi exclusivamente culebras de agua) en casi el 4% de las muestras; lo que supone una frecuencia numérica de casi el 1% (Tabla 9.3). En la Tabla 9.3 se recoge la cantidad de ítem de cada grupo taxonómico considerado de vertebrados como integrante fundamental de la alimentación de las nutrias en Sanabria, y en los Anexos A6.3.3 - 5 los datos completos de este análisis.

Del análisis directo de la matriz trófica resalta inicialmente el diferente peso que tienen los salmónidos frente a los ciprínidos, en contraste con lo visto para las muestras de Gredos. En el caso de Sierra Segundera y Cabrera los salmónidos (trucha común y arco-iris) representaron el 13% de los ítem-presa identificados, aunque aparecieron en el 41% de los excrementos. Asimismo los ciprínidos que representaron el 64% de los ítem-presa fueron localizados en el 84,5% de las muestras. En ambos casos debe tratarse de capturas de pequeño tamaño, ya que es mucho mayor la frecuencia presencial que la numérica, es decir se encontraron pocos ítem en cada una de las muchas muestras positivas. En el conjunto de la matriz los peces aparecieron en el 96% (612 de 638) de las muestras analizadas, lo que supone valores mucho más frecuentes que para el resto de grupos.

Las bermejuelas (*Achondrostoma arcasii*, Arc) resultó ser la especie más abundantemente capturada por las nutrias y también la que apareció en más muestras. Las truchas comunes o pintonas (*Salmo trutta* m. *fario*, Stru) se localizaron en mayor cantidad y frecuencia que las truchas o salmones arco-iris (*Oncorhynchus mykiss*, Omyk), que únicamente fueron abundantes en un tramo del Tera-medio, en las proximidades de la piscifactoría donde se criaban en el primer periodo de estudio. Debido a lo que las truchas arco-iris no fueron localizadas en las muestras correspondientes al periodo de estudio de 2014 (ver Discusión III).

▷ ECOLOGÍA TRÓFICA

	Análisis numérico		Análisis porcentual	
	Nº Item-presa	%N	presencia	%P
<i>Omyk</i>	74		58	
<i>Stru</i>	198		169	
Sal IND	59		56	
SALMONIDOS	334	13,1	261	40,9
<i>Aarc</i>	1.045		286	
<i>Pdur</i>	132		95	
<i>Sqcar</i>	301		202	
<i>Lboc</i>	33		27	
<i>Gloz</i>	35		28	
<i>Ccal</i>	3		3	
Cip IND	74		54	
CIPRINIDOS	1.623	63,9	539	84,5
PECES	1.957	77,0	612	95,9
<i>Ssal</i>	2		2	
<i>Tmar</i>	10		10	
<i>Lbos</i>	6		4	
URODELOS	20	0,8	18	2,8
<i>Bspi</i>	66		61	
<i>Bcal</i>	3		3	
<i>Bufo</i> IND	52		17	
<i>Hmol</i>	20		18	
<i>Ribe</i>	69		57	
<i>Pper</i>	96		81	
Rana IND	25		24	
Anu IND	208		117	
ANUROS	519	20,4	190	29,8
ANFIBIOS	539	21,2	195	30,6
<i>Lacer</i>	1		1	
<i>Nmau</i>	9		9	
<i>Coronella</i>	1		1	
<i>Natrix</i> IND	12		12	
OFIDIOS	22	0,9	22	3,4
REPTILES	23	0,9	23	3,6
AVES	5	0,2	5	0,8
<i>Micro</i>	6		6	
<i>Gpyr</i>	1		1	
<i>Nano</i>	1		1	
<i>Asyl</i>	4		4	
<i>Crocid</i>	2		2	
Mam IND	2		2	
MAMÍFEROS	16	0,6	16	2,5
VERTEBRADOS	2.540	100,0	638	100,0
INVERTEBRADOS	517			
SUMA TOTAL	3.057			

Tabla 9.3 Resultados expresados en porcentaje numérico y de presencia del análisis de dieta de *L. lutra* en la Sierra Segundera y Cabrera. Abreviaturas como en Tabla 9.5.

Los herpetos (anfibios y reptiles de especies semiacuáticas) suponen el segundo grupo en relevancia cuantitativa y de presencia en la dieta, suponiendo en torno al 23% de las presas y estando presentes en casi el 35% de las muestras (Tabla 9.3). Por su parte los mamíferos representaron apenas el 1% de las presas y su presencia en las muestras fue del 2,5%P.

Las aves resultaron el grupo de vertebrados menos capturado por las nutrias de Sanabria, ya que a pesar de que sus restos son muy conspicuos en las muestras (plumas) únicamente se contabilizaron 5

ejemplares que se detectaron en otras tantas muestras (en el 0,78%). En las zonas de mayor altitud no se vio representado este grupo, a pesar del gran número de muestras analizadas (ver más adelante).

La gran importancia de los peces en la dieta queda representada con valores superiores al 75% para los tipos de presas acuáticas, mientras que del resto las semiacuáticas constituyen a su vez también la mayoría (Figura 9.4_B).

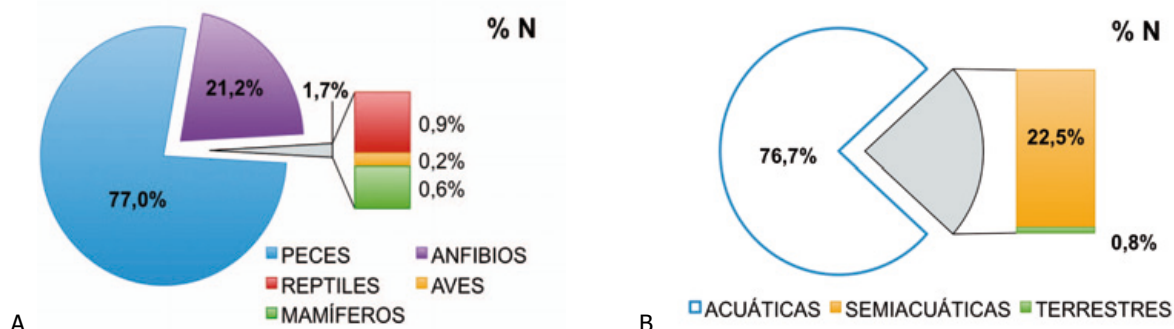


Figura 9.4 Frecuencia numérica de representación de los diferentes órdenes de vertebrados (A) en la dieta y su condición acuática (B).

La distribución de los grupos en el porcentaje presencial (%P) mantiene el mismo patrón de reparto que en presencia numérica (Figura 9.5), aunque en este caso con una fracción correspondiente a los anfibios ligeramente mayor. Esto representa que las nutrias de Sanabria capturan al menos 1 de cada 4 presas en las orillas de los ecosistemas acuáticos o bien en las riberas, fuera del agua.

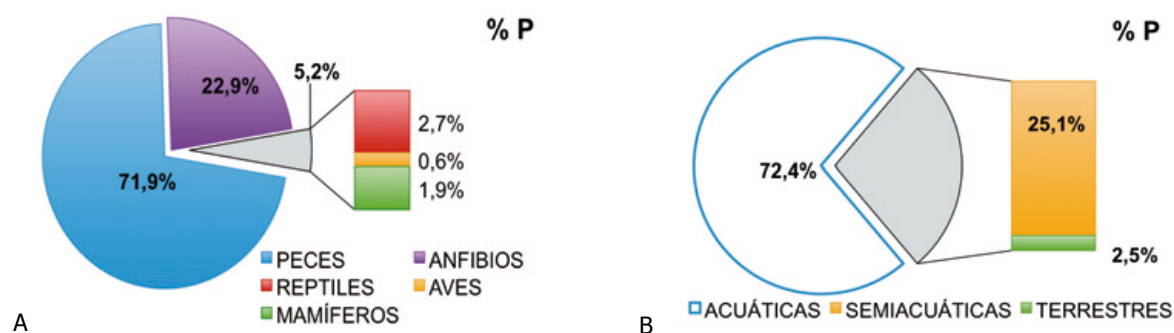


Figura 9.5 Frecuencia porcentual de representación de los diferentes órdenes de vertebrados (A) en la dieta y su condición acuática (B) para el conjunto de 638 muestras de Sanabria.

En cuanto a los datos de presencia de item en las muestras, la dominancia fue para los peces (Figura 9.4_A), aunque con variaciones locales y estacionales que serán tratadas más adelante y a diferencia con lo encontrado en Gredos. Los indicios de peces representaron apenas las $\frac{3}{4}$ partes del total, pero con una clara diferencia en cuanto a la presencia de ciprínidos frente a salmónidos (Tabla 9.3), reflejando en este caso las diferencias en las comunidades ictiológicas en el gradiente altitudinal. Ver el análisis comparativo con otras áreas de estudio en Apartado 9.4.1.

Se puede apreciar en la Figura 9.6_B la importancia cuantitativa de la presencia de indicios en dieta pertenecientes a ranas y sapos (anuros), frente a los salmónidos que en este área no son un grupo esencial en la dieta de las nutrias (ver más adelante).

▷ ECOLOGÍA TRÓFICA

En el resto de los grupos representaron para las nutrias de Sanabria opciones de alimentación minoritarias y su presencia mostró una elevada estacionalidad (ver más adelante).

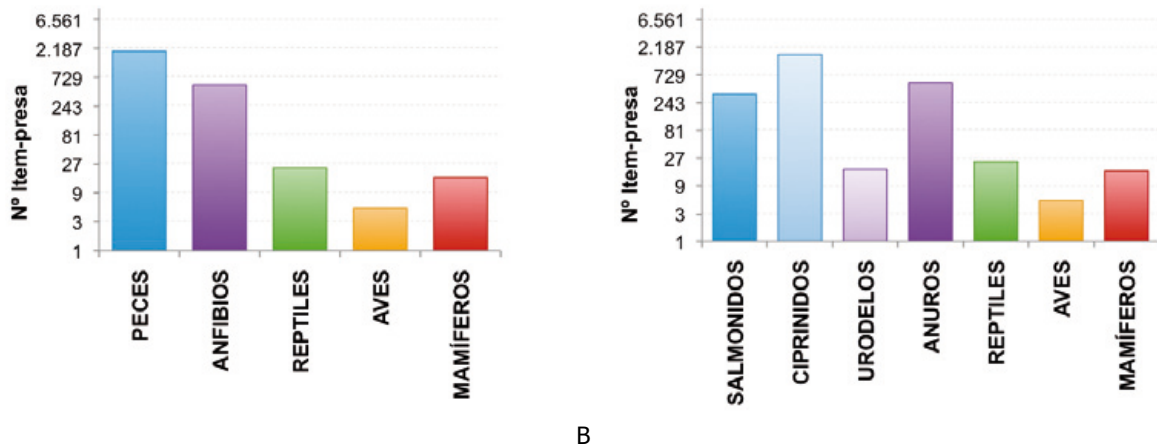


Figura 9.6 Cantidad de datos recogidos de cada ítem-presa en la dieta de Sierra Segundera y Cabrera por grupos taxonómicos a nivel de orden (A) y otros grupos funcionales de clasificación (B). Escala vertical potencial de exponente 3.

El hecho de que en la dieta de las nutrias los peces y los anfibios lleguen a suponer más del 95% de las presas es habitual en los estudios tróficos de la especie, sin embargo es el reparto interno entre los dos grupos de peces (salmónidos y ciprínidos) lo que dará pie a las posibilidades de discusión que se presentan más adelante. También es de resaltar dos hechos importantes en este trabajo de ecología trófica en zonas montañosas.

Uno es el papel de salvaguarda que las cabeceras de los ríos de la meseta norte hacen de la ictiofauna autóctona, ya que salvo la presencia (escasa y puntual) de las truchas arco-iris las nutrias de estas zonas se alimentan exclusivamente de peces autóctonos (pequeños ciprínidos) de la Península Ibérica. Otro punto resaltante es la constatación de la ausencia de las anguilas en la dieta de las nutrias en el valle del Tera, tras varios años desde su repoblación en la zona.

Finalmente, no se puede extraer ninguna conclusión acerca de la escasa presencia de barbos en la dieta de las nutrias del Tera medio y bajo, ya que es una especie importante en estas zonas (observación personal, datos inéditos).

9.1.1.3 Resultados comparados en ambos periodos de trabajo en Sanabria

Uno de las principales utilidades que tienen los estudios sinecológicos es el poder comparativo que tienen las series de datos para comprender determinados cambios en las comunidades, incluso los cuantitativos. Así, en este trabajo la comparación entre ambos periodos de trabajo, separados casi dos décadas, permite detectar cambios en la tendencia de selección de presas por parte de las nutrias, que por lo general responden a cambios en las composiciones biocenóticas ya que estos mustélidos suelen aprovechar los recursos más abundantes localmente.

Estos posibles cambios naturales son inducidos en las comunidades por la evolución de los ríos y otros antrópicos como consecuencia de la calidad del agua o las repoblaciones piscícolas, y pueden ser monitorizados. En ambos periodos se ha producido una serie de cambios importantes en los ecosistemas estudiados; como por ejemplo la introducción de anguilas, el cierre de la piscifactoría de trucha arco-iris, numerosos incendios de gran extensión en la cabecera de la cuenca o el incremento de la presión turística sobre los ecosistemas lacustres y su repercusión en la calidad del agua.

En la Figura 9.7 se muestra la variación detectada entre ambos periodos en el consumo de las principales presas de las nutrias en el conjunto de estaciones de seguimiento de Sanabria, tanto en su frecuencia presencial como en valores numéricos.

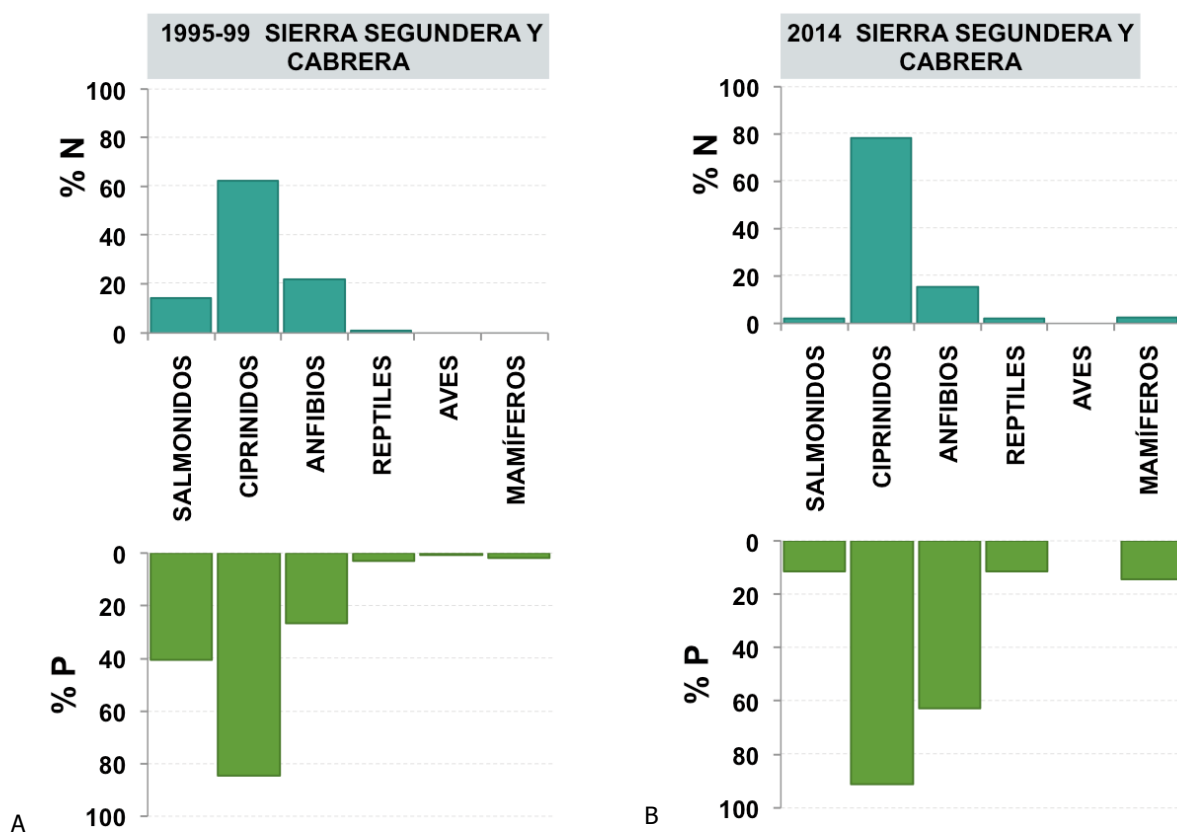


Figura 9.7 Frecuencias numéricas y porcentuales en la dieta de *Lutra lutra* en los dos periodos de trabajo en Sanabria.

En general, la evolución encontrada muestra una mayor predominancia de los ciprínidos sobre los salmónidos en ambos periodos, pero mucho mayor en el segundo. En ambos el %P de los ciprínidos es

▷ ECOLOGÍA TRÓFICA

muy elevado, pero en el caso de %N el incremento es importante en las muestras de 2014, donde estos ciprínidos se hacen más dominantes cuantitativamente en sustitución de los salmónidos, y también en parte de los anfibios, aunque éstos presentan valores presenciales muy superiores en 2014. En ambos periodos temporales reptiles y mamíferos sufren una tendencia similar, con mayor cambio de %P (Figura 9.7_B).

Los test de independencia de muestras entre ambos grupos de datos mostraron diferencias estadísticamente significativas ($\chi^2 = 29665,52$ g.l.= 20 $p < 0,001$), aunque el ANOVA de comparación de las medianas no detectó diferencias significativas (Kruskal-Wallis test: $H(17, N= 21) = 19,18131$ $p = 0,31$) entre ambos periodos.

La evolución en la selección positiva de los diferentes grupos por las nutrias se ve reflejado en los gráficos de la condición acuática de las presas, en los que se aprecia un cambio en el %N hacia una mayor relevancia de las acuáticas debido a la presencia de pequeños peces en la dieta; así como un cambio en el %P de menor relevancia de las acuáticas sobre las semiacuáticas debido a la mayor presencia de anfibios (sapos y ranas, por este orden). Estos cambios están balanceados a través del tamaño de muestra entre los resultados encontrados en las partes altas donde apenas hay consumo de truchas y los anfibios tienen gran relevancia (ver más adelante) y las partes bajas en las que consumen más truchas, aunque hay una gran importancia de los pequeños ciprínidos, y también de ranas en las orillas. En este caso la evolución es hacia un mayor consumo de ranas verdes (Pper), mientras que se mantiene el de ranas pardas (Ribe).

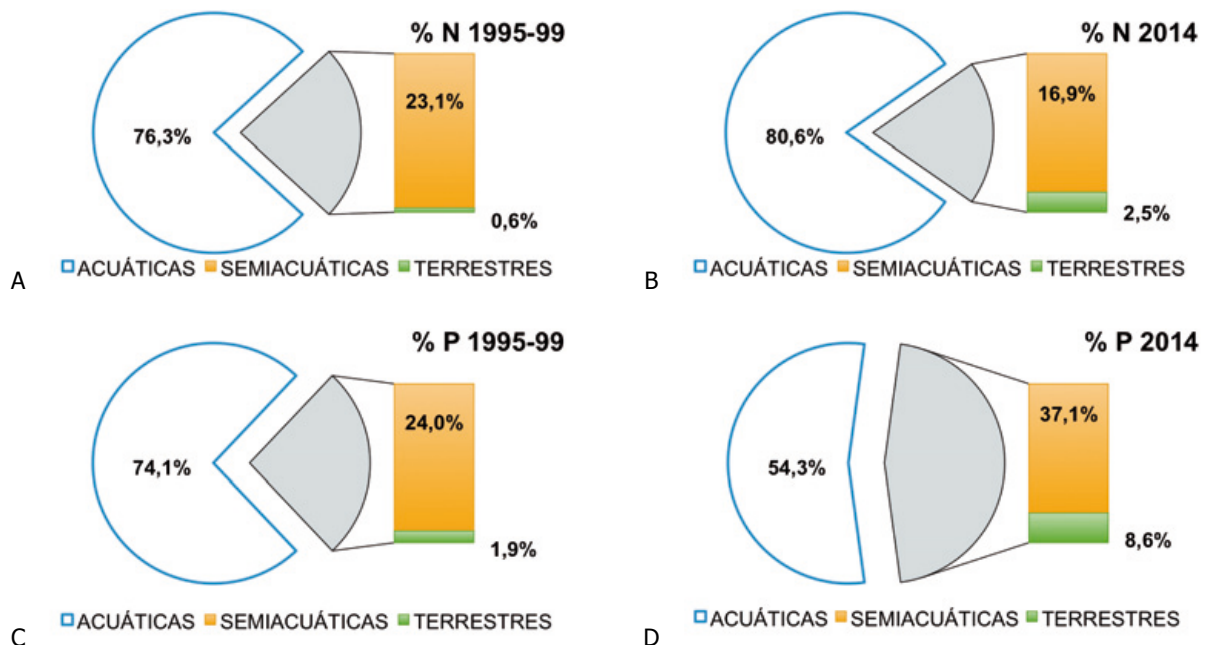


Figura 9.8 Cambios en las frecuencias numérica y presencial de los diferentes tipos de presas, en su condición acuática, a lo largo de los dos periodos de estudio en Sanabria.

9.1.1.4 Resultados de dieta en la subcuenca – Alto Carrión –

Durante la campaña de trabajo de 2014 en el Alto Carrión se recogieron muestras de excrementos para analizar la ecología trófica de la especie en esta zona. En total se recogieron 9 muestras correspondientes a las jornadas de campo de mayo y junio; siendo 5 de ellas del cauce principal del río a lo largo del gradiente altitudinal, y otras 4 pertenecen a la laguna de Pozo de Curavacas.

En ellas se identificaron un total de 20 presas vertebradas (Tabla 9.4), mayoritariamente peces. Entre los herpetos los anfibios más abundantes en las orillas de los humedales de altitud y del río, fueron ranas pardas y sapos comunes. Este grupo de los anuros constituye el 30%N y un escaso 5%N para el caso de los reptiles, representados en la dieta por culebras del género *Natrix*. Los anfibios estuvieron presentes en el 66,7%P de las muestras, mientras que se encontraron peces en 8 de las 9 muestras (88,9%P).

	Análisis numérico		Análisis porcentual	
	Nº Item-presa	%N	presencia	%P
<i>Stru</i>	9		8	
SALMONIDOS	9	45,0%	8	88,9%
<i>Pdur</i>	0		0	
<i>Sqcar</i>	4		4	
<i>Cip</i> IND	1		1	
CIPRINIDOS	5	25,0%	5	55,6%
PECES	14	70,0%	9	100%
<i>Ssal</i>	0		0	
URODELOS	0	0%	0	0%
<i>Bspi</i>	1		1	
<i>Bcal</i>	0		0	
<i>Bufo</i> IND	1		1	
<i>Rtem</i>	0		0	
<i>Pper</i>	0		0	
Rana IND	3		3	
Anu IND	1		1	
ANUROS	6	30,0%	6	66,7%
ANFIBIOS	6	30,0%	6	33,7%
<i>Natrix</i> IND	1		1	
OFIDIOS	1	5,0%	1	11,1%
REPTILES	1	5%	1	11,1%
AVES	0	0%	0	0%
MAMÍFEROS	0	0%	0	0%
VERTEBRADOS	20	100,0%	9	100,0%
INVERTEBRADOS	15			
SUMA TOTAL	35		9	

Tabla 9.4 Resultados expresados en porcentaje numérico y de presencia del análisis de dieta las nutrias en el Alto Carrión. Abreviaturas como en Tabla 9.5.

En cuanto a las frecuencias numérica y de presencia (Figura 9.9) cabe resaltar el pequeño tamaño de la muestra, y que además son muy similares ya que en cada una de las muestras mayoritariamente se ha citado un único item-presa, de manera que los valores numérico y porcentual son el mismo. La importancia de las presas de tipo semiacuático recae más sobre las ranas pardas que sobre los sapos, a pesar de que en el Pozo de Curavacas sí se detectó en la época de deshielo la depredación selectiva sobre *Bufo spinosus*. La ausencia de aves y mamíferos en las muestras analizadas no permite su inclusión

▷ ECOLOGÍA TRÓFICA

en las gráficas.

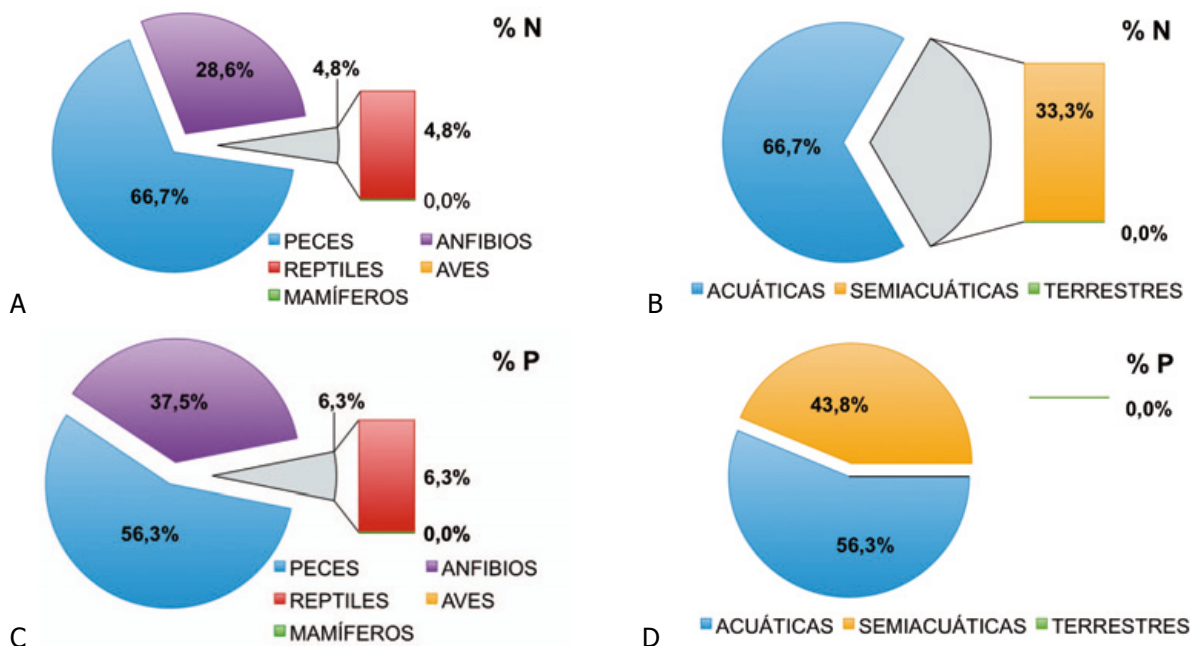


Figura 9.9 Frecuencia numérica (arriba) y porcentual (abajo) de representación de los diferentes órdenes de vertebrados (A) en la dieta y su condición acuática (B) para el conjunto de muestras del Alto Carrión.

En las gráficas de las Figuras 9.9 y 9.10 se muestra el reparto de presas encontrado en el conjunto de muestras, representando la dieta primaveral en esta área montañosa cantábrica, con una cierta co-dominancia secundaria entre anfibios y ciprínidos, y una mayor importancia en todas los puntos de las truchas. Esta dominancia (%N > 60%) se encontró tanto en los tramos del valle principal (1.375 - 1.500 msm) como en el humedal de altitud donde se localizó a la nutria hasta una altitud de 1.795 msm (Figura 9.10_B).

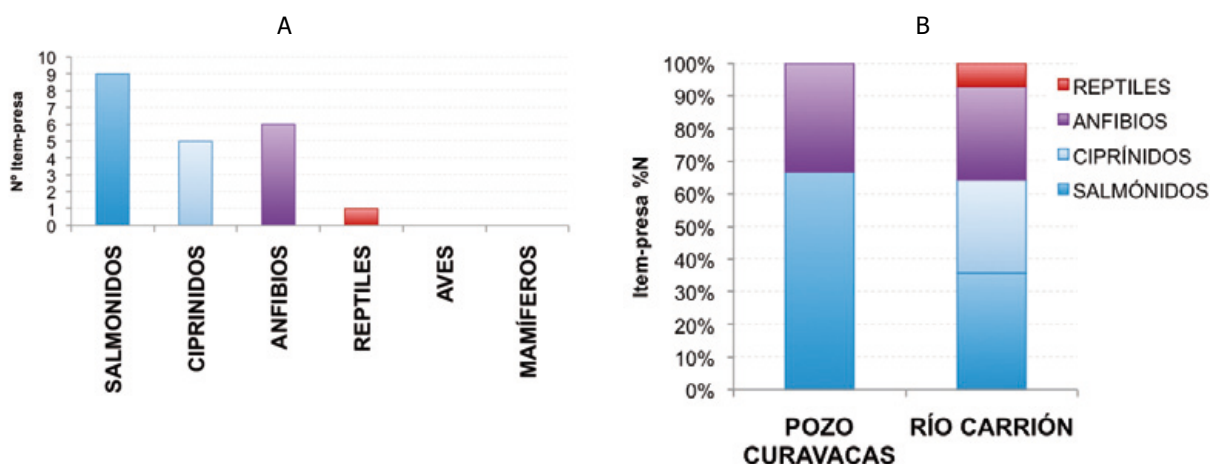


Figura 9.10 Cantidad de datos recogidos de cada ítem-presa en la dieta del Alto Carrión por grupos taxonómicos funcionales de clasificación.

9.1.2 ANÁLISIS DE LA ALIMENTACIÓN DE *Lutra lutra* EN ZONAS DEL VALLE DEL TERA.

La dinámica fluvial y estructura de las riberas en las zonas de valle condiciona tanto las zonas de pesca de las nutrias como las posibilidades de refugio, y esto se ve reflejado en cada tramo por las variaciones en la frecuentación de los tramos así como en las variaciones de la dieta. Éste último aspecto está a su vez condicionado por la selección que la ecología e hidrología del río hacen sobre las comunidades piscícolas.

En función de estas diferencias se analizan en los siguientes apartados por separado los tramos del valle del Tera y los tramos de zonas altas de la Sierra; diferenciando en ambos casos los que representan una ecología de tipo lótico en aguas más o menos someras (ríos, arroyos, rápidos, gargantas, etc.) y los tipos leníticos de aguas profundas (embalses, lagunas, lago, etc.).

9.1.2.1 Resultados de la dieta en el lago de Sanabria

Las muestras en este ecosistema se corresponden con las orillas de este lago de grandes dimensiones en las estaciones TE05 a TE08, y también en la zona de salida del río Tera desde su lado sureste (tramo TE09). En este caso sí se incluyen muestras del segundo periodo de trabajo en Sanabria (n= 29 en 1995-99 y n= 8 de 2014).

La cantidad de presas que no son peces o anfibios representaron el 3% de los ítem identificados en las muestras y se localizaron únicamente en el 4% de los excrementos (Figura 9.11). Siendo mayoritariamente culebras de agua, y secundariamente ratones de campo (Tabla 9.6).

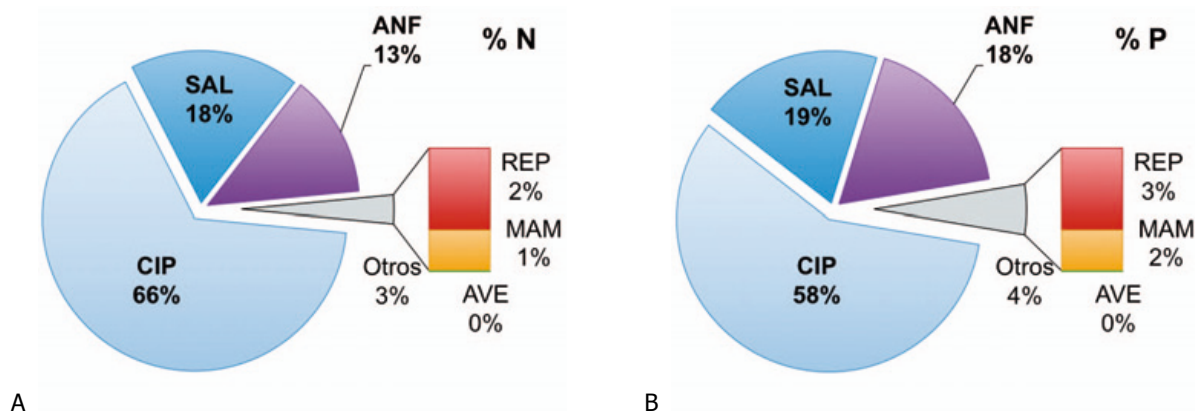


Figura 9.11 Resultados de presencia de los principales grupos de presas en porcentaje numérico (%N) y de presencia (%P) en las muestras del lago de Sanabria, tramos TE05 a TE09 (n= 37). (SAL: salmónidos, CIP: ciprinidos, ANF: anfibios, REP: reptiles, AVE: aves y MAM: mamíferos)

9.1.2.2 Resultados de la dieta en el Tera Medio y afluentes

Las muestras en este conjunto de tramos del río se corresponden con el tramo medio del cauce, aguas abajo del lago. En él se diferencian dos partes de distinta pendiente y que ofrecen una dinámica de la corriente muy diferente; en el situado aguas arriba (tramos TE10 a TE18) la mayor pendiente y grosor de las rocas del lecho del río (atravesada por las morrenas frontales del valle glaciar) produce una sucesión de rápidos muy turbulentos y de escaso calado y sin formación de pozas; justo por debajo la

▷ ECOLOGÍA TRÓFICA

pendiente del río se reduce y el cauce se encajona en un valle más ancho y con un cauce de aguas bajas más estable que tiene litología de grano más fino que supone la formación natural de pozas (tramos TE19 a TE21). Existen también algunas tablas de viejos molinos y presas ganaderas, ahora sin utilidad, hasta la zona de desembocadura del río Villarino. En este grupo de muestras sí se incluyen muestras del segundo periodo de trabajo en Sanabria (n= 113 en 1995-99 y 5 de 2014).

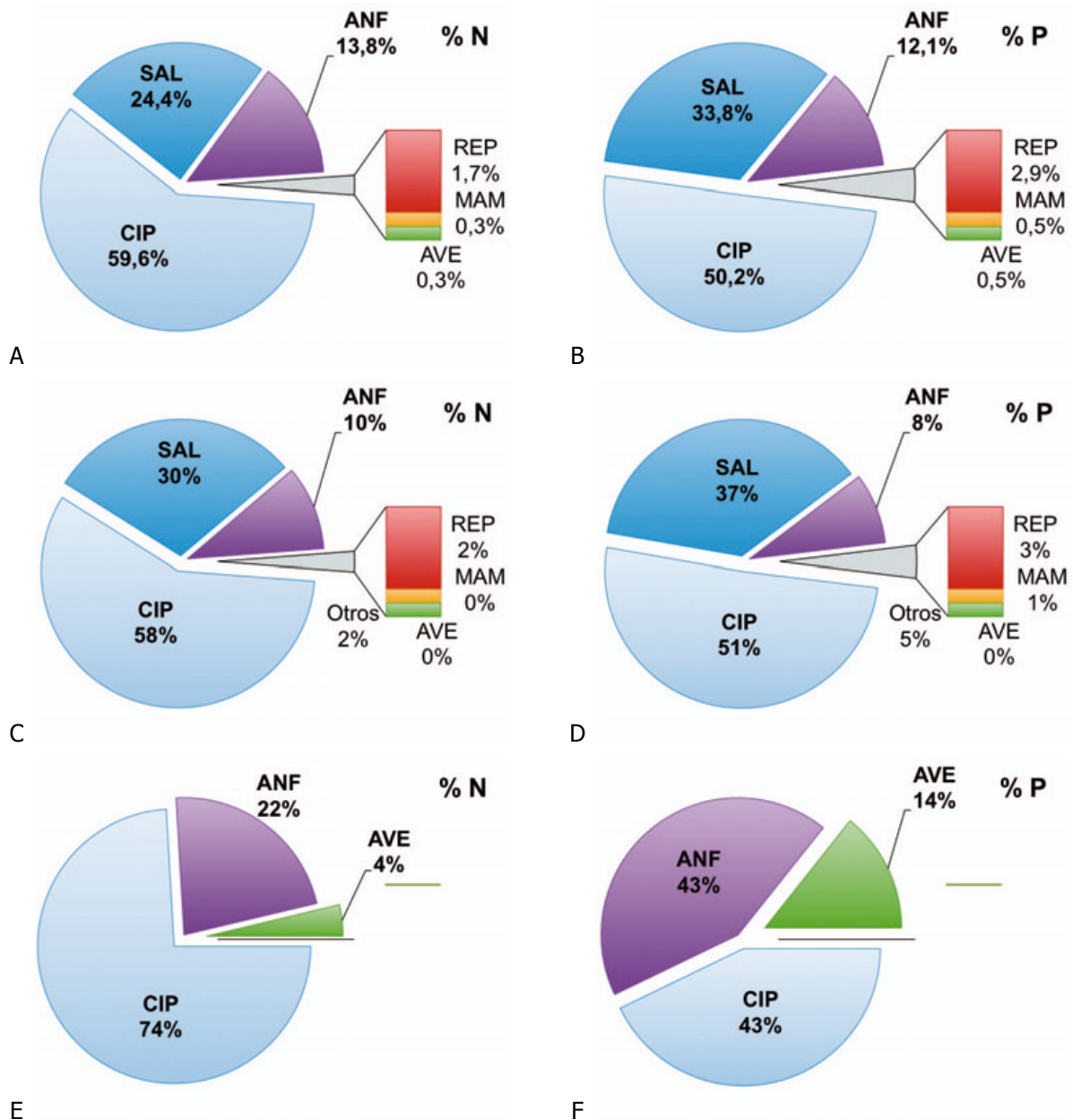


Figura 9.12 Resultados de presencia de los principales grupos de presas en porcentaje numérico (%N) y de presencia (%P) en las muestras del valle del Tera medio aguas debajo del lago de Sanabria. A y B) tramos TE10 a TE18 (n= 118); C y D) tramos TE19 a TE21 (n= 262); E y F) tramos TE25 y TE26 (n= 3). Abreviaturas como en Figura 9.11.

La cantidad de presas que no son peces o anfibios en este tramo representaron siempre menos del 3% de los ítem identificados y se localizaron únicamente en el 4-5% de los excrementos (Figura 9.12). Son mayoritariamente culebras de agua, y secundariamente musarañas, ratones de campo y aves (Tabla

9.6). En el caso del río Castro (Figura 9.13_E-F) las únicas presas terrestres fueron algunas aves indeterminadas, aunque la escasa muestra no permite extraer conclusiones.

9.1.3 ANÁLISIS DE LA ALIMENTACIÓN DE *Lutra lutra* EN ZONAS SERRANAS DE SIERRA SEGUNDERA Y CABRERA.

En este apartado se realizarán tres análisis en función de la altitud y tipos de hábitats que incluyen los tramos estudiados. Se analiza la presencia de los grupos de presas en tramos de los cañones con fuerte desnivel (rango altitudinal 1.200 - 1.550 msm), en una laguna represada (1.707 msm) con elevada alteración del hidropereodo por el manejo del agua para usos consuntivos y un conjunto de lagunas naturales de la penillanura (rango altitudinal 1.640 - 1.820 msm).

9.1.3.1 Resultados de la dieta en los cañones del Alto Tera y afluentes

Las muestras en este grupo de estaciones de seguimiento se corresponden con tramos del cañón del Tera y del Segundera en las estaciones TE01 a TE03 y S18, respectivamente ; y también al tramo S15 en el Alto Bibey. En este caso únicamente representa muestras del primer periodo de trabajo en Sanabria.

Es el único grupo de muestras que únicamente incluye tramos lóticos turbulentos de escaso calado y fuerte pendiente (pozas de tipo "marmita de gigante" , cascadas y rápidos). En este caso se encontraron fuertes diferencias en la dieta de las nutrias respecto a Sanabria, con una ausencia total de los anfibios y dominancia casi exclusiva de los peces, en especial de las truchas sobre los ciprínidos (Figura 9.13); constituyendo entre estos dos grupos el 95% de los ítem-presa identificados.

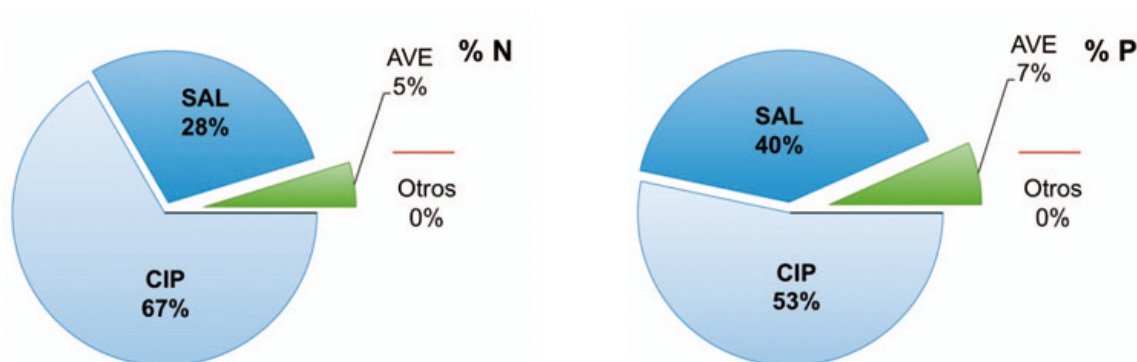


Figura 9.13 Resultados de presencia de los principales grupos de presas en porcentaje numérico (%N) y de presencia (%P) en las muestras del Alto Tera y afluentes en los cañones (n= 11).

La presencia de aves en la dieta en estos tramos es mayor que el promedio encontrado en el resto de la zona de estudio, sin embargo la escasa entidad de la muestra no permite extraer conclusiones. Los otros dos órdenes de vertebrados no fueron detectados en las 11 muestras estudiadas.

9.1.3.2 Resultados de la dieta en la Laguna de Peces

Las 199 muestras analizadas de esta laguna represada se recogieron mayoritariamente con las orillas de la masa de agua (C03), y también algunas otras en los arroyos del entorno más próximo (radio de 300 m), incluido el tramo C04. En este caso sí se incluyen muestras del segundo periodo de trabajo en Sanabria (n= 178 en 1995-99 y 21 de 2014).

En este ecosistema la dieta está basada en el consumo de pequeños ciprínidos y anfibios, mientras que las truchas y el resto de grupos representan apenas el 3%N de las presas, aunque aparecen representadas en un 11%P de las muestras.

Los anfibios suponen una presa habitual para las nutrias en este punto de Sanabria ya que aparecen restos de sapos y ranas en al menos el 35% de los excrementos analizados. Durante la etapa primaveral el consumo de anfibios es más fácil para las nutrias dada la presencia masiva de ejemplares en las orillas durante su periodo reproductor. Este periodo tanto sapos comunes como ranas verdes son presas habituales, junto con ranas patilargas y tritones; mientras que en el periodo de frío intenso la estancia ocasional del mustélido en la laguna está limitada a la captura de bermejuelas; la presa exclusiva en gran cantidad de muestras (ver Apartado 9.3.1.1).

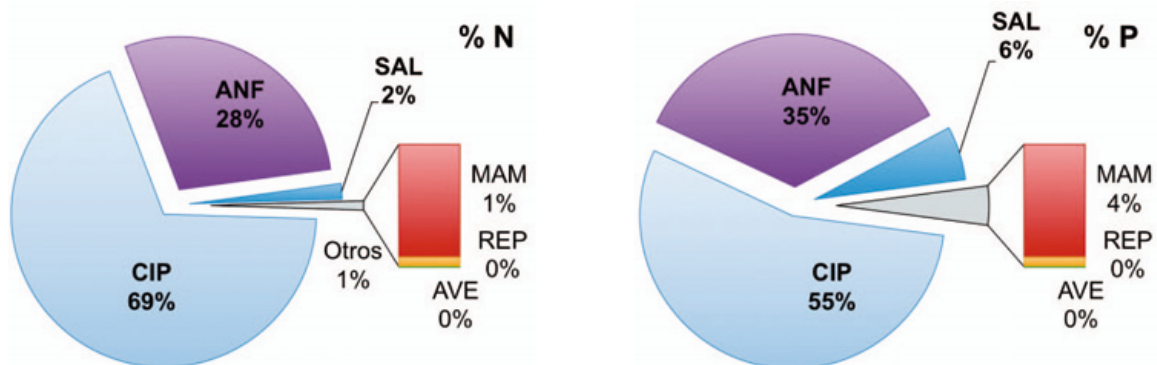


Figura 9.14 Resultados de presencia de los principales grupos de presas en porcentaje numérico (%N) y de presencia (%P) en las muestras de Laguna de los Peces (n= 199).

Los reptiles y las aves no están presentes en la alimentación de las nutrias en este lugar, mientras que los micromamíferos (topillos *Microtus* y *Chionomys*) y los ratones de campo (*Apodemus sylvaticus*) aparecieron en 12 muestras. Si bien es necesario aclarar que en ninguna de ellas se pudo constatar la presencia de más de un ejemplar, y por el contrario en algunas únicamente se obtuvieron indicios de su presencia a partir de los pelos cobertores al no aparecer restos de su esqueleto. Con este único indicio no es posible discriminar entre uno o varios ejemplares; aunque la presencia de algunos topillos neverones muertos en las orillas recién desheladas inducen la posibilidad de que estas presas hayan sido carroñeadas por las nutrias. Este extremo no ha podido ser concretado tampoco en 2014, cuando se detectó también la presencia de algún ejemplar muerto al deshelse los neveros que cubren parte de la orilla oeste de la laguna (ver fotografías en el Anexo A4).

9.1.3.3 Resultados de la dieta en otras lagunas de la Penillanura de Sierra Segundera

Las muestras en este grupo de ecosistemas naturales (lagunas y turberas) pertenecen a las estaciones de seguimiento C01, S10, S09, S13 y S22 y se corresponden con lagunas de los complejos lacustres de Cubillas, La Clara, La Roya y Lacillo, respectivamente. En este caso únicamente representa muestras del primer periodo de trabajo en Sanabria.

Es el conjunto de muestras con mayores diferencias en la dieta de las nutrias sobre el promedio encontrado en Sanabria. Diferencias basadas en una dominancia de los anfibios sobre los peces (Figura 9.15); constituyendo entre estos dos grupos el 100% de los ítem-presa identificados.

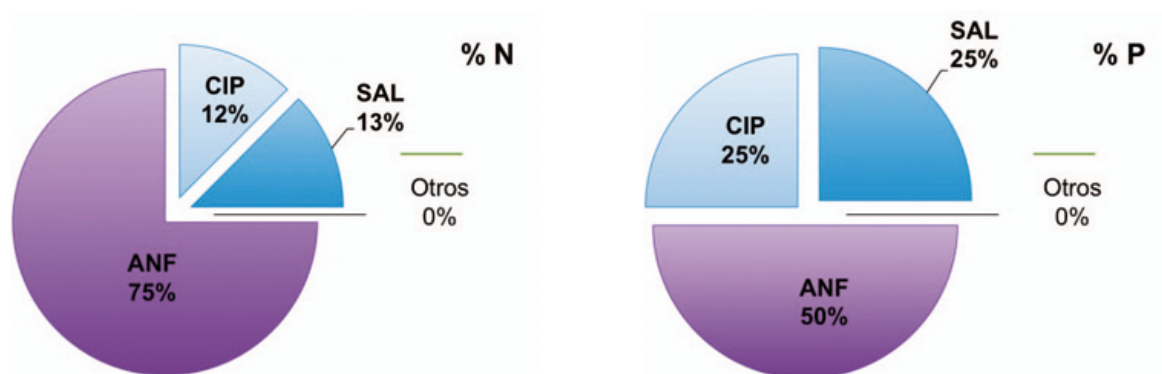


Figura 9.15 Resultados de presencia de los principales grupos de presas en porcentaje numérico (%N) y de presencia (%P) en las muestras de lagunas naturales de la Penillanura de Sierra Segundera (n= 12).

Todas las muestras analizadas se corresponden con datos del verano (julio y agosto), periodo en el que es más sencillo el muestreo en estas zonas remotas. Por lo general estos ecosistemas naturales presentan buenas poblaciones de salmónidos, que además son objeto de pesca deportiva en alguna de ellas, y suelen quedar aisladas de la red hidrográfica general del Tera o el Segundera ya que están conectadas por pequeños arroyos de estiaje muy acusado.

9.1.3.3 Resultados de la dieta en el gradiente altitudinal de Sierra Segundera

A lo largo del gradiente altitudinal de esta Sierra se presenta una situación de dominancia muy acusada de peces y anfibios en la dieta, con matizaciones debidas a la tipología local de los cauces o humedales que repercuten en las comunidades de presas. En todo el rango (Figura 9.16) los ciprínidos son la base alimentaria para el mustélido lutrino.

Así, en las zonas de cabecera con cauces pequeños y fuertes pendientes, la composición encontrada en la dieta aunque tiene tendencia a ser dominada por los ciprínidos existe una amplia participación de los salmónidos (trucha común en exclusividad) y en tercer lugar los anfibios (en este caso de ranas pardas). En zonas altas de la Sierra si consideramos lagunas u otros ecosistemas leníticos la participación de las truchas se reduce en gran medida y es ahora el grupo de los anfibios (sapos y ranas verdes ahora) el que toma mayor protagonismo.

▷ ECOLOGÍA TRÓFICA

Más abajo en la zona del valle medio se repite el esquema de cabecera y los salmónidos de nuevo toman un protagonismo secundario (ambas especies de truchas) en la dieta, con retroceso de los anfibios; siendo el lago una situación intermedia.

Los dos tramos del valle medio del Tera (desde TE10 a TE21) presentaron la mejor representación de las truchas, tanto en %N como %P, coincidiendo con la dinámica lóctica del río y tramos de muy buena calidad del agua y la aliseda (ver fotografías en Anexo A4).

Finalmente en los tramos del río Castro (estación TE26) donde se ha estudiado este objetivo de ecología trófica se aprecia de nuevo un patrón de mayor dominio de los ciprínidos sobre los salmónidos y un mayor protagonismo de los anfibios y las aves en función de la tipología lenítica del tramo estudiado (Figura 9.16_C).

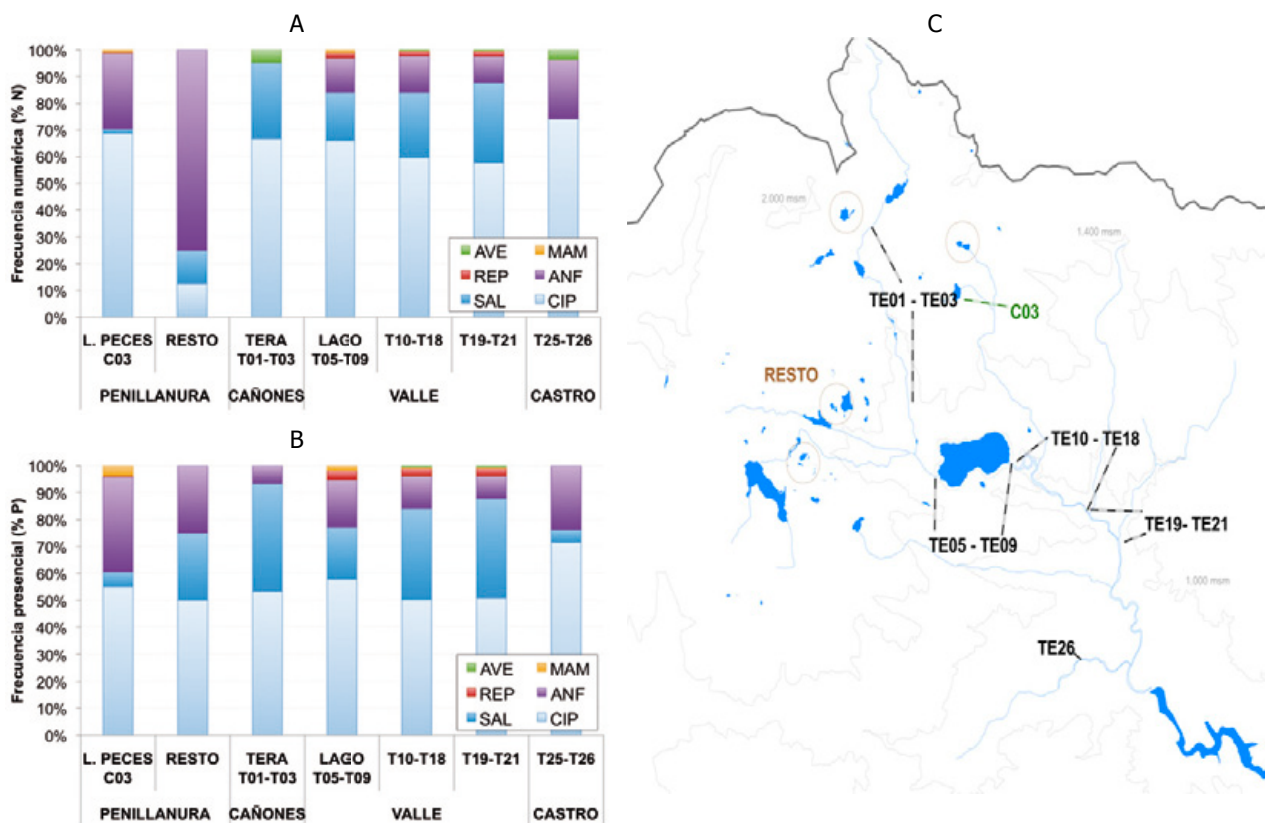


Figura 9.16 Cambios en la dominancia de los diferentes grupos de presas en porcentaje numérico (A) y presencal (B) a lo largo del gradiente altitudinal de Sierra Segundera. En C se muestra este gradiente y un perfil del desnivel del valle del Tera.

9.1.4 ANÁLISIS DE LA IMPORTANCIA EN LA DIETA DE LOS GRUPOS PRESA Y SU INTERPRETACIÓN ECOLÓGICA.

9.1.4.1 Resultados en la Sierra Segundera

En coincidencia con lo mostrado en los apartados anteriores el análisis de la condición limnológica de los tramos y ecosistemas estudiados el reparto de grupos de presas refleja la composición biocenótica local. De esta forma se produce una constatación clara de las poblaciones de peces de esta subcuenca del NO de Zamora la alimentación debe estar basada en los pequeños ciprínidos autóctonos ya que tanto en los lugares lóticos como en los leníticos son el grupo más dominante, y representan (Figura 9.17) más del 60%N de las presas.

A partir de los tramos estudiados en el gradiente altitudinal (sierra vs. valle) y limnológico (lótico vs. lenítico) se aprecia una mayor presencia de los anfibios desde las zonas altas a las bajas y de las leníticas a las lóticas. Asimismo este gradiente se observa para las truchas siendo más abundantes en las zonas altas y lóticas, sobre los tramos leníticos y del valle; llegando al mínimo en las lagunas de la penillanura, y en especial en la laguna de Peces.

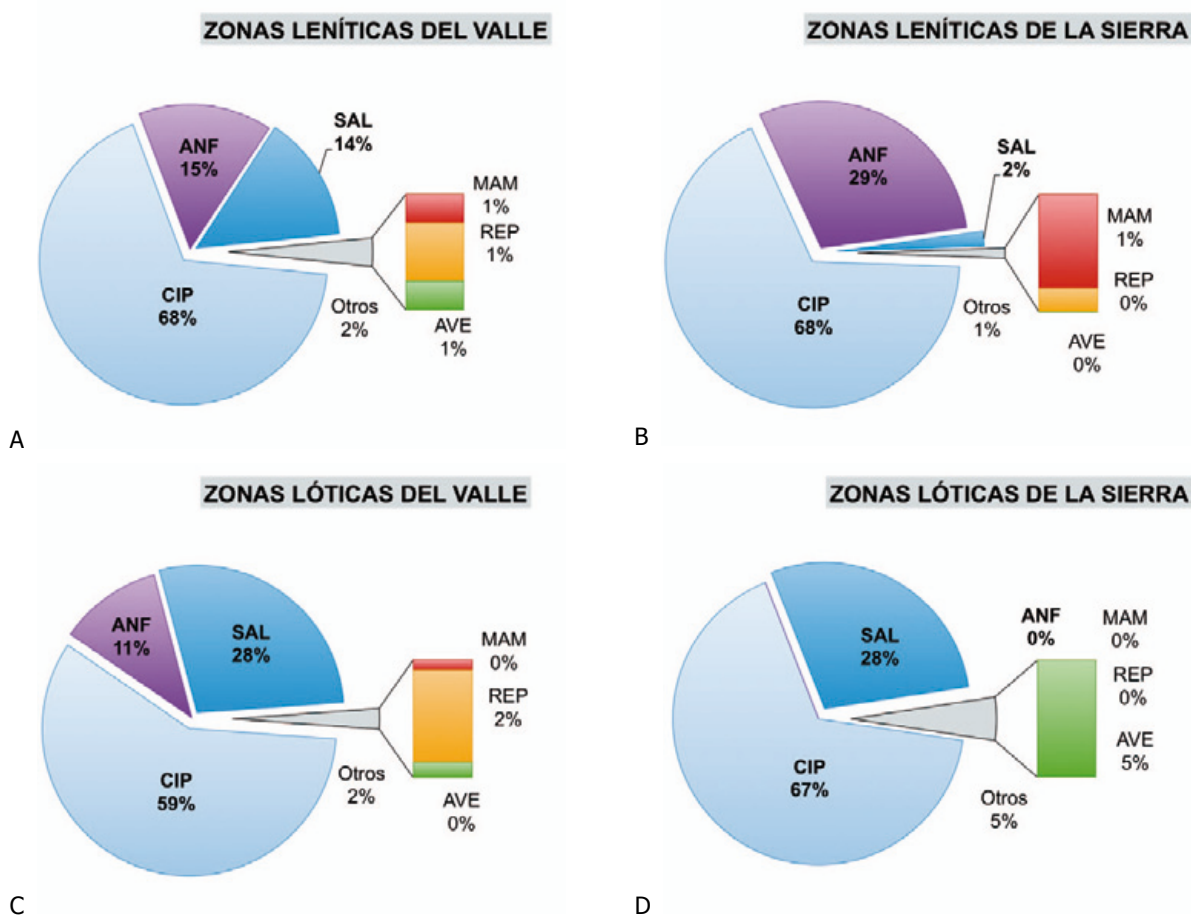


Figura 9.17 Resultados de presencia de los principales grupos de presas en porcentaje numérico (%N) en las muestras de ecosistemas con dinámica lenítica (A: n= 40, B: n= 210) y lótica (C: n= 380, D: n= 11) de la penillanura de Sierra Segundera y del valle del Tera. Abreviaturas como en Figura 9.11.

▷ ECOLOGÍA TRÓFICA

En la Figura 9.18 se muestra la contribución de los grupos, tanto en valores absolutos (A) como relativos (B) de porcentaje numérico de item-presa, y el peso relativo de las muestras analizadas en ambos tipos limnológicos de medios acuáticos.



Figura 9.18 Gráfico apilado (A) de datos (escala potencial, base 5) de presencia numérica para los grupos de presas y gráfico de áreas porcentuales (B) para los mismo datos con agrupación del conjunto de muestras en función de la tipología limnológica del tramo de estudio.

Los test χ^2 resultaron altamente significativos para la comparación de muestras del valle vs. penillanura, tanto en las zonas de tipo lótico ($\chi^2=37608,81$; g.l.=5; $p < 0,0001$ **) como en las leníticas ($\chi^2=1137,41$; g.l.=5; $p < 0,0001$ **) (ver datos completos en el Anexo A6.3). Asimismo se encontraron diferencias significativas en la composición de los seis grupos de presas para el caso de la comparación entre las muestras de zonas lóticas vs. leníticas para el conjunto de datos ($\chi^2=364,96$; g.l.=5; $p < 0,001$ **).

Realizando el análisis descriptivo de las especies-presa es la bermejuela (*Aarc*, Figura 9.19) el pez autóctono básico en Sanabria, con una presencia numérica entre el 75%N en las zonas leníticas (mayormente la laguna de Peces) y el 19% en los tramos lóticos; representado el 43%P y 18%P respectivamente del conjunto de las muestras. Su pequeño tamaño y su costumbre de agruparse en cardúmenes en zonas someras de las orillas favorecen la presencia de numerosos ejemplares en cada excremento (máximo: 25 item/muestra en la estación de muestreo C03). No se detectaron diferencias aparentes en la importancia de esta especie entre ambos periodos de estudio.

Escallos (*Sqcar*) y bogas (*Pdur*) tienen gran importancia en los tramos más lóticos, pero apenas aparecieron representados en los lugares de aguas casi estancadas (7%P y 5%P respectivamente), y cuando aparecen lo hacen en poca cuantía; por lo general un único ejemplar por muestra, por lo que únicamente representaron el 4%N y 2%N, respectivamente.

Las truchas por su parte aparecieron mucho mejor representadas en los tramos de fuerte corriente y dinámica lótica que en las lagunas, lago y zonas con pozas de los cauces, donde sólo la trucha pintona (*Stru*) apareció representada con valores de 2%N y 5%P. Dado que esta tipología lenítica incluye básicamente muestras de las lagunas y embalses de la penillanura serrana la discriminación es clara en cuanto a la presencia de muy pocas truchas frente a los ciprínidos y la ausencia de datos de truchas arco-iris (*Omyk*).

Esta especie alóctona presente de forma accidental en el valle de Tera en el entorno de la antigua piscifactoría de Pedrazales se detectó con exclusividad en los tramos de dinámica lótica aguas abajo del lago, donde no fue detectada (Figura 9.19). En todos los casos tiene un menor peso en la dieta de las nutrias (8%N y 8%P), lo que podría reflejar tanto su escasez en el río como su localización en el entorno de las zonas donde accedían al río desde la piscifactoría.

El consumo global de truchas en Sanabria apenas representó la cuarta parte de la alimentación de las nutrias.

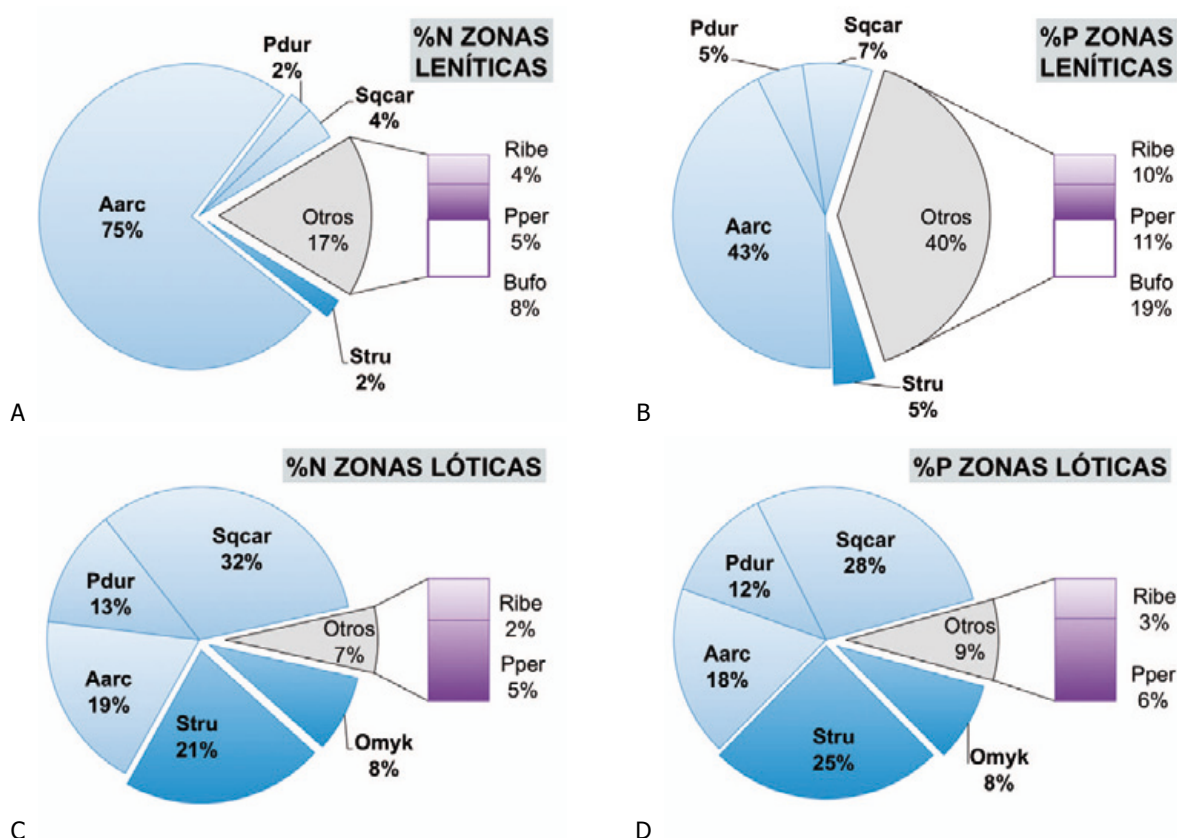


Figura 9.19 Resultados de presencia de las principales especies-presa en porcentaje numérico (%N) y presencial (%P) en las muestras de ecosistemas con dinámica lenítica y lótica de Sanabria. Abreviaturas como en Tabla 9.6

El resto de grupos (mayormente anfibios) tuvo una importancia relativa en las zonas lógicas (7%N y 9%P) pero un gran relevancia en las zonas leníticas, donde representó el 17%N de las presas identificadas y aparecieron en el 40%P de las muestras analizadas. En este sentido, tiene un enorme peso el número de excrementos analizados de la Laguna de Peces, en donde la depredación sobre los sapos comunes y las ranas constituye el fundamento de su estancia en una zona de tanta altitud. El análisis detallado de la diversidad de la dieta se realizará en el Apartado 9.3.

9.2 ANÁLISIS DE LA VARIACIÓN ESTACIONAL EN LA ECOLOGÍA TRÓFICA DE *Lutra lutra* EN ZONAS ALTIMONTANAS.

9.2.1 VARIACIÓN ESTACIONAL DE LA DIETA EN LA SIERRA DE GREDOS.

La variación estacional en la disponibilidad de los distintos grupos de presas según sus ritmos vitales. Fenología y climatología local se refleja en la dieta de las nutrias, debido a su condición de generalista trófico. Aunque en gran medida se mantiene su condición de ictiófago, ya que la captura de peces (salmónidos + ciprínidos) supera el 60%N durante todo el ciclo anual (Figura 9.20).

En el caso de Gredos las nutrias se alimentan durante todo el año de truchas (siempre por encima del 40%N), que compaginan con otras presas que son localmente abundantes en función de la época del año. Así en la primavera aprovechando los periodos de freza de los anfibios éstos son más abundantes y fácilmente capturables en las orillas de los humedales y que posteriormente desaparecen el resto del año. El mismo efecto se ha comprobado con las ranas que aparecen en los momentos más cálidos del año, cuando son más detectables en las orillas de los ríos. En el caso de Gredos la especie más consumida es la rana patilarga (*Rana iberica*), una especie muy ligada a las orillas de los cursos fluviales y que no realiza concentraciones masivas de ejemplares en lugares concretos de puesta. Por el contrario presenta actividad durante gran parte del ciclo anual, fuera de la temporada de nieve, por lo que aparece representada en el 18%P de las muestras (ver datos completos en Anexo A3.5.2).

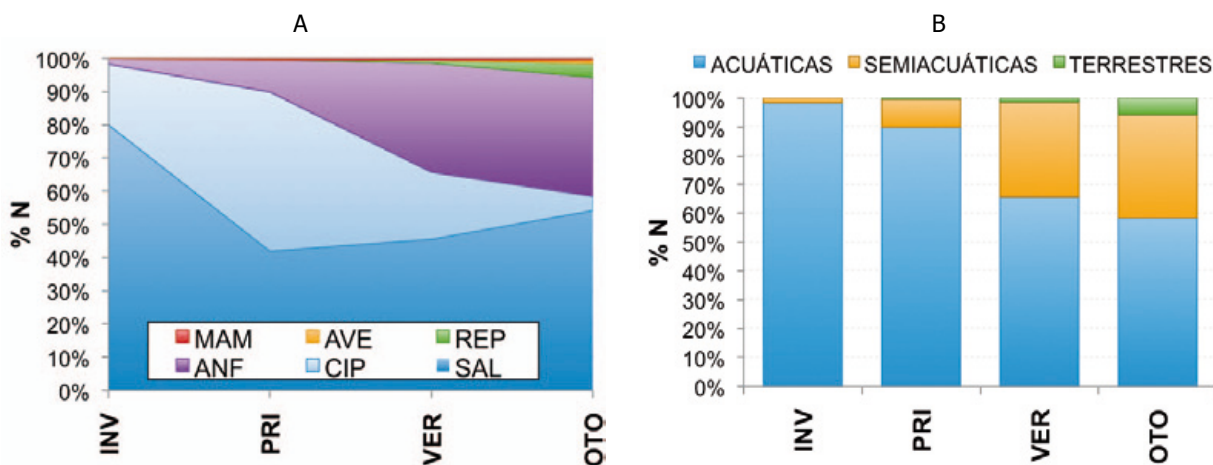


Figura 9.20 Evolución del porcentaje numérico a lo largo de las estaciones para los principales grupos presa (A) y para la tipología de presas (B) en Gredos. Abreviaturas como en Figura 9.11.

En ambos casos, la selección positiva de los anfibios está relacionada con una mayor frecuentación por las nutrias de las zonas altas de los valles serranos tanto de Gredos como de Sanabria, incluso con acceso a los valles colgados y los complejos lacustres de alta montaña, de forma selectiva durante los periodos de mayor presencia en las orillas. Esta especialización, sobre todo el caso de la captura de sapos de piel tóxica (ver más adelante), resulta uno de los aspectos más relevantes de la ecología de *Lutra lutra* en estas zonas.

Agrupando los valores de presencia en la dieta de estos seis principales grupos en dos grupos de datos en función de los ritmos climáticos más marcados, estación seca y cálida (primavera-verano) y húmeda y fría (otoño-invierno), encontramos una reducción del espectro trófico de las nutrias durante la primera (Figura 9.21_A-B), debido a una mayor preponderancia de los peces, con un notable aumento del consumo de ciprínidos (Figura 9.21_A-B). Los anfibios son una fracción importante en ambas pero de mayor importancia cuantitativa durante la estación húmeda, en la que la depredación se amplía a sapos y salamandras; mientras en la seca se restringe fundamentalmente al consumo de ranas patilargas (ver más adelante).

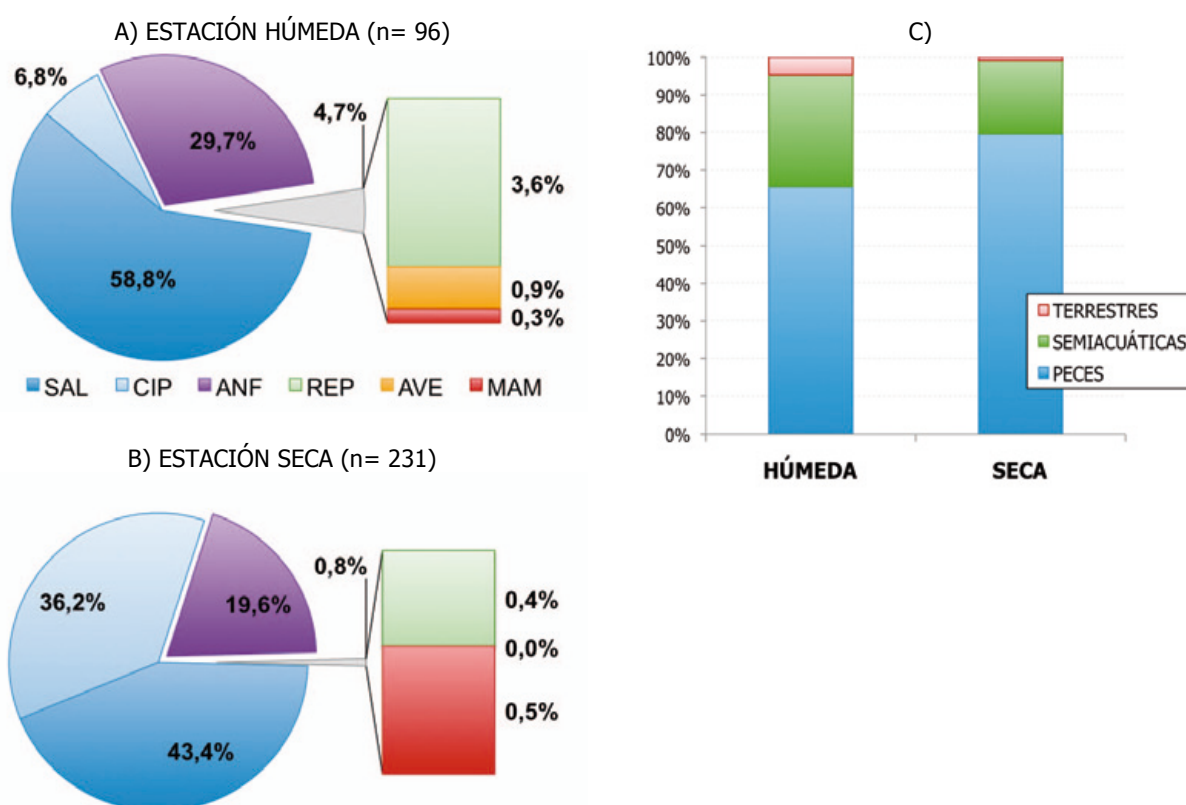


Figura 9.21 Reparto de las frecuencias numéricas (A-B) de los principales grupos de presas agrupados en los dos ciclos de estaciones de climatología en la Sierra de Gredos; así como de las tres tipologías de presas (C) encontradas en la dieta de *Lutra lutra*. n: tamaño muestral de excrementos. Abreviaturas como en Figura 9.11.

9.2.1.2 Resultados en el Valle del Alto Tormes

En las zonas del valle principal del Alto Tormes, a la altura de la desembocadura de la Garganta del Pinar, las nutrias mostraron una dieta especialmente ictiófaga con frecuencias numéricas y presenciales superiores al 75% en las muestras de todo el ciclo estacional (Figura 9.22).

Aunque minoritaria es resaltable la presencia de anfibios en la dieta invernal, basada fundamentalmente en el consumo de ranas patilargas (*Rana iberica*), una especie que presenta una cierta actividad en la aliseda y las orillas de los cauces los días de bonanza climática, una vez superado el periodo de innivación y por lo tanto la casi ausencia de este tipo de presas activas en las orillas de los cauces de piedesierra.

▷ ECOLOGÍA TRÓFICA

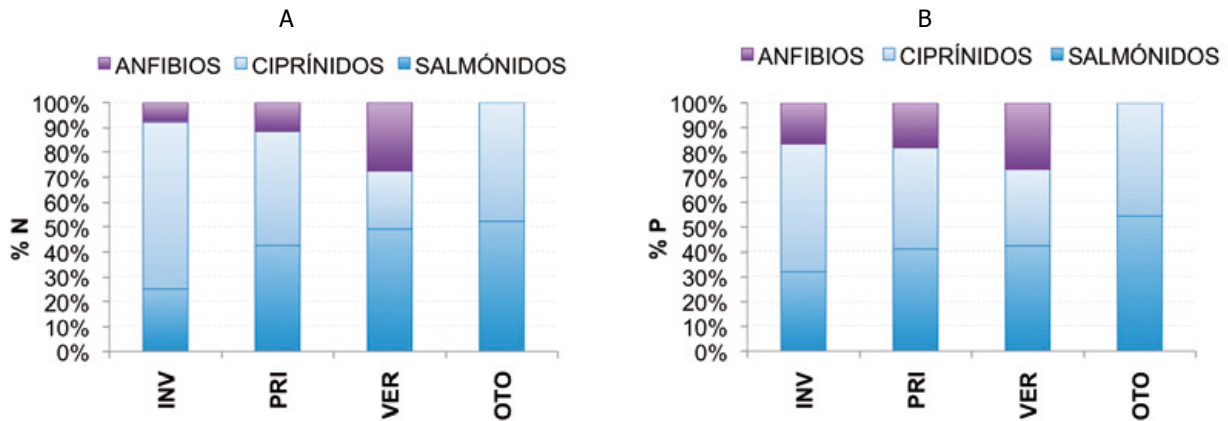


Figura 9.22 Resultados comparados de presencia numérica (A) y porcentual (B) de peces y anfibios en la dieta de *L. lutra* en las zonas del valle (n= 120 excrementos).

La llegada del otoño en el valle aumenta el consumo de ciprínidos por parte de las nutrias, y en ese momento la dieta parece basarse exclusivamente en el consumo de truchas, bogas y escallos. Los menores valores de consumo de salmónidos se presentan en el invierno, y parecen aumentar paulatinamente en función del ritmo térmico natural de los ríos, siendo mayor en el otoño (tanto %N como %P) en las localizaciones del valle.

9.2.1.3 Resultados en Laguna Grande

En el mismo sentido, la presencia de anfibios en la dieta de las nutrias durante su estancia en las zonas del circo glaciar de Laguna Grande (1.930 msm) es más que destacable, en ambos tipos de frecuencia. Como se aprecia en la Figura 9.23 la frecuencia numérica y presencial de este grupo-presa supera a los valores de peces durante las muestras de primavera y de verano. Es además muy elevada (20%N y 25%P) en las muestras del invierno, la estación con mayores limitaciones ambientales para los anfibios

La llegada del otoño en el entorno del circo glaciar podría representar el abandono de las zonas altas por parte de las nutrias, y en ese momento la dieta parece basarse exclusivamente en el consumo de truchas.

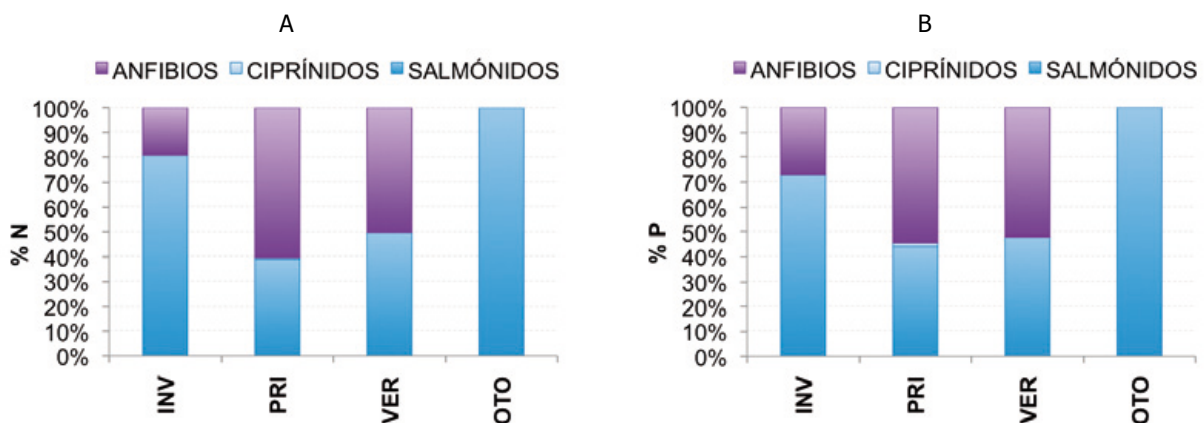


Figura 9.23 Resultados comparados de presencia numérica (A) y porcentual (B) de peces y anfibios en la dieta de *L. lutra* en las zonas del circo glaciar de Laguna Grande (n= 120 excrementos).

9.2.2 VARIACIÓN ESTACIONAL DE LA DIETA EN LA SIERRA SEGUNDERA Y CABRERA.

La estacionalidad en la disponibilidad de los distintos grupos de presas según sus ritmos vitales, fenología y climatología local se refleja también en la dieta de las nutrias de Sanabria. Es aquí donde se aprecia en gran medida su condición de ictiófago, ya que el nivel de captura de peces (salmónidos + ciprínidos) supera el 75%N durante todo el ciclo anual (Figura 9.24).

En el caso de Sierra Segundera y Cabrera las nutrias se alimentan durante todo el año a un ritmo estable de ciprínidos (siempre por encima del 60%N), que compaginan con otras presas que son localmente abundantes en función de la época del año. Así en la primavera aprovechando los periodos de freza de los anfibios éstos son más abundantes y fácilmente capturables en las orillas de los humedales lo que aparece representado como un incremento notable de sapos; que posteriormente desaparecen el resto del año. El mismo efecto se ha comprobado con las ranas que aparecen en los momentos más cálidos del año, cuando son más detectables en las orillas de los ríos. Aquí la especie más consumida es la rana verde común (*Pelophylax perezi*, 3,8%N), una especie muy ligada a las orillas de los humedales y aguas estancadas y que realiza concentraciones masivas de ejemplares en lugares concretos de puesta. Además la gran valencia ecológica y movilidad de los adultos que le permite ocupar todo tipo de masas acuáticas se refleja en su presencia estival y otoñal de forma sostenida en la dieta de esta presa semiacuática (Figura 9.24_B).

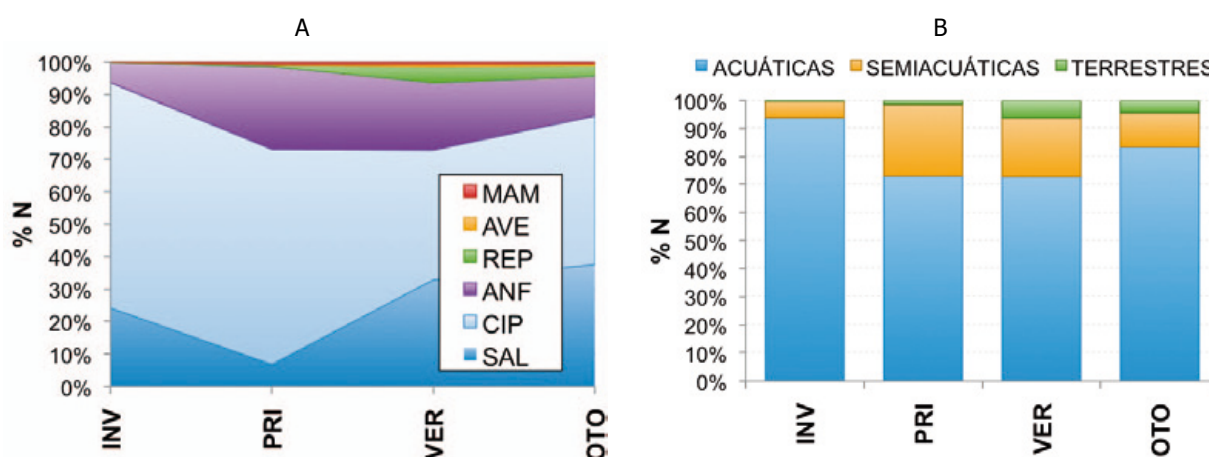


Figura 9.24 Evolución del porcentaje numérico a lo largo de las estaciones para los principales grupos presa (A) y para la tipología de presas (B) en Sanabria. Abreviaturas como en Figura 9.11.

La rana patilarga, también muy presente en la dieta (2,7%N) presenta actividad durante gran parte del ciclo anual, fuera de la temporada de nieve, por lo que aparece representada en el 9%P de las muestras (ver datos completos en Anexo A3.5.1).

Agrupando los valores de presencia en la dieta de los vertebrados en dos grupos en función de los ritmos climáticos más marcados, y encontramos también una reducción del espectro trófico de las nutrias durante el periodo más cálido y seco (Figura 9.25), debido a una mayor preponderancia de los peces, con un notable aumento del consumo de ciprínidos (Figura 9.25_A-B).

▷ ECOLOGÍA TRÓFICA

Los anfibios suponen una fracción importante en ambas estaciones pero de mayor importancia cuantitativa durante la estación seca y cálida, en la que la predación sobre este grupo se amplía a las ranas; mientras en la húmeda se restringe fundamentalmente al consumo de sapos y tritones en las partes altas (ver más adelante). El nivel predatorio sobre las culebras de aguas se acrecienta durante el final de la primavera cuando llegan a representar casi el 1,5%N de la dieta, y el aumento de los mamíferos durante la primavera es debido a su presencia en las muestras de las partes altas de la Sierra donde se detecta el consumo de topillos y neverones (ver Tabla 9.6).

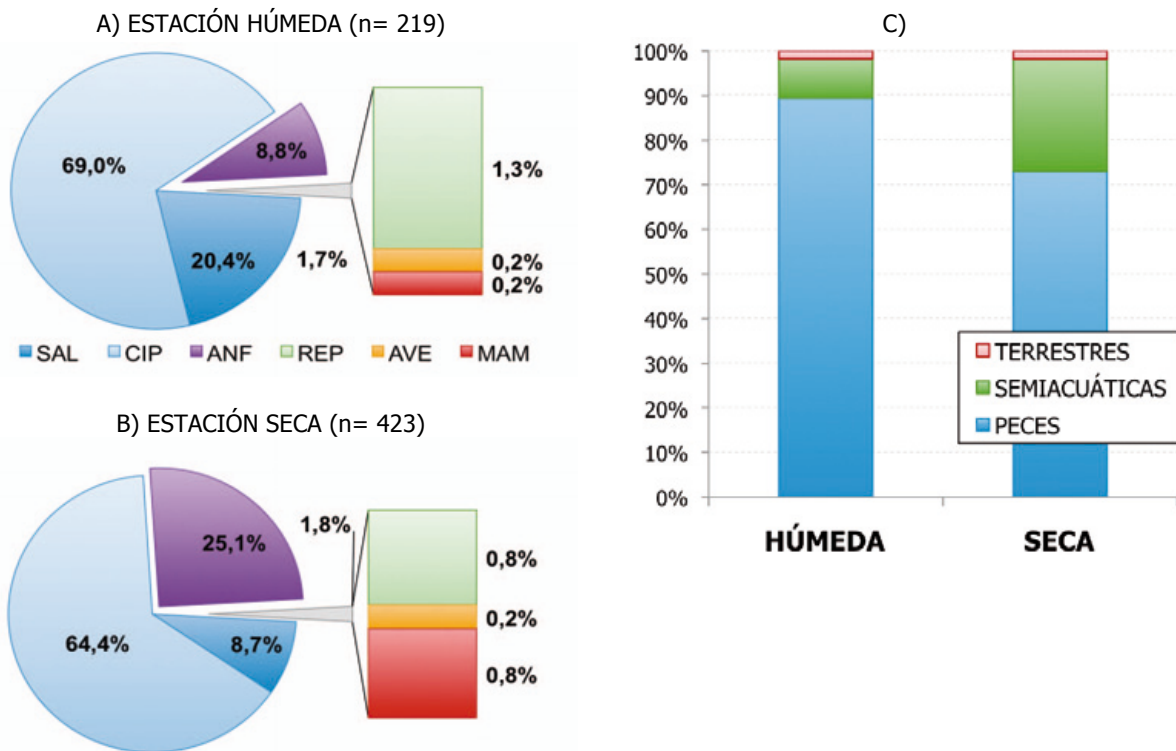


Figura 9.25 Reparto de los porcentajes numéricos (A-B) de los principales grupos de presas agrupados en los dos ciclos de estaciones de climatología en la Sierra Segundera y Cabrera; así como de las tres tipologías de presas (C) encontradas en la dieta de *Lutra lutra*. n: tamaño muestral de excrementos. Abreviaturas como en Figura 9.11.

9.2.2.1 Resultados en los cursos del valle del Tera y afluentes (T05-T21)

En las zonas del valle principal del Tera las nutrias mostraron una dieta especialmente ictiófaga con frecuencias numéricas y presenciales superiores al 85% en todo el ciclo estacional (Figura 9.26).

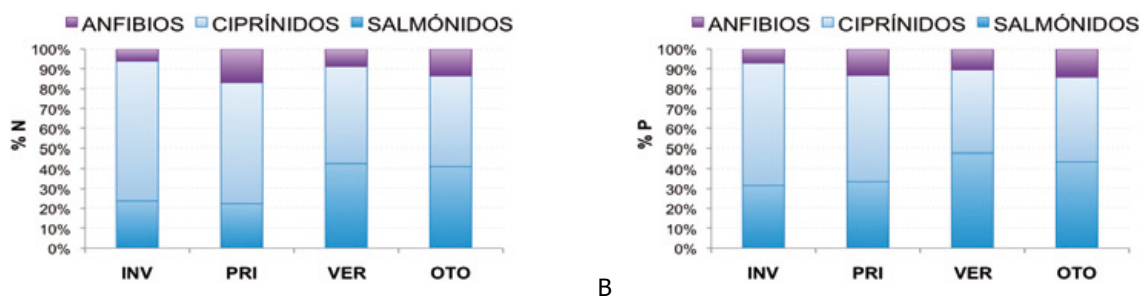


Figura 9.26 Resultados comparados de presencia numérica (A) y porcentual (B) de peces y anfibios en la dieta de *L. lutra* en las zonas del valle (n= 420 excrementos).

La llegada del verano y el otoño en el valle aumenta el consumo de salmónidos por parte de las nutrias, y en ese momento la dieta parece basarse exclusivamente en el consumo de truchas y escallos. Los menores valores de consumo de salmónidos se presentan en la primavera, y parecen aumentar paulatinamente en función del ritmo térmico natural del río en el valle. Únicamente durante el verano, el porcentaje presencial de salmónidos supera el 40%P.

9.2.2.2 Resultados en Laguna de Peces (C03)

En el mismo sentido, la presencia de anfibios en la dieta de las nutrias durante su estancia en las zonas de la depresión glaciar de la Laguna de Peces (1.707 msm) es más que destacable, en ambos tipos de frecuencia. Como se aprecia en la Figura 9.27 la frecuencia numérica y presencial supera a los valores del valle en las muestras de primavera y de otoño (casi 40%P en la primera). En las muestras del final del invierno, la estación con mayores limitaciones ambientales para los anfibios su presencia es similar a la encontrada en el valle; sin embargo en este caso está basada en el consumo de sapos y ranas patilargas, y no de ranas verdes (ver más adelante).

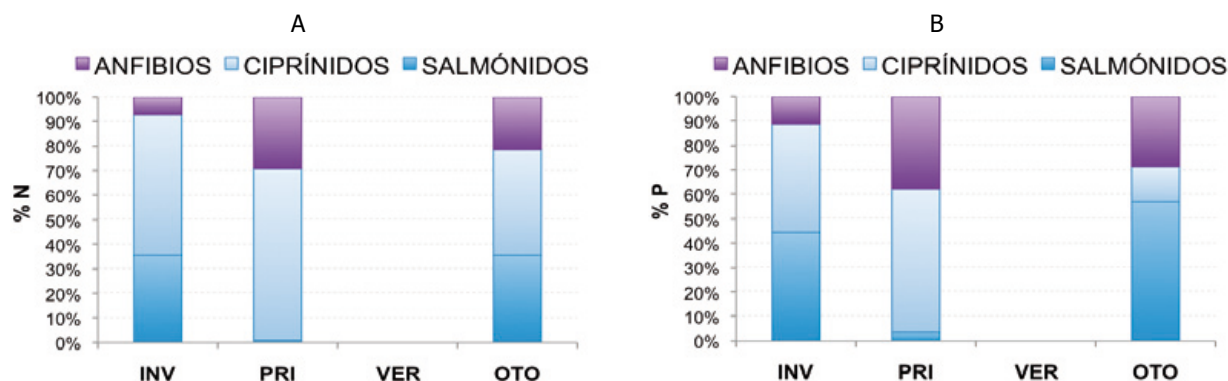


Figura 9.27 Resultados comparados de presencia numérica (A) y porcentual (B) de peces y anfibios en la dieta de *L. lutra* en la laguna de Peces (n= 199 excrementos).

En este caso, los resultados son más fiables debido al mayor tamaño de muestra, ya que la estancia de las nutrias en este punto de la Sierra es muy ocasional fuera de la primavera. Por lo tanto los valores de %P de SAL en las columnas apiladas de la Figura 9.27_B deben tomarse con preocupación ya que se basa en muy pocas muestras.

9.3 ANÁLISIS DE LA DIVERSIDAD DE PRESAS CONSUMIDAS POR LAS NUTRIAS EN ZONAS MONTAÑOSAS.

La diversidad trófica es un índice que expresa la cantidad de especies que son presa de las nutrias y a la vez la frecuencia con que son capturadas, siendo esto dependiente de la efectividad de los ejemplares durante la captura y de su abundancia en el medio. No se han realizado trabajos para conocer la disponibilidad trófica en cada tramo de las presas, de manera que no se ha podido calcular la electividad que tienen para la especie.

Para calcular la diversidad en la dieta en las tres áreas de estudio se utilizó el índice H' de Shannon-Wiener (1959), a través del sumatorio de las frecuencias relativas de aparición de las especies presa (item) en cada excremento analizado y aplicando logaritmos naturales, por lo que las unidades de H' se expresarán en "bels". Además se ha calculado la equitatividad de Pielou (J') en cada muestra, ya que relaciona la H' encontrada en cada caso con el valor máximo de diversidad posible. J' oscila entre 0 y 1, de manera que cuanto menor sea su valor mayor información nos aporta sobre la dominancia de algunas de las especies en la dieta (Magurran 1988). También se calculó el índice de nicho trófico (B) y el estandarizado (B_s) de Levins (1969), mediante el procedimiento indicado en Krebs (1999, 2014).

En la siguiente Tabla 9.5 se muestran los valores obtenidos en estos índices para las tres áreas de estudio, así como los valores de ambos periodos de trabajo en Sanabria. Los valores de mayor riqueza y diversidad se obtuvieron en el conjunto de datos de Sierra Segundera (Sanabria) en donde se analizaron muchas más muestras que en el resto; aunque sin embargo en Fuentes Carrionas en donde se utilizaron únicamente 9 muestras se encontraron valores más elevados que en Gredos.

Área de estudio	Nº de muestras N	Nº de vertebrados (item-presa)	Valor de riqueza S	Índice de riqueza D	Índice de dominancia d	Índice de diversidad H'	Índice de equitatividad J'	Índice de nicho trófico B
SANABRIA	623	2.491	32	3,61	0,49	1,96	0,34	4,72
1995-99	581	2.256	32	4,92	0,40	2,06	0,62	5,05
2014	40	250	23	2,76	0,58	1,69	0,46	2,72
GREDOS	325	1.186	17	3,83	0,43	1,65	0,58	3,47
FUENTES CARRIONAS	9	20	9	5,90	0,35	1,85	0,84	4,97

Tabla 9.5 Resultados de la variación de diversidad en la dieta de *Lutra lutra* en las tres áreas de estudio donde se ha analizado.

Asimismo se detectó una gran variación en los principales valores de riqueza y diversidad trófica entre ambos periodos de trabajo en Sanabria, donde se produce un variación considerable, en torno al 50%. Aun teniendo en cuenta que en 2014 únicamente se recogieron excrementos en los muestreos de primavera y verano y que la muestra tiene un tamaño limitado los resultados parecen apuntar a un importante proliferación de unas pocas especies en la dieta, con respecto a una mayor variabilidad 15 años antes.

En este resultado cabe reseñar que se balanceó el número de excrementos recogidos en el valle y en las partes altas de la Sierra para la comparación entre ambos periodos.

9.3.1 ANÁLISIS DE LA DIETA A NIVEL ESPECÍFICO.

El análisis a nivel específico de los restos contenidos en los excrementos permitió la detección de al menos 28 taxones en la dieta en el conjunto de las 3 áreas estudiadas (Tabla 9.6).

Para algunos indicios, debido a su mal estado de conservación o su parcialidad, no se pudo asignar a una especie y se agruparon en categorías indeterminadas (IND en las tablas). En total representaron el 9,7% de todos los ítem-presa utilizados en las tres matrices tróficas.

NOMBRE COMÚN	NOMBRE CIENTÍFICO	ABREVIATURA	SANABRIA	GREDOS	CARRIÓN
			n= 638	n= 326	n= 9
Trucha arco-iris	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	Omyk	74	0	0
Trucha pintona	<i>Salmo trutta fario</i>	Stru	198	568	9
Trucha sin determinar		Trucha IND	59	0	0
Bermejuela	<i>Achondrostoma arcasii</i>	Aarc	1.045	0	0
Boga del Duero	<i>Pseudochondrostoma duricense</i>	Pdur	132	172	0
Escallo o Cacho	<i>Squalius carolitertii</i>	Sqcar	301	153	4
Barbo	<i>Luciobarbus bocagei</i>	Lboc	33	0	0
Gobio	<i>Gobio lozanoi</i>	Gloz	35	0	0
Lamprehuela	<i>Cobitis calderoni</i>	Ccal	3	0	0
Ciprínido sin determinar		Cip IND	74	6	1
Salamandra común	<i>Salamandra salamandra</i>	Ssal	2	4	0
Tritón jaspeado	<i>Triturus marmoratus</i>	Tmar	10	0	0
Tritón ibérico	<i>Lissotriton boscai</i>	Lbos	6	0	0
Sapo común	<i>Bufo spinosus</i>	Bspi	66	73	1
Sapo corredor	<i>Bufo calamita</i>	Bcal	3	1	0
Sapo sin determinar		Bufo	52	2	1
Rana de S. Antonio	<i>Hyla molleri</i>	Harb	20	0	0
Rana patilarga	<i>Rana iberica</i>	Ribe	69	156	0
Rana bermeja	<i>Rana temporaria</i>	Rtemp	0	0	0
Rana verde	<i>Pelophylax perezi</i>	Pper	96	1	0
Rana sin determinar		Rana	25	20	3
Anuro sin determinar		Anu IND	208	10	1
Lagartija serrana	<i>Iberolacerta cyreni</i>	Icyr	0	3	0
Lacértido sin determinar		Lacer	1	0	0
Culebra viperina	<i>Natrix maura</i>	Nmau	9	12	0
Coronela sin determinar	<i>Coronella sp</i>	Coro	1	0	0
Culebra acuática sin determinar		Natrix IND	12	0	1
Topillo o neverón	<i>Microtus sp. / Chionomys nivalis</i>	Micro	6	0	0
Desmán ibérico	<i>Galemys pyrenaicus</i>	Gpyr	1	0	0
Rata de agua	<i>Arvicola sapidus</i>	Asap	0	1	0
Musgaño de Cabrera	<i>Neomys anomalus</i>	Nano	1	0	0
Ratón de campo	<i>Apodemys sylvaticus</i>	Asyl	4	0	0
Musaraña	<i>Crocidura sp / Sorex sp</i>	Crocid	2	1	0
Micromamífero sin determinar		Mam IND	2	3	0

Tabla 9.6 Taxones presentes en el análisis de ecología trófica de *L. lutra* en los tres macizos montañosos de la Cuenca del Duero y valores de ítem-presa identificado de cada uno de ellos.

Una vez lavados los restos duros contenidos en el excremento y antes de identificarlos a nivel específico (si es posible) se deben localizar y clasificar todos aquellos que se corresponden con piezas de identificación posible y con la posibilidad de ser comparadas con fotografías, esquemas o elementos de la colección de referencia de esqueletos y escamas de peces y ofidios.

En este proceso además debe distinguirse entre elementos de simetría bilateral, los cuales son necesarios para asignar el número mínimo de ejemplares a los que corresponden. Algunas piezas impares como el vómer de las truchas es asignable al mismo número de ejemplares; sin embargo todas las piezas pares (o simétricas) como los dentarios o los dientes faríngeos (arcos cerato-branquiales) de los ciprínidos

▷ ECOLOGÍA TRÓFICA

únicamente son asignables a un número aproximado de ejemplares cazados. Así, cuando en una muestra aparecen 3 piezas derechas y 2 izquierdas hablaremos de 3 ítem-presa de la especie correspondiente; aunque es imposible saber si las dos piezas izquierdas pertenecerían hipotéticamente a un cuarto y quinto ejemplar en la muestra. A no ser que unas obvias diferencias de tamaño ayuden a esta distinción. En la Figura 9.28 se muestran algunas imágenes de este minucioso y repetitivo proceso de selección de elementos identificables.

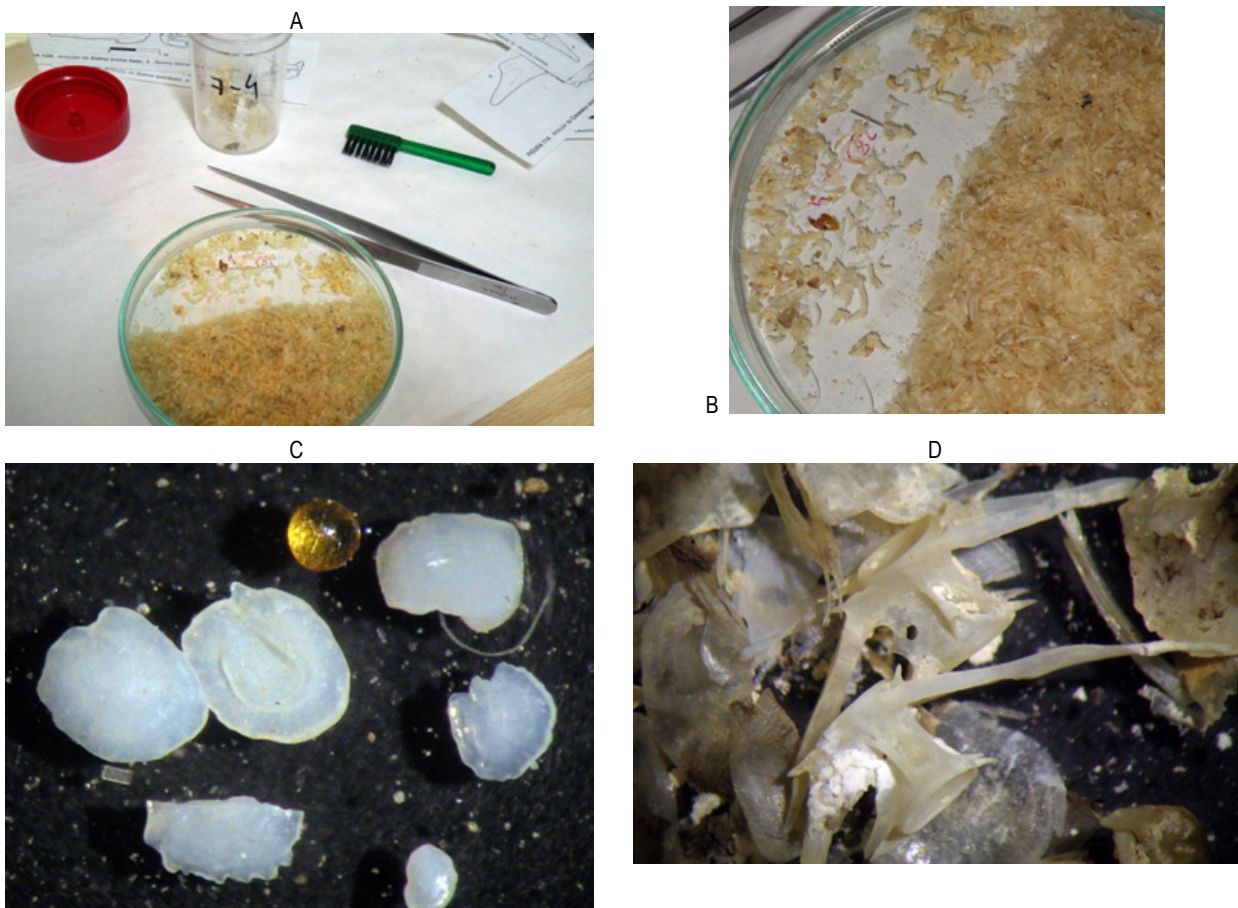


Figura 9.28 Proceso de separación de los elementos duros sobre una placa de Petri de vidrio (A) para poder ser identificados bajo lupa binocular o estereomicroscopio (2, 4 u 8 aumentos por lo general), clasificados y asignados a un número concreto de presas consumidas (B). Algunas son identificables a nivel específico y aportan información de cantidad de ejemplares, como los otolitos (C) y otras como las vértebras o las escamas sólo información de la especie presente (D, *Squalius carolitertii* en este caso).

9.3.1.1 Depredación sobre los peces

Los indicios de peces determinados al estereomicroscopio representaron el 76,59% de los datos. Y se localizaron en promedio en el 86,95% de las muestras de excrementos; por lo tanto resultó el grupo más consumido y el más frecuentemente capturado. Los principales elementos de determinación resultaron las escamas, los huesos cefálicos (sobre todo maxilar, premaxilar, dentario, vómer, basihial, opercular y cleitro) y las vértebras. Además los ojos y los otolitos se recontaron en cada muestra, pero no se les pudo asignar una categoría específica.

En Gredos y Fuentes Carrionas no se detectó la presencia de peces alóctonos en la dieta, mientras que en el primer periodo de trabajo en Sanabria sí se encontró la presencia de truchas arco-iris en la zona del

valle, en relación con la piscifactoría existente en aquel momento. En el segundo periodo no se encontró esta especie, 7 años después del cierre de la citada instalación de producción piscícola.

Aunque se encontraron grandes diferencias locales y estaciones en el consumo de los dos tipos principales de peces (salmónidos o truchas y ciprínidos) en los siguientes apartados se ofrecen algunas pautas de su importancia en la dieta del mustélido.

Cabe destacar en este punto además que en 2014 no se detectó la presencia de restos de anguilas (*Anguilla anguilla*) presente en estos momentos en las aguas del Tera por repoblación piscícola de la Admon. Así que no ha podido ser constatado su consumo ni esclarecido si su ausencia se debe a la baja densidad de estos peces en las comunidades o bien porque no se encuentran accesibles para las nutrias por alguna causa. Cómo por ejemplo que se concentren casi todo el año en aguas profundas del lago.

• Consumo de truchas

La trucha común (*Salmo trutta*) es la especie distribuida por las tres áreas de estudio y que está presente en la dieta de *L. lutra*. El otro salmónido presente en las aguas del Duero, la trucha o salmón arco-iris (*Oncorhynchus mykiss*) sólo se detectó en el valle del Tera en las muestras de 1995 a 1999. Resultado que parece indicar que es una especie que no prospera en los ríos ibéricos, y que donde está presente únicamente se trata de ejemplares liberados o que acceden al río de forma accidental desde las piscifactorías industriales.

Las truchas pintonas aparecieron en el 48,9%P de las muestras y representaron el 21,47%N de los ítem-presa contabilizados; siendo su presencia mayoritaria en las muestras de Gredos y Fuentes Carrionas, mientras que resultó minoritaria con respecto a los ciprínidos en Sanabria. Aunque no se realizó un estudio biométrico de las presas en las muestras no se encontraron fragmentos de huesos o restos que induzcan a pensar en el consumo de grandes truchas, y por el contrario se detectaron hueso de tamaños muy similares a los de bermejuelas, escallos o bogas.

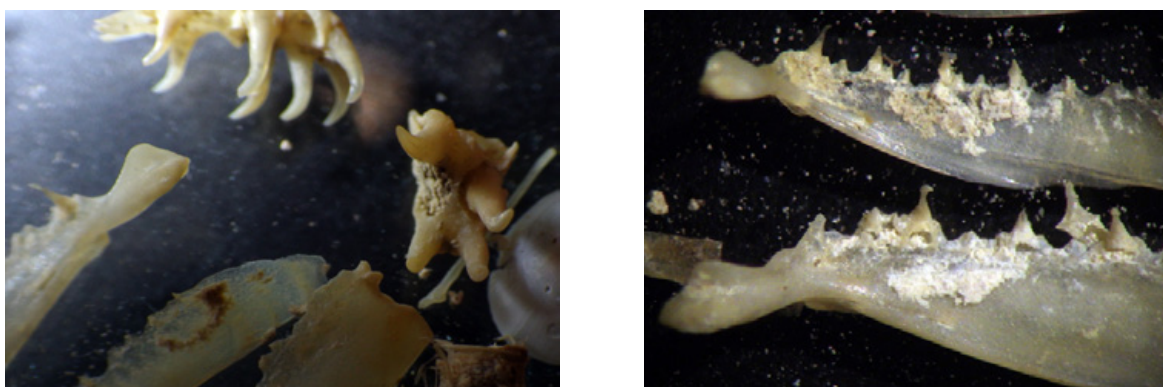


Figura 9.29 Ejemplo de algunas piezas típicas para la identificación de las truchas en los restos de nutria, algunos vomerianos (A) y maxilares (B)

• Consumo de bermejuelas

La presencia de este pequeño ciprínido autóctono se detectó en 286 muestras de Sanabria (44,8%P) y representó el 28,9%N de los ítem-presa. En las otras dos áreas de estudio no se encontró

▷ ECOLOGÍA TRÓFICA

formando parte de la dieta de las nutrias.



Figura 9.30 Ejemplo de un diente ceratobranquial de *Achondrostoma arcasii* en el excremento fresco y tras el proceso de lavado y determinación con el estereomicroscopio.

Cabe resaltar en este punto la importancia cuantitativa que esta especie autóctona, e incluida en el Anexo IV de la Directiva 43/92/CEE de Hábitats, tiene para la conservación de las nutrias en los cauces de Sanabria, y muy especialmente en las lagunas de altitud.

• Consumo de bogas y escallos

Estos dos especies representaron el 25,96%N de los item-presa identificados, y aparecieron en el 47,2%P de las muestras del conjunto de áreas de estudio. Siendo en promedio el segundo grupo de peces en importancia (tras las truchas) para la alimentación de las nutrias de estas áreas montañosas. Las bogas (*Pseudochondrostoma duriense*) formaron parte de la dieta por igual partida que los escallos (*Squalius carolitertii*) en Gredos, mientras que en Sanabria y Fuentes Carrionas fueron los segundos el principal ciprínido acompañante.

• Consumo de otros ciprínidos

El resto de especies resultaron muy minoritariamente depredados por las nutrias, siendo los gobios (*Gobio lozanoi*) y los barbos (*Luciobarbus bocagei*) los presentes en la dieta de Sanabria, pero no en las demás áreas de estudio. Además, las lamprehuelas (*Cobitis calderoni*) se detectaron en 2 muestras del valle del Tera en el primer periodo de estudio y en una en el segundo (2014). Este grupo en conjunto representó el 1,89%N y 9,1%P de la dieta en el NO de Zamora.

Con respecto a los peces cabe resaltar finalmente que en los tramos estudiados por el momento las comunidades de peces están integradas exclusivamente por especies autóctonas (más allá de la ocupación del gobio) y sin la presencia masiva de peces invasores a pesar de estar aguas arriba de grandes embalses. En estos lugares se suelen producir la mayoría de las introducciones de peces alóctonos para su pesca deportiva.

9.3.1.2 Depredación sobre los anfibios

Los anfibios determinados representaron el 21,77% de los datos, y se localizaron en promedio en el 42,5% de los excrementos; por lo tanto resultó el segundo grupo más consumido. Los principales elementos de determinación resultaron ser los huesos cefálicos (sobre todo maxilar, premaxilar y paraesfenoides), los propios de ambas cinturas (sacros, escapulares, ileon y urostilo), las vértebras y también los huesos de las extremidades (fémur, tibiofíbula, radio-ulna, húmero, metacarpos, metatarsos y falanges) (Figura 9.31).

Frecuentemente, el consumo de grandes anuros (ranas y sapos) dejó restos en los talleres o despedazaderos donde las nutrias acostumbran a manipular sus presas en las orillas; y en especial en el caso de consumir especies de piel tóxica (ver Apartado 10).

• Consumo de urodelos

Se detectó la presencia de 3 urodelos en la dieta de *L. lutra* en zonas montañosas, el tritón jaspeado (*Triturus marmoratus*), el ibérico (*Lissotriton boscai*) en Sierra Segundera y la salamandra común (*Salamandra salamandra*) en Gredos; en este caso se identificaron fundamentalmente a través de las vértebras torácicas y caudales. En todos los casos únicamente se pudo certificar un ejemplar por cada excremento.

Los tritones fueron hallados en 10 y 4 muestras (el 0,4 y 0,2%N, respectivamente) tanto en estaciones de altitud como laguna de La Roya (S22), de Peces (C03) y de Cubillas (C01), como en las del valle (estaciones T17 y T26). Por el contrario la salamandra fue detectada en 2 muestras de Sanabria y en 4 de Gredos, todas de zonas de partes altas.

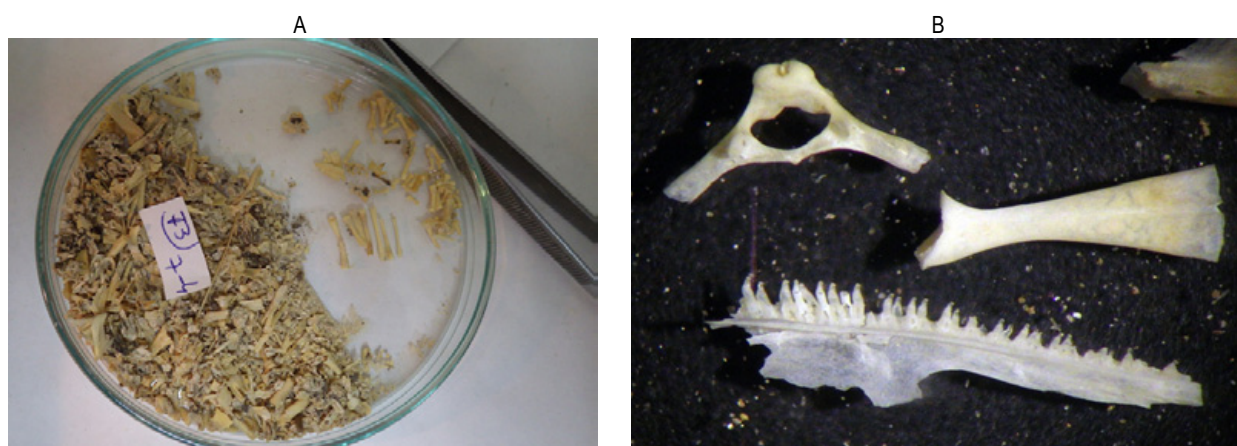


Figura 9.31 Ejemplo de un excremento rico en anfibios (A) con parte de las piezas ya clasificadas, y algunas piezas típicas para la identificación de las ranas (B) en los restos de nutria. Se aprecia una vértebra (arriba), una tibio-fíbula (derecha) y un maxilar (abajo).

• Consumo de ranas

Este grupo de anfibios apareció en 289 muestras (29,7%P) por lo que se deben considerar como una presa habitual en áreas montañosas para las nutrias. Además se encontraron diferencias en el consumo entre las ranas pardas y las verdes; siendo las primeras habituales en las zonas altas de

▷ ECOLOGÍA TRÓFICA

dinámica lítica de Sanabria y en todo el área de estudio de Gredos. Mientras que las segundas fueron habituales (y las más numerosas) en ecosistemas leníticos de Sanabria.

En las tres áreas de la Demarcación Hidrográfica Duero no se localizaron indicios de ranas parcialmente comidas o despedazadas, pero si se encontraron numerosas ranas bermejas en algunas lagunas de altitud de Pirineos (Figura 9.32), si bien no fue posible asignar su autoría a las nutrias puesto que no se detectaron huellas o excrementos en ellas.



Figura 9.32 Algunas ranas bermejas parcialmente despedazadas en la laguna y turbera de Mariola en junio de 1997.

• Consumo de sapos

Mucho más habitualmente se localizaron talleres de nutria con restos y despojos de sapos comunes (ver Apartado 10). Dicho comportamiento se detectó prácticamente en todo el área de estudio de Sanabria, en las partes altas de las gargantas y los circos glaciares de Gredos; y también en todo el Alto Carrión; tanto en zonas fluviales como en la laguna de Pozo de Curavacas. El hallazgo masivo de estos restos de sapos únicamente se ha constatado en la Laguna de Peces (C03) y en la Laguna Grande de Gredos (SG11), en donde esta predación selectiva parece suponer un cierto impacto para sus poblaciones durante el periodo reproductor (ver Apartado 11).

Este grupo globalmente considerado apareció en 138 muestras (14,2%P) por lo que se deben considerar como una presa habitual en áreas montañosas, puesto que el peculiar modo de consumir esta presa (Figura 9.33) de piel muy tóxica produce un efecto de sub-muestreo en los excrementos (ver más adelante). Otras especies de sapos apenas deben ser considerados como presa para las nutrias, ya que excepto *Bufo calamita* (3 muestras en Sanabria y 1 en Gredos) no fueron detectados.

9.3.1.3 Depredación sobre los reptiles

Los reptiles identificados representaron el 1,04% de los datos, y se localizaron en promedio en el 6,0% de los excrementos; por lo tanto resultó un grupo muy poco consumido. Los principales elementos de determinación resultaron ser las vértebras y las escamas; y en unas pocas muestras los huesos cefálicos (maxilar y premaxilar).

La mayoría de los casos positivos de este grupo se refieren a la captura y consumo sobre culebras de agua que son ingeridas sin apenas masticar por las nutrias por lo que sus restos de escamas y vértebras se encuentran unidos, y dan un aspecto muy característico y llamativo a esos excrementos, que incluso les permite ser identificados “*de visu*” desde lejos. Muy esporádicamente (en 4 muestras de 974, el 0,4%) se han encontrado restos de lacértidos, que o bien fueron asignados a la lagartija serrana (*Iberolacerta cyreni*, en Gredos) o bien no se pudo precisar el taxón. En Gredos los datos de presencia de lagartijas serranas fueron provenientes de muestreos de final de la primavera en la Garganta del Pinar y el circo de Laguna Grande, siempre en zonas de cota superior a 1.850 msm.

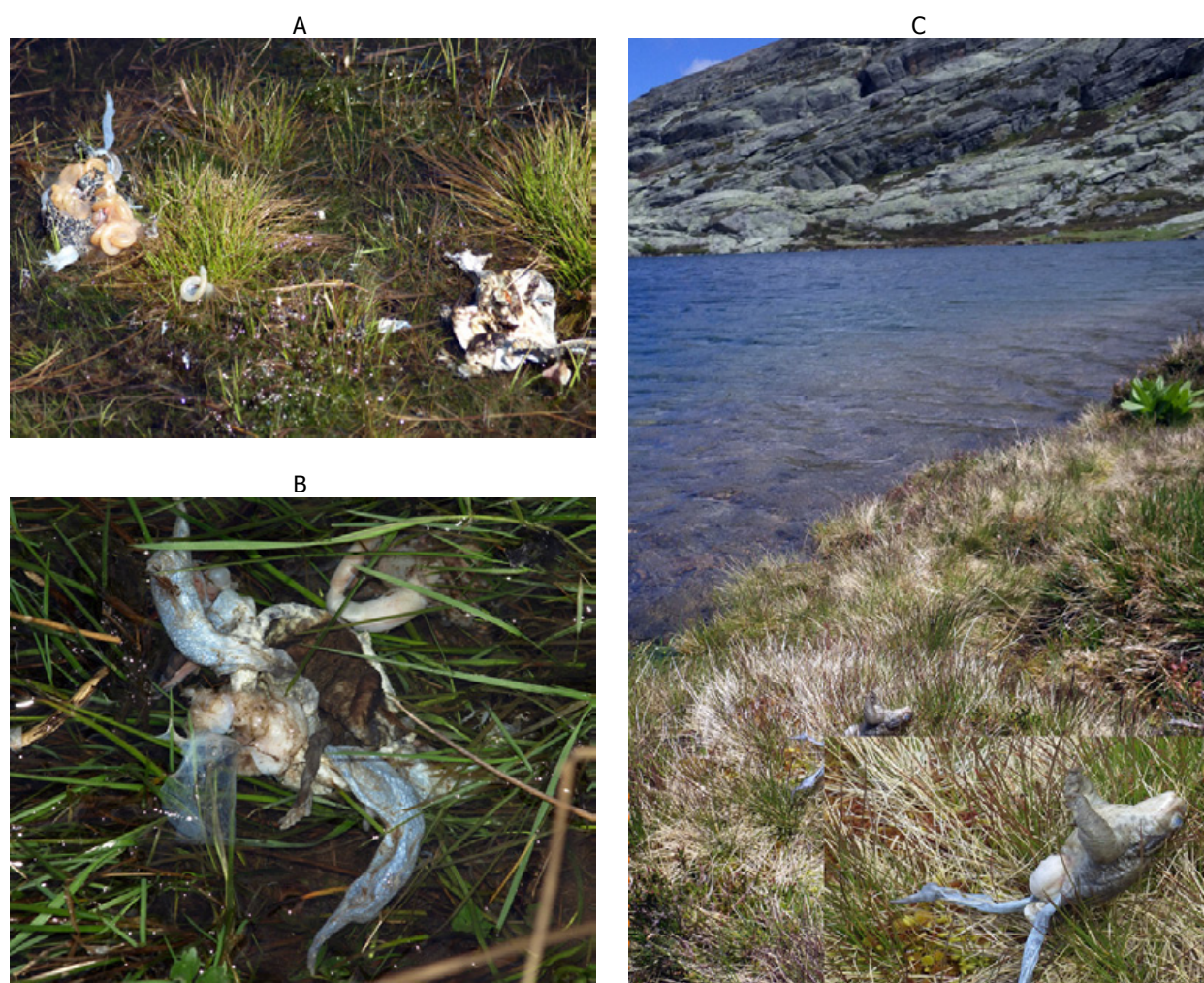


Figura 9.33 Hembras de sapo común atacadas por nutria y no comidas en Prado Pozas (A, los restos de la izquierda contienen una freza sin fertilizar); en la orilla norte del lago de Sanabria (B); y restos de sapos despellejados y parcialmente comidos (machos en este caso) en el Pozo de Curavacas (C).

• Consumo de culebras

Las culebras viperinas resultaron ser la presa más habitual, aunque muy escasa y de marcado consumo estacional en verano-otoño. Además de asignar los indicios de escamas y vértebras (Figura 9.35_A) a *Natrix maura*, un conjunto de muestras no pudieron ser reconocidas de forma exacta como pertenecientes a esta especie y se agruparon en el epígrafe *NatrixIND* (Tabla 9.6).

▷ ECOLOGÍA TRÓFICA

Además de esto en un excremento de Sanabria se encontraron vértebras de una coronela ó culebra lisa (*Coronella* sp). En la Sierra Segundera estas culebras, de alimentación básicamente saurófaga, se encuentran muy ligadas en la Penillanura al borde de las turberas o lagunillas, donde se comportan como depredadores generalistas e incluso se describió en 1996 como son capaces de capturar pollos de acentor (*Prunella modularis*) en su nido (Lizana y Morales 1998).

9.3.1.4 Depredación sobre las aves

Los aves representaron el 0,21% de los datos, y se localizaron en promedio en el 0,7% de los excrementos; por lo tanto resultó ser el grupo más escasamente consumido. Los principales elementos de determinación resultaron las plumas largas y fragmentos de huesos cefálicos que lo general no pudieron ser reconocido por completo ni ser asignados a un taxón específico (Figura 9.35_B).



Figura 9.35 Análisis al esteromicroscopio de una muestra con restos escamosos y de las costillas (A) de una culebra *Natrix* sp y una pluma indeterminada (B).

9.3.1.5 Depredación sobre los mamíferos

Los restos de mamíferos encontrados representaron el 0,56% de los datos, una fracción muy pequeña comparado con otros estudios de zonas bajas donde se ha estudiado la dieta de las nutrias. Se localizaron en promedio para las tres áreas de estudio en el 1,2% de los excrementos. Los principales elementos de determinación resultaron los pelos cobertores y fragmentos de huesos cefálicos (sobre todo maxilar y dientes), mientras que el resto de huesos no pudieron ser empleados en esta tarea debido a su fracturación en piezas muy pequeñas por el proceso de masticación.

Al igual que para los anfibios de gran talla los mamíferos fueron una fuente de indicios en los talleres de manipulación de presas, y frecuentemente se encontraron partes corporales no ingeridas junto a excrementos que luego se constató en laboratorio que contenían indicios de mamíferos.

Es resaltable la presencia de varios topillos neverones parcialmente comidos en la laguna de Peces y la presencia de un desmán ibérico atacado y prácticamente desechado por completo sin comer encontrado en mayo de 1997 en las orilla del Tera dentro de la estación de seguimiento T01, en la cabecera del río.



Figura 9.36 Análisis al esteromicroscopio de la muestra con restos de un micromamífero ingerido (A) y microfotografía de un pelo cobertor de *N. anomalus* (B).

• Consumo de musgaños y desmán ibérico

Únicamente en 1 muestra se detectó la presencia, respectivamente, de ambas especies de micromamíferos ribereños; que se destacan por su especial relevancia en función de su precario estado de conservación en España.

El musgaño de Cabrera (*Neomys anomalus*) se detectó en la estación T06, en la orilla norte del lago de Sanabria en octubre de 1997; y por otro lado el desmán ibérico (*Galemys pyrenaicus*) en una única muestra de marzo de 1995 en la Laguna de Peces. En ambos casos los pelos cobertores fueron el indicio que permitió su correcta identificación (Figura 9.36). El desmán se localizó en el cañón del Tera en el verano de 1995 (estación T01) con un ejemplar apenas consumido en la orilla del cauce, en una zona de marcaje de nutria con varios excrementos, aunque no pudo ser confirmada su presencia en el contenido de dichos excrementos. Es una especie que vive en densidades muy bajas (Nores *et al.* 1998), incluso en los cauces bien conservados, por lo que el encuentro con una nutria es de baja probabilidad.

Únicamente en 1 muestra del valle del Tormes se detectó la presencia de la rata de agua (*Arvicola sapidus*), que fue el único mamífero ribereño detectado.

9.3.1.6 Restos de invertebrados en los excrementos de nutria

Los indicios asignados a restos duros de invertebrados fueron en su mayoría considerados como presas a su vez de los peces o anfibios capturados por las nutrias. Salvo el caso de los grandes escarabajos ditíscos (*Dityscus*, *Cybister* y *Agabus* sp pl), que sí parece que pueden entrar estacionalmente a forma parte de la dieta del mustélido en determinados momentos de escasez de peces u otras presas (Román 2011), son un grupo de animales ingeridos indirectamente.

En concreto los escarabajos ditíscos (estado de imagos o adultos) se encontraron en 57 muestras de Sanabria y el conjunto de escarabajos acuáticos en Gredos se detectó en 125 muestras; siempre de forma principal en los meses de verano y otoño. En un total de 234 de 327 (el 68%) muestras de Gredos se encontraron restos de artrópodos, siendo los más abundantes los tricópteros, los propios coleópteros acuáticos y los dípteros. En Sierra Segundera y Cabrera por el contrario fueron frecuentes los tricópteros

▷ ECOLOGÍA TRÓFICA

(en 85 de 638 muestras, el 13,3%), ya que el resto de artrópodos aparecieron en pocos excrementos. Los insectos se encontraron en la mayoría de muestras, y otros artrópodos, sobre todo arañas, en un total de 11 muestras. Los moluscos bentónicos (pisidios y ancilos) únicamente se detectaron en 23 muestras de Sanabria (el 3,6%) y en 9 de Gredos (en el 2,7%). En ningún caso cabe pensar que forman parte de la dieta de *Lutra lutra*.

En los Anexos A3.5 y A6.3 se muestra la importancia de la aparición de estos ítem-presa en la dieta de las nutrias de Sanabria y Gredos; siendo en el segundo área de muestreo la presencia de invertebrados numéricamente mayor que la de vertebrados (1.439 vs 1.186, respectivamente). Resultó mucho menor en las muestras de Sanabria, con 517 frente a 2.540 ítem para ambos grupos (ver Tabla 9.1).

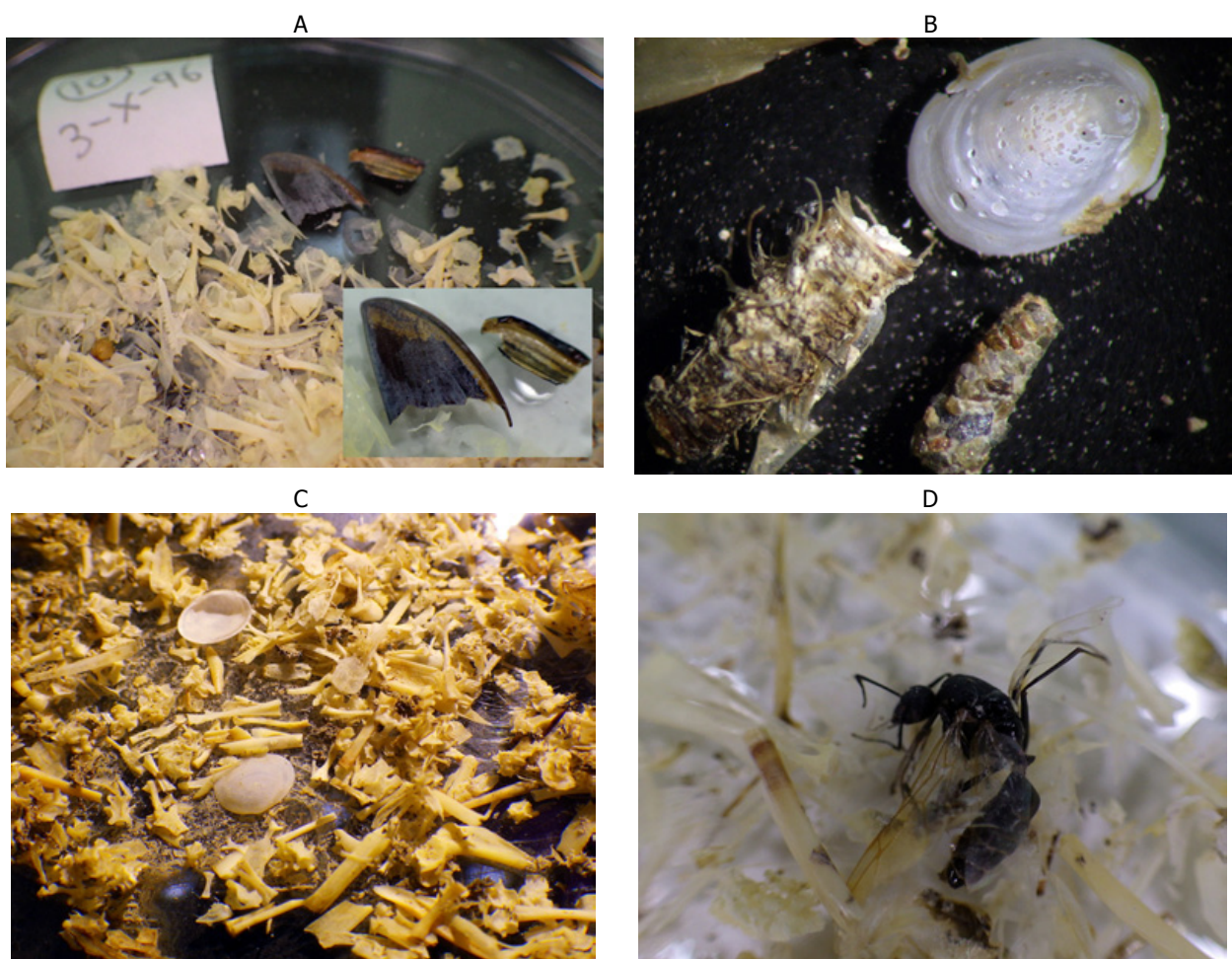


Figura 9.37 Análisis al esteromicroscopio de una muestra con restos de ditiscos (A, élitro ampliado abajo a la dcha.) y canutillos de tricópteros y concha del molusco *Ancylus fluviatilis* (B). La presencia de invertebrados como moluscos epibentónicos (C) como las hormigas y otros insectos terrestres (D) está frecuentemente relacionada con la presencia de anfibios en el excremento.

9.3.2 VARIACIÓN ANUAL Y ESTACIONAL DE LA DIVERSIDAD EN LA DIETA.

Con respecto a las variaciones estacionales (Figura 9.38) entre las dos áreas de estudio comparadas, Gredos presentó valores significativamente menores de diversidad y riqueza que Sanabria, así como un patrón estacional unimodal en el primer caso diferente.

Los valores de diversidad para Gredos presentaron máximos de primavera ($H' = 1,66$ bels), coincidiendo con la máxima riqueza de especies (12) (Figura 9.38_A). Mientras que en Sanabria los valores de H' apenas oscilaron en todo el ciclo estacional, si bien verano y otoño tuvieron valores más elevados, independientemente en este caso de la riqueza de especies, siendo el valor máximo de $H' = 2,46$ bels en el verano.

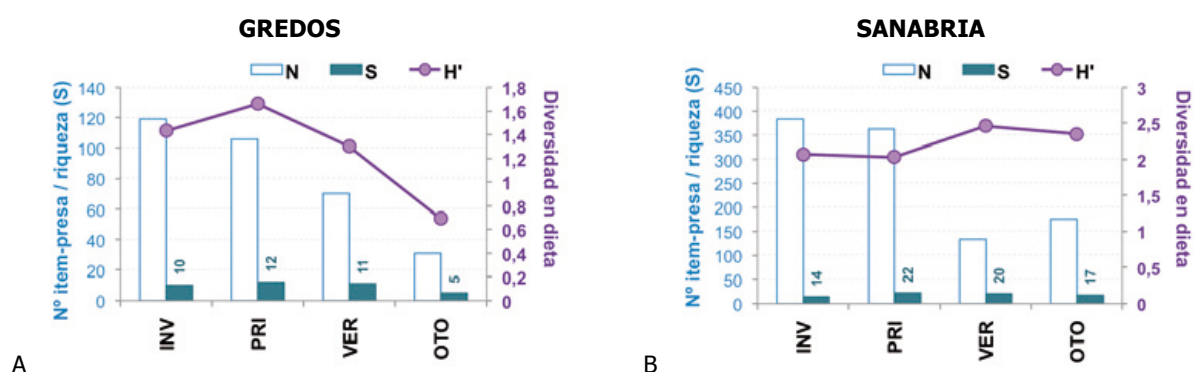


Figura 9.38 Número de item-presa (N) y variación estacional (izqda.) del índice de diversidad H' (en bels) y variación del estimador máximo posible o frecuencia relativa p_i en la sucesión de meses (dcha.) para las dos zonas de estudio.

En todos los casos la riqueza de especies-presa encontrada en los excrementos de Sanabria fue mayor (rango: 14-22) que en Gredos (rango: 5-12). No se detectaron correlaciones significativas (R_s de Spearman) entre los tres parámetros calculados para ambas matrices tróficas (Tabla 9.7).

	N_SG	N_SSC
N_SG	1,000	
H'_SG	0,800	
S_SG	0,400	
N_SSC		1,000
H'_SSC		-0,800
S_SSC		-0,400

Tabla 9.7 Resultados del test de correlación de rangos R_s para los datos estacionales de Gredos (SG) y Sanabria (SSC). Se muestran en negrita los valores con $p < ,05$.

	N_SG	N_SSC
N_SG	1,000	
H'_SG	0,820	
S_SG	0,924	
N_SSC		1,000
H'_SSC		-0,436
S_SSC		0,786

Tabla 9.8 Resultados del test de correlación de rangos R_s para los datos mensuales de Gredos (SG) y Sanabria (SSC). Se muestran en negrita los valores con $p < ,05$.

A lo largo de la sucesión mensual (Figura 9.39) se aprecia el mismo patrón de diversidad estable en Sanabria (mínimos de final de invierno, Figura 9.39_C) y de marcado declive en los meses fríos en Gredos. En este punto los bajos valores de H' coincidieron parcialmente con menos muestras, pero en Sanabria el mayor número de excrementos del mes de abril (mayor esfuerzo de trabajo en la Laguna de Peces durante el periodo de reproducción de los sapos comunes) no se refleja en los valores de H' . De

▷ ECOLOGÍA TRÓFICA

manera que se detectaron correlaciones significativas (R_s de Spearman) en estas oscilaciones en los valores (Tabla 9.8); siendo además negativa la que relaciona H' y N en Sanabria.

Los test de comparación de ambas matrices tróficas detectaron diferencias estadísticamente significativas para la comparación entre los ítem-presa (N) ($\chi^2=2.323,8$; g.l.=7; $p < 0,0001$ ***) y la riqueza específica (S) ($\chi^2= 42,42$; g.l.=7; $p < 0,0001$ ***); pero no para los valores de diversidad H' ($\chi^2=3,35$; g.l.=7; $p < 0,8$ NS). Los datos completos se presentan en el Anexo A6.3.3 y siguientes.

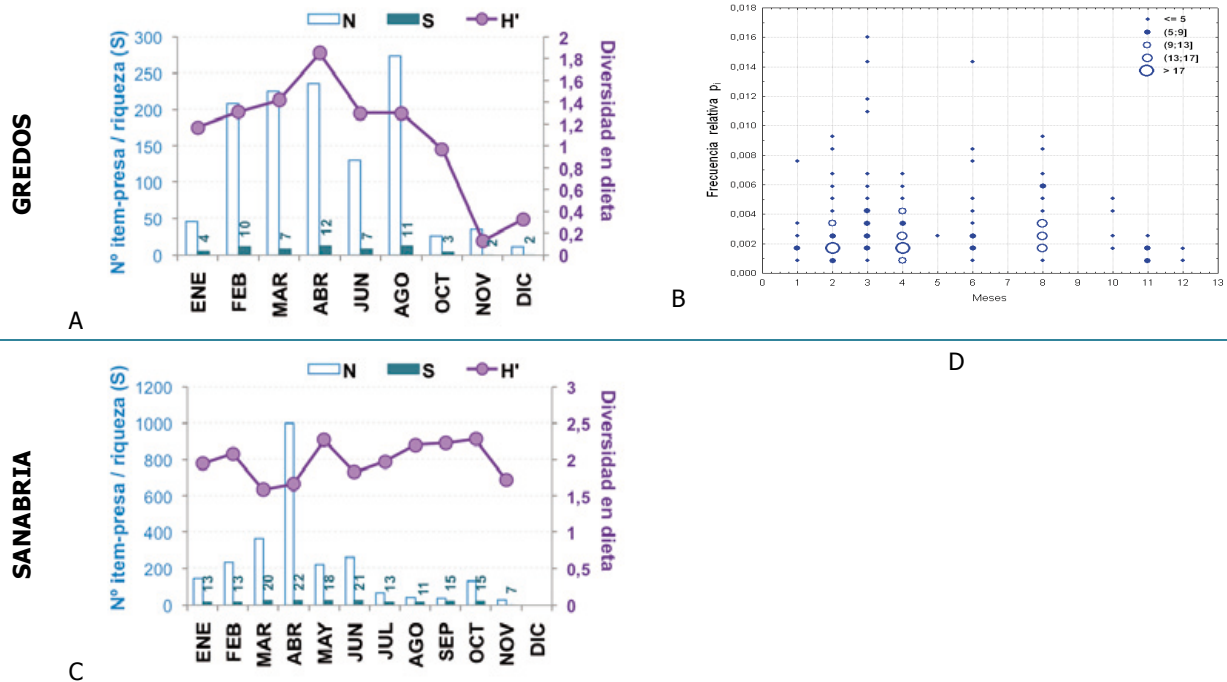


Figura 9.39 Número de ítem-presa (N) y variación mensual (izqda.) del índice de diversidad H' (en bels) y variación del estimador máximo posible o frecuencia relativa p_i en la sucesión de meses (dcha.) para las dos zonas de estudio.

9.3.3 ANÁLISIS LAMBDA DE DOMINANCIA EN LA DIETA EN EL GRADIENTE ALTITUDINAL.

Mediante el sistema jerarquizado de lambda segunda (λ'') se establece una priorización de los ítem-presa más importantes para las nutrias, por cantidad de consumo y por su frecuencia. En este sistema se mide la dominancia (derivada de la D Simpson), o bien la co-dominancia en su caso, de los taxones más capturados y la importancia relativa que tienen los demás.

En este sentido se establecen 6 categorías en función de ser el principal λ'' o representar más del 75% de su valor, y en este caso se considera un taxón "fundamental"; o bien estar incluidos en la siguiente rango de jerarquía. Si tiene entre 50 y 75% del valor λ'' se considera "secundaria", si está entre 25 y 50% es una presa "accesoria", entre 25 y 5% es "accidental", entre 5 y 1% es "esporádica" y si supera el valor de 1% se le considera "casual". El resto son taxones presentes pero no categorizados como importantes en el dieta. Los datos completos se presentan en el Anexo A6.3.7 y posteriores.

En la Tabla 9.9 se presenta esta categorización jerarquizada para el conjunto de las muestras de Sanabria y Gredos. La comparativa debe hacerse por separado ya que es un método dependiente del tamaño de muestra y de otros factores que intervienen (diversidad y riqueza de taxones-presa).

Item-presa	L" ordenada	SANABRIA clasificación	Item-presa	L" ordenada	GEDOS clasificación
Aarc	80,3557	FUNDAMENTAL	Stru	81,067	FUNDAMENTAL
Sqcar	6,6668	ESPORÁDICA	Pdur	7,711	ESPORÁDICA
Stru	4,4271	ESPORÁDICA	Sqcar	6,101	ESPORÁDICA
Pper	2,8031	CASUAL	Pper	2,337	CASUAL
Bspi	2,2693	CASUAL	Ribe	1,435	CASUAL
Ribe	1,5182	CASUAL	Bspi	1,195	CASUAL
Pdur	1,2821	CASUAL	Harb	0,101	
Omyk	0,3670		Nmau	0,036	
Harb	0,1072		Ssal	0,004	
Gloz	0,0901		Crocid	0,004	
Lboc	0,0801		Bcal	0,002	
Matrix IND	0,0097				
Tmar	0,0067				
Nmau	0,0054				
Lbos	0,0024				
Bcal	0,0024				
Micro	0,0024				
AVES	0,0017				
Asyl	0,0011				
Ccal	0,0006				
Ssal	0,0003				
Crocid	0,0003				
Lacer	0,0001				
Coro	0,0001				
Gpyr	0,0001				
Nano	0,0001				
SUMA	2.599		SUMA	1.190	
s=	26		s=	11	

Tabla 9.9 Análisis comparado de ecología trófica de *L. lutra* a través del método jerárquico de lambda segunda .en dos conjuntos de datos Abreviaturas como en Tabla 9.6.

En el caso de Sanabria la presa fundamental es la bermejuela (Aarc) y en Gredos la trucha pintona (Stru); estando en segunda categoría en Sanabria la presencia esporádica para escallos (Sqcar) y truchas, y en Gredos para bogas (Pdur) y escallos.

Por lo tanto la base de la alimentación de *Lutra lutra* en estas dos zonas montañosas son estos cuatro peces autóctonos, típicos de las zonas serranas y los tramos altos de ríos con régimen casi natural.

9.3.3.1 Análisis en el gradiente altitudinal de Sanabria

Al aplicar la jerarquización al subconjunto de datos de Sanabria agrupados por su altitud (dos grupos valle vs sierra) se observa (Tabla 9.10) un patrón de jerarquización igual al global para las zonas de valle, aunque en este caso existe un cierto reparto de la carga de ser las presas principales entre los escallos y las truchas.

En el caso de las zonas serranas las bermejuelas son la presa fundamental y tienen un peso mucho mayor que el conjunto de los anfibios anuros sobre los que parece recaer la función de presas de segundo orden en ausencia de otros vertebrados que capturar.

▷ ECOLOGÍA TRÓFICA

SANABRIA SIERRA			SANABRIA VALLE		
Item-presa	L" ordenada	clasificación	Item-presa	L" ordenada	clasificación
Aarc	93,4577	FUNDAMENTAL	Sqcar	46,5261	FUNDAMENTAL
Bspi	3,6917	ESPORÁDICA	Stru	22,9747	ACCESORIA
Ribe	1,3378	CASUAL	Aarc	17,4838	ACCIDENTAL
Pper	1,1681	CASUAL	Pdur	6,0160	ESPORÁDICA
Harb	0,2071		Omyk	3,3022	ESPORÁDICA
Pdur	0,0625		Pper	1,9448	CASUAL
Stru	0,0409		Gloz	0,6308	CASUAL
Sqcar	0,0140		Lboc	0,5244	CASUAL
Omyk	0,0078		Ribe	0,3136	
Tmar	0,0026		Matrx IND	0,1563	
Bcal	0,0026		Bspi	0,0584	
Asyl	0,0026		Harb	0,0309	
Lbos	0,0014		Bcal	0,0174	
Nmau	0,0006		AVES	0,0077	
Micro	0,0006		Ccal	0,0043	
Lboc	0,0002		Tmar	0,0043	
Gloz	0,0002		Crocid	0,0019	
Ssal	0,0002		Ssal	0,0005	
Gpyr	0,0002		Lbos	0,0005	
			Lacer	0,0005	
			Coro	0,0005	
			Nano	0,0005	
SUMA	1.205		SUMA	1.132	
s=	19		s=	22	

Tabla 9.10 Análisis comparado de ecología trófica de *L. lutra* a través del método jerárquico de lambda segunda para el gradiente altitudinal de Sierra Segundera y Cabrera. Abreviaturas como en Tabla 9.6.

9.3.3.2 Análisis en los tipos de medio acuático de Sanabria

Los datos de los ecosistemas leníticos de Sanabria están condicionados por la presencia abundante y ubicua de las bermejuelas en todas las lagunas naturales, represadas y embalses de alta montaña, si bien la cantidad de muestras analizadas de la Laguna de Peces ha condicionado el análisis. Esta especie se considera como fundamental en las zonas serranas, muy por delante de los anuros de gran talla (ranas y sapos) que son considerados presas casuales. Por otro lado las truchas en estas lagunas y turberas altas casi no aparecen en los excrementos.

En los tramos lóticos de los ríos estudiados (Tera, Segundera, Bibey, Castro, Truchas, Trefacio y Villarino) son los escallos el grupo básico de la alimentación de las nutrias, siendo secundaria la presencia de las truchas. Las bermejuelas y bogas completan un grupo de presas accidentales que es seguido en importancia decreciente por la presencia esporádica de truchas arco-iris (en el momento en que estaban en el río Tera) y las ranas verdes, por delante del resto de peces y anfibios.

En el caso de los ecosistema leníticos, 18 de los 23 item-presa (el 78,3%) presentes presentaron valores de $\lambda'' < 1$ (Tabla 9.11), y 14 de ellos (el 60,9%) además valores $\lambda'' < 0,1$. Lo que proporciona información acerca de lo variado de la dieta en estos puntos, pero también sobre la importancia de un reducido grupo de especies como dieta fundamental. Las nutrias se comportan como cazadores de una serie limitada de presas básicas, aunque en el caso de existir mayor cantidad de presas disponibles, local o estacionalmente, se puede comportar como un generalista trófico ampliando el espectro de presas durante sus inmersiones y campeonos.

Item-presa	L" ordenada	SANABRIA LENÍTICOS clasificación	Item-presa	L" ordenada	SANABRIA LÓTICOS clasificación
Aarc	92,7682	FUNDAMENTAL	Sqcar	43,996	FUNDAMENTAL
Pper	2,9400	CASUAL	Stru	25,076	SECUNDARIA
Bspi	2,1424	CASUAL	Aarc	15,153	ACCIDENTAL
Ribe	1,5762	CASUAL	Pdur	6,690	ACCIDENTAL
Sqcar	0,2052		Omyk	3,650	ESPORÁDICA
Harb	0,1157		Pper	3,201	ESPORÁDICA
Stru	0,1052		Ribe	0,866	CASUAL
Pdur	0,1047		Lboc	0,590	CASUAL
Omyk	0,0108		Gloz	0,478	CASUAL
Tmar	0,0088		Natrix IND	0,164	
Gloz	0,0074		Tmar	0,057	
Micro	0,0039		Bspi	0,028	
Lbos	0,0027		Lbos	0,020	
Bcal	0,0026		Harb	0,009	
Nmau	0,0017		AVES	0,009	
Asyl	0,0017		Ccal	0,005	
Lboc	0,0010		Crocid	0,005	
Ccal	0,0010		Ssal	0,002	
Ssal	0,0001				
AVES	0,0001				
Gpyr	0,0001				
Nano	0,0001				
Crocid	0,0001				
SUMA	1.547		SUMA	1.071	
s=	23		s=	18	

Tabla 9.11 Análisis comparado de ecología trófica de *L. lutra* a través del método jerárquico de lambda segunda para los tipos de medios acuáticos de Sierra Segundera y Cabrera. Abreviaturas como en Tabla 9.6.

Todos los demás grupo son irrelevantes desde este punto de jerarquización, tanto en las zonas de dinámica fluvial lótica como en los humedales leníticos.

9.3.3.3 Análisis en el gradiente altitudinal de Gredos

Al igual que en Sanabria, en Gredos la dieta de las nutrias en las zonas de valle refleja la presencia de la misma especie fundamental (en este caso las truchas) y un conjunto de presas alternativas en la acción de pesca basada en la captura de bogas y escallos en el agua y de ranas patilargas (Ribe) en las orillas de los cauces y lagunas.

Asimismo en las partes elevadas de la sierra se presenta una dieta basada de forma fundamental en las truchas (el único pez existente en casi todos los cursos y humedales), con una amplia captura de ranas patilargas, es completada por la presencia estacionalmente abundante de sapos comunes muy fáciles de capturar.

En el caso de Gredos, es resaltable tanto la menor riqueza de la dieta en la comparación del gradiente, como la ausencia de asimetría en la efectividad de presas preferidas en las partes altas y en las bajas. Esto es una diferencia fundamental con los resultados obtenidos en Sanabria.

▷ ECOLOGÍA TRÓFICA

GREDOS ZONA ALTA			GREDOS VALLE DEL TORMES		
Item-presa	L" ordenada	clasificación	Item-presa	L" ordenada	clasificación
Stru	72,727	FUNDAMENTAL	Stru	79,0743	FUNDAMENTAL
Ribe	18,473	ACCIDENTAL	Pdur	7,2510	ESPORÁDICA
Bspi	8,776	ESPORÁDICA	Ribe	6,4770	CASUAL
Lcyr	0,015		Sqcar	5,7375	CASUAL
Ssal	0,007		Bspi	1,4144	CASUAL
Pper	0,002		Natrix IND	0,0353	
			Ssal	0,0039	
			Lcyr	0,0022	
			Crocid	0,0022	
			Pper	0,0010	
			Asap	0,0010	
			Bcal	0,0003	
SUMA	394		SUMA	1.152	
s=	7		s=	12	

Tabla 9.12 Análisis comparado de ecología trófica de *L. lutra* a través del método jerárquico de lambda segunda para el gradiente altitudinal en el macizo central de la Sierra de Gredos. Abreviaturas como en Tabla 9.6.

9.3.3.4 Análisis global de dominancia en el espectro trófico de *Lutra lutra*

La Tabla 9.13 refleja de forma inconfundible una dieta en Gredos basada en comunidades pobres en peces con dominio de las truchas y dependencia del consumo de ranas y sapos en las partes altas; con la consecuente estacionalidad debido a su ciclo vital.

Por el contrario, en Sanabria la comunidad de peces es más rica en especies que son consumidas con una mayor alternancia, lo que permite reducir la persecución sobre las truchas. En las partes elevadas la presencia de potentes poblaciones de bermejuelas constituye el apoyo trófico de las nutrias, junto con los anfibios durante la temporada de freza, en estas zonas fuera de sus posibilidades de habitabilidad por motivos climáticos durante el resto del año.

ABREVIATURA	SANABRIA		GREDOS		FUENTES CARRIONAS
	SIERRA	VALLE	SIERRA	VALLE	
SALMÓNIDOS	Omyk	ESPORÁDICA			
	Stru	ACCESORIA	FUNDAMENTAL	FUNDAMENTAL	FUNDAMENTAL
CIPRINIDOS	Aarc	FUNDAMENTAL	ACCIDENTAL		
	Pdur		ESPORÁDICA	ESPORÁDICA	
	Sqcar		FUNDAMENTAL	CASUAL	ACCIDENTAL
	Lboc		CASUAL		
	Gloz		CASUAL		
	Ccal				
URODELOS	Ssal				
	Tmar				
	Lbos				
ANUROS	Bspi	ESPORÁDICA	ESPORÁDICA	CASUAL	ESPORÁDICA
	Bcal				
	Harb				
	Ribe	CASUAL	ACCIDENTAL	CASUAL	
	Rtemp				ESPORÁDICA
	Pper	CASUAL	CASUAL		ESPORÁDICA
	Rana				
REPTILES	Lcyr				
	Lacer				
	Nmau				
	Coro				
AVES	AVES				
MAMIFEROS	Micro				
	Gpyr				
	Asap				
	Nano				
	Asyl				
	Crocid				

Tabla 9.13 Distribución de las clases jerárquicas según la clasificación de lambda segunda para el gradiente altitudinal en las dos áreas de estudio. Abreviaturas como en Tabla 9.6.

9.4 ANÁLISIS MULTIVARIANTE DE LA FLEXIBILIDAD TRÓFICA DE *Lutra lutra* EN ZONAS MONTAÑOSAS.

9.4.1 ANÁLISIS COMPARATIVO DE LA ECOLOGÍA TRÓFICA DE *Lutra lutra* EN TRES MACIZOS MONTAÑOSOS DE LA CUENCA DEL DUERO.

La representación simultánea de las frecuencias presenciales y numéricas permite de una forma rápida y visual diferenciar entre los grupos de presas abundantes y escasos, y entre los frecuentes y los ocasionales; y en todo caso, las cuatro combinaciones posibles.

Así los salmónidos se pueden considerar abundantes y frecuentes en Gredos y Fuentes Carrionas (Figura 9.39), pero no en Sanabria; donde no son abundantes y son poco frecuentes. En el caso de los ciprínidos tenemos una gran abundancia y frecuencia en el NO de Zamora y una presencia más escasa en los demás, aunque con una cierta frecuencia alta en la aparición en los excrementos.

Niveles intermedios similares de abundancia y frecuencia muestran los anfibios en las tres áreas, aunque en Fuentes Carrionas se muestran niveles de %P muy altas; quizá influidos por el escaso número de excrementos analizados y las pocas estaciones de muestreo.

Los demás grupos de la Figura 9.40 cumplen la condición de escasos y poco frecuentes dada su presencia minoritaria en la alimentación del mustélido.

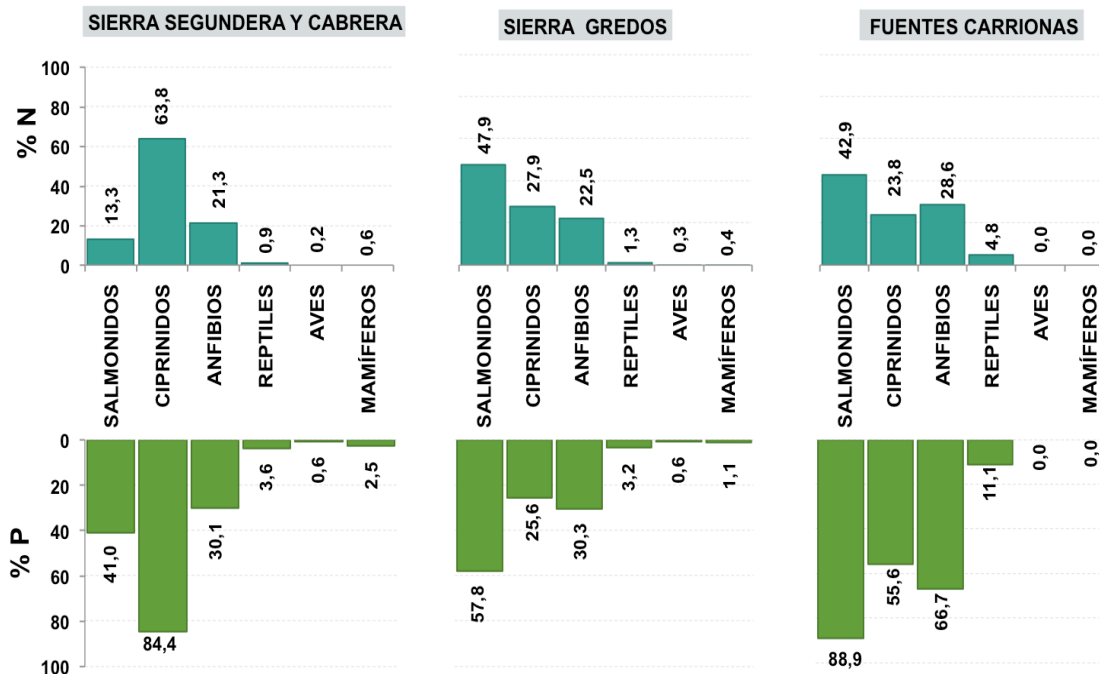


Figura 9.40 Comparación entre las frecuencias numérica (%N) y presencial (%P) de los principales grupos de presas para las tres áreas de estudio montañosas de la Cuenca del Duero.

Con el objeto de simplificar la comparación %N vs %P se agrupan en la Figura 9.40 los grupos de presas únicamente en tres bloques. En su conjunto los peces formarían el principal. Dadas sus afinidades ecológicas los anfibios y reptiles son habitualmente denominados herpetos, y así agrupados

▷ ECOLOGÍA TRÓFICA

funcionalmente en segundo bloque para el análisis trófico. Entre los herpetos son los anfibios las presas más abundantes y capturadas de forma extensiva por todos los territorios, mientras que los reptiles son escasos en la dieta y no aparecen frecuentemente en las muestras. Aves y mamíferos dada su escasa representación, tanto numérica como porcentual se pueden agrupar en único bloque minoritario.

De esta forma en la Figura 9.41 se muestra la evolución en las tres áreas de estudio de estos tres bloques funcionales de ítem-presa, en la que se resalta la gran importancia presencial que tienen los anfibios en las tres áreas frente a la dominancia numérica de los peces en todas; más acentuada en Sanabria que en las otras dos áreas de estudio.

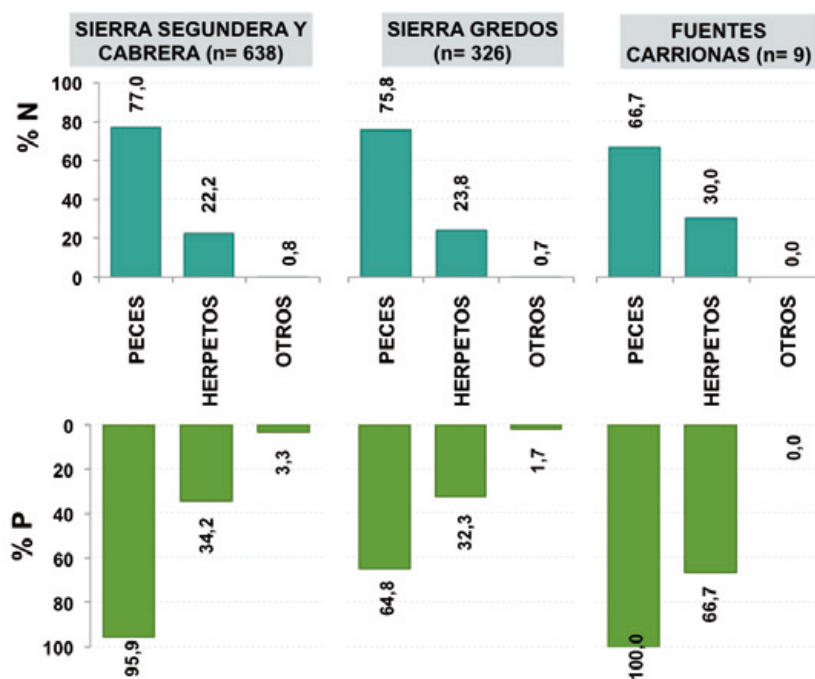


Figura 9.41 Comparación entre las frecuencias numérica (%N) y presencial (%P) de los 3 tipos de presas para las áreas de estudio montañosas de la Cuenca del Duero. Entre paréntesis se indica el número de muestras (n).

9.4.2 ECOLOGÍA TRÓFICA EN EL LAGO DE SANABRIA A LO LARGO DEL TIEMPO.

Dada la relevancia del Lago de Sanabria en el contexto de los ecosistemas lacustres y el aumento de las presiones que ha sufrido a lo largo del tiempo de estudio, se realizó un análisis comparativo de ambas frecuencias para este ecosistema, unificando todas las estaciones de muestreo. Se han utilizado los mismos tramos para ambos periodos de trabajo; en total se incluyeron n=30 muestras en el primer periodo y n=7 en el segundo; y en ambos casos con preferencia de primavera y otoño-invierno, dada la casi ausencia en el verano de las nutrias en este lago (ver Apartado 5).

Los resultados (Figura 9.42) indican una mayor presencia y dominancia de los ciprínidos en la dieta y una sensible reducción del peso de los salmónidos. En el primer periodo se encontró una frecuencia numérica del 23,9%N para las truchas (con presencia de ambas especies) y en 2014 únicamente supusieron el 3,4%N. En todos los casos aparecieron restos de peces en la dieta, y por lo tanto cabe considerar en este punto que la dieta es estrictamente ictiófaga (100%P en ambos tiempos), si bien numéricamente los

valores de 2014 indican un mayor y creciente peso de los anfibios y los reptiles. Cabe resaltar la poca presencia de reptiles, aves y mamíferos en ambos periodos; aunque en el primer periodo se encontraron restos de musgano de Cabrera (*Neomys anomalus*) y en el segundo de culebra lisa (*Coronella* sp).

Por lo tanto, el patrón de evolución de la dieta en el lago (estaciones T05 a T09) es de gran presencia de los peces, pero con mayor prevalencia ahora de los ciprínidos sobre los salmónidos; e incremento del consumo de anfibios y otros animales semiacuáticos ribereños que incrementan su valor numérico en la dieta pero sobre todo su valor presencial.

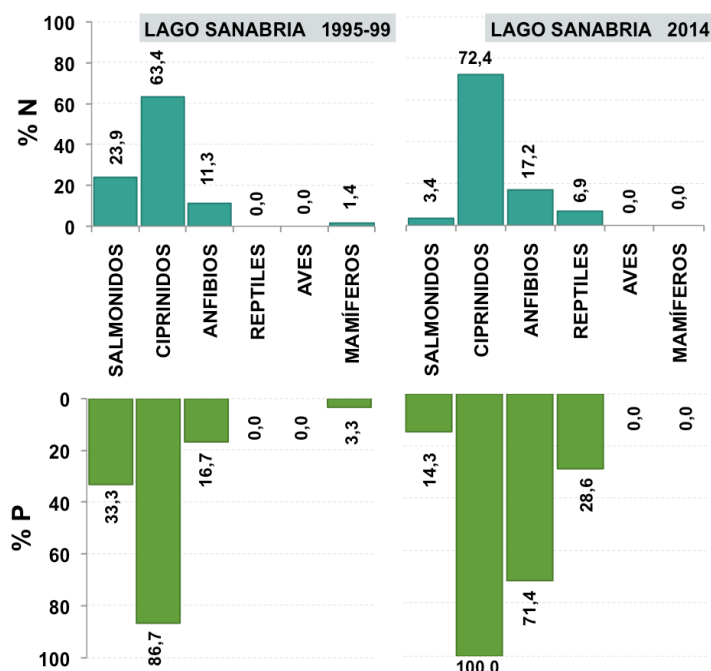


Figura 9.42 Comparación entre las frecuencias numérica (%N) y presencial (%P) de los 3 tipos de presas para los dos periodos de trabajo en el lago de Sanabria.

9.4.3 ANÁLISIS MULTIVARIANTE.

Si bien las condiciones locales pueden explicar en algún caso la diversidad trófica de la nutria en ecosistemas particulares, la respuesta de ésta a la producción secundaria de presas puede ser muy diferente. Para analizar la influencia de las variables ambientales medidas sobre la composición de ítem-presa en la dieta, que es un reflejo directo de las comunidades disponibles, utilizamos las técnicas de análisis del gradiente. En sentido amplio abarcan gran cantidad de métodos y técnicas estadísticas, aplicados a las ciencias biológicas con gran profusión en las últimas décadas. Entre estos grupos de técnicas podemos destacar la regresión (análisis directo de gradiente), la calibración (funciones de transformación), la ordenación (análisis indirecto de gradiente) y la ordenación canónica (u ordenación restringida).

En las técnicas de ordenación se trata de construir ejes de variación, a partir de los datos de composición de la comunidad, a lo largo de los cuales se pueden distribuir las localidades. Estos ejes representan variables (o combinaciones de ellas) ambientales hipotéticas construidas a partir de los datos

▷ ECOLOGÍA TRÓFICA

ambientales. La ordenación canónica construye ejes de variación de la composición de la comunidad, pero basado en una matriz de datos ambientales medidos o calculados para cada localidad; se trata de una generalización multivariante del análisis de gradiente directo, que combina aspectos de regresión, calibración y ordenación (Ter Braak y Prentice 1988, Ter Braak y Smilauer 2002).

Esta técnica de ordenación canónica presenta las siguientes ventajas importantes para su utilización en trabajos de faunística: 1/ permite analizar datos referentes a muchas especies y variables ambientales de forma conjunta, lo que permite describir relaciones entre las especies y el gradiente ambiental (regresión); y 2/ el resultado se puede representar y analizar gráficamente en un diagrama de ordenación de ejes cartesianos (generalmente bidimensionales) basados en los nuevos ejes canónicos.

9.4.3.1 Selección de técnicas, procedimientos, factores ambientales y especies-presa

Las respuestas de las especies que integran una comunidad, de presas disponibles para las nutrias en nuestro caso, a lo largo de un gradiente ambiental pueden ser de cuatro tipos básicos: lineales, sigmoides, unimodales y bimodales. La curva de respuesta unimodal frecuentemente tiene forma acampanada (simétrica o no) o bien es de tipo parabólica; en el caso de campana simétrica se conoce como gaussiana. El modelo gaussiano es el más ampliamente utilizado en la ordenación de datos ecológicos (Ter Braak 1987).

Las técnicas de ordenación en el gradiente más utilizadas en estudios biológicos son el Análisis de Componentes Principales (ACP) y el Análisis de Correspondencias (AC); siendo el primero un método basado en la respuesta lineal de las especies frente al ambiente y el AC en una respuesta unimodal. El Análisis de Redundancia (ARD) y el Análisis de Correspondencias Canónicas (ACC) son las formas canónicas de los dos anteriores. También son utilizadas las llamadas técnicas corregidas ("detrended") del AC y ACC que evitan algunos problemas que surgen al aplicar las técnicas unimodales sobre conjuntos de datos que no cumplen esta condición de forma rigurosa. En este caso hablamos de dAC y dACC, y este caso se calcula además un parámetro denominado longitud del gradiente (Φ). Si el valor máximo es $\Phi > 4$ unidades se puede asumir que la respuesta de las especies (al menos de gran parte) es unimodal. Si el valor está comprendido en el intervalo [$3 < \Phi < 1,5$] la aproximación con un método unimodal es menos resolutivo, y finalmente en el caso de $\Phi < 1,5$ unidades el resultado es muy inexacto ya que la mayoría de las especies no tienen respuesta unimodal; siendo en este caso necesaria tomar una alternativa lineal (Ter Braak y Prentice 1988).

La utilidad práctica de estas técnicas depende de su robustez con respecto a desviaciones de los datos de campo, ya que son de tipo heurístico y están fundamentadas en medias ponderadas. En la técnica de ordenación se alternan cálculos de regresión y calibración que permiten extraer un conjunto de valores que representan los óptimos para cada especie en la matriz, y se validan de forma iterativa con repeticiones hasta la convergencia de las coordenadas calculadas para cada sitio de muestreo. Los valores correspondientes a los sitios constituyen el primer eje de ordenación, que es la variable teórica que maximiza la dispersión de los óptimos estimados para las especies.

Cada eje (vector propio o "eigenvector") tiene asociado un valor λ (valor propio o "eigenvalue") que mide

la dispersión de las coordenadas de las especies respecto al eje de ordenación, es decir mide la importancia de cada uno de estos ejes que la técnica de ordenación genera. El valor λ varía entre 0 y 1; y los valores $\lambda > 0.5$ indican una buena separación de las especies a lo largo de ese eje (Ter Braak 1987).

La significación estadística de los ejes de ordenación se analiza mediante el test de permutaciones de Monte Carlo. La hipótesis nula (H_0) del test es que los datos de especies no están relacionados con los valores de los parámetros ambientales. Se calcula para ello un estadígrafo F con los datos de campo (F_0) y el test opera con k combinaciones al azar de nuestro propios datos.

El nivel de significación p se estima comparando el valor F_0 con la distribución de los k valores de F bajo la hipótesis de independencia de especies y factores ambientales (Leps y Smilauer 2003): $p = (n+1)/(N+1)$, donde n: número de permutaciones con valores $F_{ratio} \geq \bar{F}$, N: número total de permutaciones. En todos los casos se operará con 499 permutaciones o más.

Finalmente hay que reseñar la importancia de la representación de los diagramas de ordenación su correcta interpretación dentro del ámbito ecológico o biológico de los datos. Con respecto a la representación en los diagramas de las especies y lugares de muestreo (biplot) o de las especies, factores ambientales y lugares (triplot) para interpretar las distancias entre los valores y los ejes existen dos reglas. La "regla biplot" maximiza el análisis para interpretar la localización de los lugares de muestreo en el diagrama, y la llamada "regla del centroide o de Hill" maximiza la de las variables ambientales. Leps y Smilauer (2003) indican que es más correcto utilizar la regla biplot cuando la longitud del gradiente es corta (< 3 veces la desviación estándar), y mejor la regla Hill cuando es larga (>4 veces). En nuestro caso, dado lo reducido del gradiente, se utilizará en todos los casos el primero.

Para una correcta interpretación de los datos, y su aplicabilidad a la ecología de la nutria, debemos tener en cuenta que en el diagrama de ordenación la abundancia de las especies en cada factor ambientales (representado por un vector o flecha) se calcula de forma ortogonal sobre él (y no sobre los ejes de coordenadas). Las proyecciones se corresponden con medias ponderadas (los óptimos) de las especies con respecto a esa variable. Por lo tanto la longitud de estos vectores nos indican su importancia y peso en el análisis y la dirección nos indica la máxima tasa de cambio. Por lo tanto no es correcto hacer inferencias y extraer conclusiones sobre vectores muy cortos (próximos al origen de coordenadas) porque aportan muy poca información sobre la medida en que el factor ambiental condiciona la presencia o abundancia de la especie.

Con respecto a la validez de los datos obtenidos en las matrices tróficas y ambientales de distribución de *L. lutra* en las áreas montañosas se realizó una criba y selección previa. En concreto se utilizaron las siguientes reglas para descartar los resultados más pobres: 1/ se eliminaron de la tabla previa todas las estaciones de muestreo de Sanabria con menos de 2 visitas en ambos periodos, y 2/ en todos los casos aquellas localidades en las que se miraron menos de 3 muestras de dieta. Con respecto a las agrupaciones que se han realizado para determinados análisis (ver más adelante) se eliminaron, para aclarar más el análisis, a nivel de grupo de presas aquellos con un peso inferior a 1%N. De esta manera se realiza un análisis para los grupos realmente importantes en cuanto a la alimentación del mustélido.

Los factores ambientales resaltados en la regresión múltiple como indicadores de la presencia en la alta

▷ ECOLOGÍA TRÓFICA

montaña (Apartado 4.3) se utilizaron los siguientes ya conocidos de apartados anteriores: la cota altitudinal (Id_ALT), la riqueza de anfibios y peces (Sanf y Spez, respectivamente), la pendiente del tramo o del tramo final de acceso hasta la laguna (PEND). Y además se definen en este caso particular dos nuevos debido a la incorporación de tramos fluviales de piedesierra y del valle principal en cada área de estudio. Éstos son: desarrollo transversal del bosque aluvial (BOS) y la anchura del cauce o diámetro del humedal (ANC).

Los valores de todos los valores cualitativos y cuantitativos discretos fueron codificados como en apartados anteriores, y estandarizados con la función $Y_i = \log_{10}(Y+1)$.

9.4.3.2 Resultados del análisis multivariante de dieta en medios lacustres de alta montaña

En este análisis se han incluido en la matriz de datos 18 lugares de muestreo (L) que se corresponden con lagunas y otros humedales de alta montaña, en exclusividad. No se incorporaron datos de otros puntos altos de dinámica lófica. En una matriz previa se incluyeron 32 ítem-presa como variables de tipo "especie" (S) y un total de 9 factores ambientales (V) en las entrada de tipo "variables". La matriz previa se redujo a 14 ítem-presa por medio del reparto de los valores de aquellos ítem que suponían grupos de datos de asignación indeterminada; p. ej. Cip_IND, rana_IND, etc.; y también con la eliminación de aquellos que incumplían los criterios de criba descritos con anterioridad.

9.4.3.2.1 Fases del análisis multivariante

Para una matriz final 9V/14S/18L (tablas completas en Anexo A6.3.14) se realizó un análisis de tipo dACC que obtuvo los siguientes resultados de significación, dado que se hizo una primera aproximación en que se calculó una longitud de gradiente máximo de $\Phi=2,58$; y por lo tanto la mayoría de los casos se resuelven con una buena aproximación unimodal; pero no todos, dado que el valor es inferior a 3. Los test de significación de los ejes del dACC (Figura 9.42) mediante las permutaciones de Monte Carlo resultados estadísticamente significativos $p=0,35$ (9 variables; $F_{\text{ratio}}=1,14$; 499 permutaciones).

Ejes:	1	2	3	4	Inercia total
λ	0,441	0,240	0,160	0,135	1,596
Correlaciones especie-ambiente	0,956	0,928	0,861	0,953	
Porcentaje acumulado de varianza:					
de los datos de las especies	27,6	42,6	52,7	61,1	
de la relación especies-ambiente	36,7	56,7	70,0	81,3	
Suma de todos los valores λ de ejes de ordenación no canónica					1,596
Suma de todos los valores λ de ejes canónicos					1,201
Varianza explicada por el eje:	27,6%	15,0%	10,0%	8,4%	
varianza acumulada	27,6%	42,6%	52,6%	61,0%	
Varianza explicada en la relación especies-ambiente:	36,7%	19,9%	13,3%	11,2%	
varianza acumulada	36,7%	56,6%	69,9%	81,1%	

Tabla 9.14 Resumen de la tabla de resultados del dACC calculado con los valores de la matriz 9V/14S/18L para la dieta de *Lutra lutra* en humedales de alta montaña.

Los porcentajes acumulados de varianza de los datos explicados por cada eje no son muy elevados y suman el 61% para los cuatro primeros (Tabla 9.14); aunque (Ter Braak y Similauer 2003) indican que así suele suceder en los diagramas de representación canónica, y que a pesar de ser poco significativo en porcentaje puede ser bastante explicativo de la situación en la naturaleza. En cuanto a la varianza de la relación de las especies con el ambiente los valores alcanzan el 81% en los cuatro primeros ejes.

De los resultados obtenidos del dACC inicial se observó en la matriz de resultados de correlaciones la redundancia que aportaban dos de las variables (Id_ALT y Id_DIST) al tener un valor de "variance inflation factors, VIF" superior a 20; en concreto de 32,8 y 42,3 (datos completos en Anexo 6.3.14).

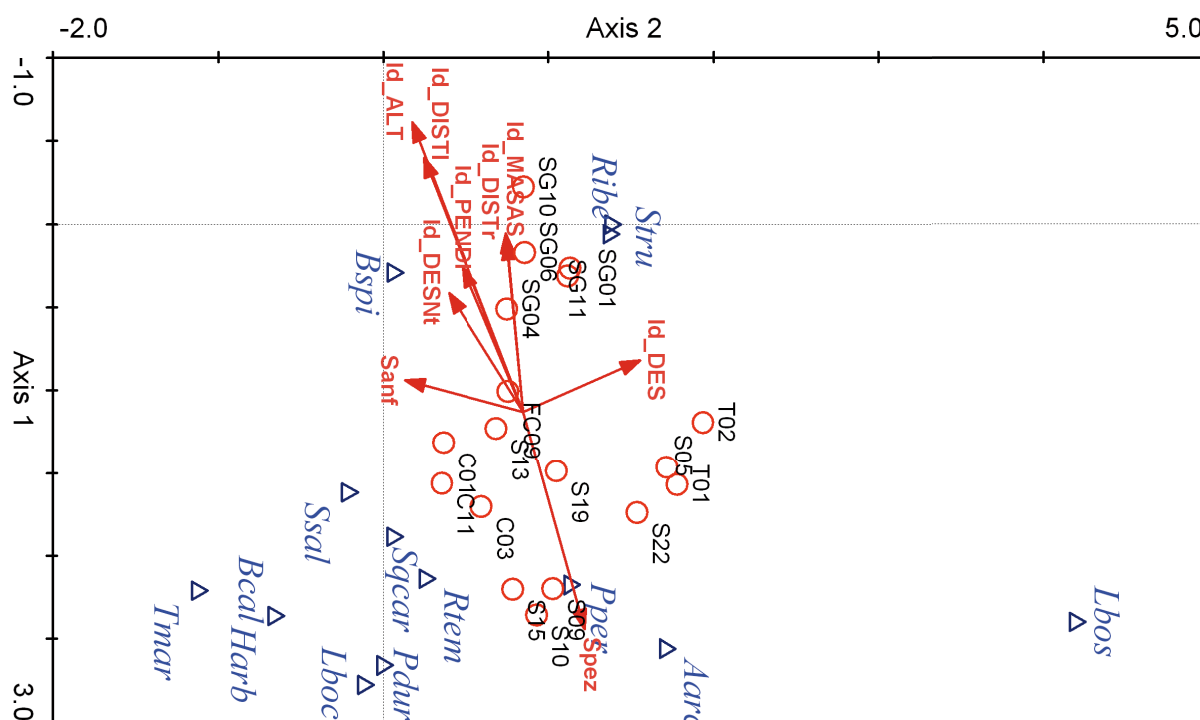


Figura 9.43 Representación triplot (girado) del plano principal del análisis dACC de la Tabla 9.14. Escalado biplot para todos los casos con igual factor de representación. Abreviaturas de especies como en Tabla 9.6

Esto determina que ambas están perfectamente correlacionadas con otras y por lo tanto no tienen una contribución única en el análisis (son redundantes o superfluas); y como consecuencia su coeficiente de regresión (o coeficiente canónico) es inestable (Ter Braak y Similauer 2003). El resto de las variables presentaron VIF inferiores pero siempre mayor que 1, y por lo tanto tampoco se pueden considerar perfectamente independientes.

Como consecuencia de este tanteo preliminar se procedió a realizar un nuevo dACC sobre una nueva matriz simplificada sin estas dos variables; de manera que ahora tiene una estructura 7V/14S/18L (ver Anexo 6.3.14). Ninguno de los valores λ supera 0,5 y además en una nueva prueba RDA para comprobar la redundancia entre las variables el test de permutaciones de Monte Carlo no permite rechazar la hipótesis de independencia entre ellas, de manera que en esta nueva matriz existe una potente respuesta lineal entre las variables y el ambiente, y por lo tanto nos lleva a resolver que un análisis ACP es la mejor opción para conocer la relación con el gradiente ambiental de las muestras de dieta.

▷ ECOLOGÍA TRÓFICA

9.4.3.2 Principales resultados y conclusiones del primer análisis multivariante

Se realiza finalmente un análisis de componentes principales ACP de análisis lineal del sobre la matriz original 9V/14S/18L. Los resultados de los valores de explicación de los 4 ejes principales y los valores λ se presentan en la Tabla 9.15, así como los diagramas de ordenación de variables, especies y lugares (representación triplot) en la Figura 9.43.

Ejes:	1	2	3	4	Inercia total
λ	0,734	0,178	0,033	0,021	1,000
Correlaciones especie-ambiente	0,770	0,754	0,857	0,677	
Porcentaje acumulado de varianza:					
de los datos de especies	73,4%	91,2%	94,4%	96,6%	
de la relación especies-ambiente	74,5%	91,8%	95,8%	97,5%	
Suma de todos los valores λ de ejes de ordenación no canónica					1,000
Suma de todos los valores λ de ejes canónicos					0,585

Tabla 9.15 Resumen de la tabla de resultados del ACP calculado con los valores de la matriz simplificada de la dieta de *Lutra lutra* en 18 humedales de alta montaña de Sanabria, Gredos y Fuentes Carrionas.

En este caso, y para el plano principal (combinación de ejes 1 y 2, Figura 9.44_A) que explica más del 90% de la varianza, el único vector que presenta valores de inercia muy bajos y sobre el que no caben hacer explicaciones es el de la variable Id_DES. Por lo tanto el desarrollo de la línea de costa del humedal apenas participa en el eje principal del análisis, y además lo hace con una correlación negativa ($r = -0,089$). El eje principal tiene una participación explicativa mayoritaria a partir de la pendiente y el desnivel total a salvar desde el valle, y sobre todo con la riqueza de anfibios (correlaciones positivas de $r = 0,269$, $0,317$ y $0,498$, respectivamente). La riqueza de peces en los ecosistemas tampoco obtuvo un valor de peso explicativo grande en este eje ($r = -0,062$), pero sí en el segundo eje canónico como se comenta más adelante.

El primer eje (axis 1) de la ordenación canónica parece representar la complejidad ecológica del ecosistema, en lo que se refiere a la producción secundaria y la estructura de las redes tróficas; siendo los medios más sencillos agrupados en el tercer cuadrante. Dado el poder explicativo de la varianza de este eje ($\lambda_1 = 0,734$) nos permite referir a este aspecto la mayor parte de la inferencia del análisis.

En ambos planos representados en la Figura 9.44 la laguna de Peces (C03) se encuentra alejada del resto de medios de la penillanura, que además se concentran en la parte negativo del mismo. Este ecosistema se diferencia del resto por su gran riqueza de especies y su mayor nivel de producción de presas (tanto anfibios como peces), frente al resto del conjunto de lagunas que tienen condiciones más oligotróficas.

Cabe por lo tanto referirse a este segundo eje (axis 2) como la complejidad de las comunidades de presas, como reflejo a su vez de las condiciones ambientales del gradiente de altitud y de las condiciones locales del ecosistemas; de manera que tiene una relación positiva con los medios localizados en los circos más altos y las comunidades más simples, formadas casi exclusivamente por truchas, ranas patilargas y sapos comunes.

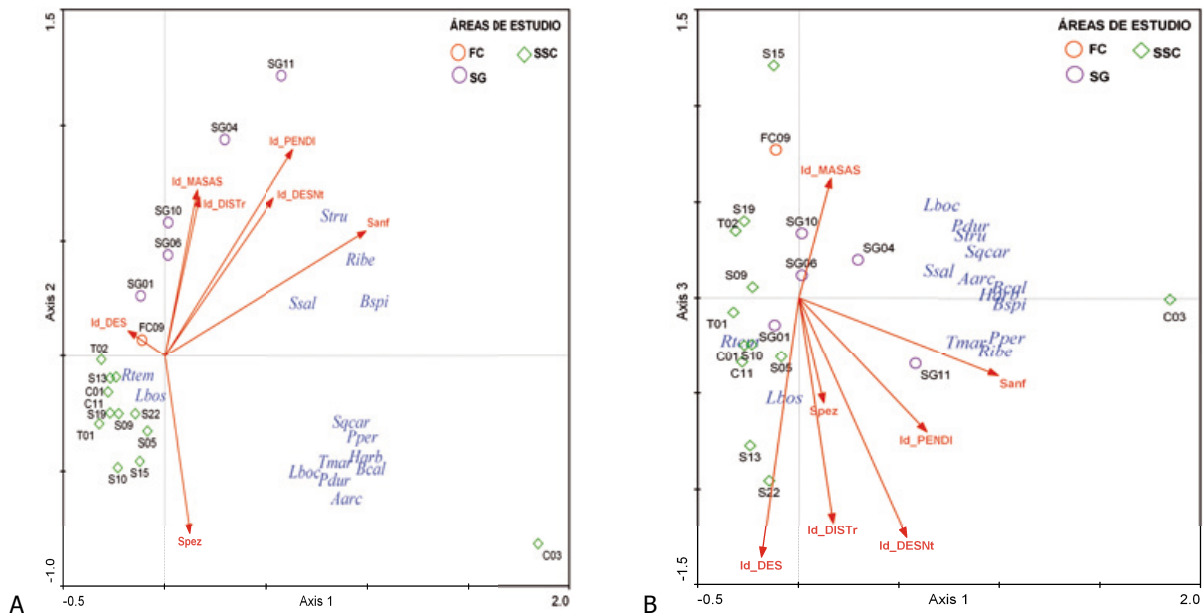


Figura 9.44 Representación triplot del plano principal (A) del análisis ACP de la Tabla 9.15 y del plano formado por los ejes 1-3. En ambos casos el escalado biplot para las variables es doble en la representación gráfica. Abreviaturas de especies como en Tabla 9.6

Por otro lado tiene relación negativa con los medios de zonas que aunque son de altitud correspondiente a clima oromediterráneo incluyen medios y comunidades no monoespecíficas de peces y mayor diversidad de presas. Ambas condiciones son reflejadas a través de la dieta de la nutria en varios subconjuntos de medios acuáticos lacustres (Figura 9.45_B).

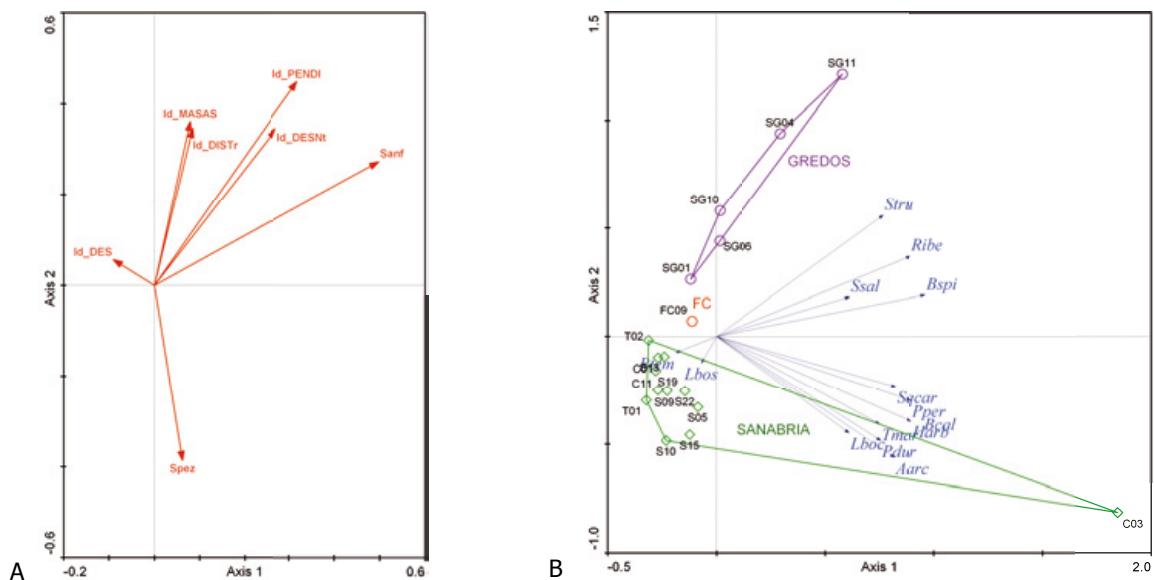


Figura 9.45 Representación biplot para las variables ambientales (A) y la localización de los lugares de muestreo y las especies (B) en el plano principal del análisis ACP de la Tabla 9.15. En ambos casos el escalado biplot para las variables es doble en la representación gráfica. Abreviaturas de especies como en Tabla 9.6

El vector más importante en el eje 3 es el desarrollo de la orilla de los humedales, lo cual está directamente relacionado con la complejidad de las orillas y la posibilidad de existencia de diferentes tipos de comunidades y zonas litorales más complejas y con hábitats sumergidos más completos que dan

▷ ECOLOGÍA TRÓFICA

lugar a una mayor productividad local de presas, y también mayor tipología y cantidad de refugios. Tanto para las presas como para la estancia temporal de las nutrias.

Este efecto se traduce en una mayor simplicidad de las orillas en las lagunas naturales de orillas muy verticales, y en el extremo opuesto del gradiente tenemos las masas de agua con diferentes ensenadas someras que frecuentemente proceden de los embalses creados en valles fluviales o de lagunas represadas. Por lo tanto este tercer eje (axis 3) separa los medios con un menor nivel de desarrollo del litoral (silueta más circular) con correlaciones negativas y la posibilidad de que el ecosistema esté integrado en un conjunto lacustre de varias unidades con correlación positiva. Si bien posee una inercia explicativa muy baja ($\lambda_3 = 0,033$) y por lo tanto no se pueden hacer mayores extrapolaciones.

Aparte de la estacionalidad en la presencia de las presas en condiciones de ser utilizadas por las nutrias, que si es condicionada directamente por el gradiente altitudinal, más severo en las partes más elevadas y en las orientaciones norte, es más decisivo el nivel de complejidad de las redes tróficas y la producción final (ya sea de una o de varias presas simultáneamente) en la ecología trófica de las nutrias que las dificultades de accesibilidad que la altitud impone a través de las barreras fisiográficas en los tramos de altitud superior a 1.500 msm.

9.4.3.3 Resultados del análisis multivariante de dieta en las tres áreas montañosas

En este análisis se procedió a conocer la relación entre los factores ambientales y la presencia de las especies en la dieta de las nutrias de las tres áreas de estudio, incluyendo las zonas altas, el piedesierra y los valles principales. En este sentido se amplían los gradientes ambientales, de manera que han incluido en la matriz de datos 12 lugares de muestreo (L) que se corresponden con lagunas y otros humedales de alta montaña, tramos de cauces de alta montaña, otros humedales bajos (lago y zonas represadas de dinámica lenítica) y por último los tramos lóticos de los ríos principales en los valles; diferenciando en este último caso entre tramos de fuerte (dinámica lótica turbulenta) y débil (dinámica lótica laminar) pendiente.

En esta matriz se incluyeron 6 grupos-presa como variables de tipo "especie" (S) y un total de 6 factores ambientales (V) en las entrada de tipo "variables". Por lo tanto en este caso la tabla de entrada a los análisis tendría una estructura 6V/6S/12L.

Se utilizará bajo el epígrafe SSC los resultados de los siguientes grupos o estaciones de muestreo: laguna de Peces C03, humedales de la penillanura de Sierra Segundera y Cabrera RESTO, tramos del cañón del Tera (T02-T03) CAÑONES, lago de Sanabria (T05-T09) LAGO, cauce principal del Tera en dos tramos (T10 a T18 forman la localidad TERA1 y T19 a T21 la localidad TERA2). Bajo el epígrafe SG se incluyen los tramos del valle del Alto Tormes (TORMES), los tramos altos de la garganta del Pinar y de Gredos (PINAR) y la laguna Grande de Gredos (SG11). Por último para el caso de la Sierra de Fuentes Carrionas (SG) se incluyó la laguna de Pozo de Curavacas (FC09) y el tramo del Alto Carrión (CARRIÓN) que da acceso hasta ella (ver la definición de las áreas de estudio en Apartado 0.1).

En el caso de los grupos-presa incluidos en este análisis concreto (salmónidos SAL, ciprínidos CIP, anfibios ANF, reptiles REP, aves AVE y mamíferos MAM) se debe tener en cuenta que los resultados que

se incluyen en la matriz, que condensan la suma de porcentajes numéricos de las respectivas clases (item-presa) y no los taxones presentes en cada localidad. En cuanto a las variables ambientales se han seleccionado algunas de las utilizadas en apartados anteriores y que condensan la información del gradiente fisiográfico y ecológico; así como las dos nuevas (desarrollo transversal del bosque aluvial (BOS) y la anchura del cauce o diámetro del humedal (ANC)) calculadas para este análisis.

Entre los parámetros bióticos utilizados están la riqueza de anfibios y peces (Sanf y Spez, respectivamente) dado que no se dispone de datos cuantitativos que indique abundancia o densidad de ejemplares para la mayoría de las estaciones de muestreo.

9.4.3.3.1 Fases del análisis multivariante

En primer lugar la exploración de datos a través de un análisis de redundancia (ARD) mostró un valor muy elevado de VIF para las variables ALT (19,4) y PEND (39,08), además de una fuerte correlación entre ambas ($r = 0,925$). Además se detectó una fuerte respuesta lineal de los grupos-presa sobre el gradiente (Figura 9.45_A), corroborada por una longitud de gradiente máximo muy baja ($\Phi < 1,5$), de manera que se descartó el uso de técnicas que requieren una respuesta unimodal.

Debido a este resultado se eliminó la segunda de estas variables (PEND) para poder realizar un análisis multivariante final de tipo ACP, con una estructura 5V/6S/12L, y cuyos resultados se resumen en la Tabla 9.16 y en los diagramas triplot de la Figura 9.44_B.

Ejes:	1	2	3	4	Inercia total
λ	0,600	0,271	0,082	0,035	1,000
Correlaciones especie-ambiente	0,730	0,847	0,900	0,601	
Porcentaje acumulado de varianza:					
de los datos de especies	60,0%	87,1%	95,4%	98,9%	
de la relación especies-ambiente	53,3%	85,8%	96,9%	99,0%	
Suma de todos los valores λ de ejes de ordenación no canónica					1,000
Suma de todos los valores λ de ejes canónicos					0,600

Tabla 9.16 Resumen de la tabla de resultados del ACP calculado con los valores de la matriz de dieta, datos en grupos tróficos, de *Lutra lutra* en todos los tramos de estudio de Sanabria, Gredos y Fuentes Carrionas.

9.4.3.3.2 Principales resultados y conclusiones del segundo análisis multivariante

En primer lugar la exploración de esta nueva matriz de datos reducida mostró a través de un análisis de correspondencias reducido (dCA) una longitud máxima del gradiente muy baja ($\Phi = 1,355$), valores VIF moderados (intervalo 4-6, ver Anexo A6.3.15) y unos valores propios de los ejes principales también muy pequeños ($\lambda_1 = 0,121$ y $\lambda_2 = 0,029$). Esto nos lleva a resolver que el mejor análisis posible debe ser de tipo ACP.

En este caso en el plano principal absorbe el 87,1% de la varianza para la correlación especie-ambiente ($\lambda_1 = 0,600$ y $\lambda_2 = 0,271$) de manera que la longitud de los vectores sobre el eje 1 son lo que mayor poder explicativo tienen. En concreto son la riqueza ictiológica y la dimensión transversal del bosque de ribera por una lado, y en sentido negativo; mientras por el lado negativo del eje no hay vectores significativos. Con respecto al eje 2 son la altitud, en sentido positivo, y en dirección opuesta la riqueza

▷ ECOLOGÍA TRÓFICA

ictiológica y el bosque ribereño los factores más significativos. El eje 3 presenta marcadas diferencias entre los lugares con valores elevados de riqueza de anfibios y anchura de la lámina de agua y en sentido totalmente opuesto la dimensión transversal del bosque ribereño.

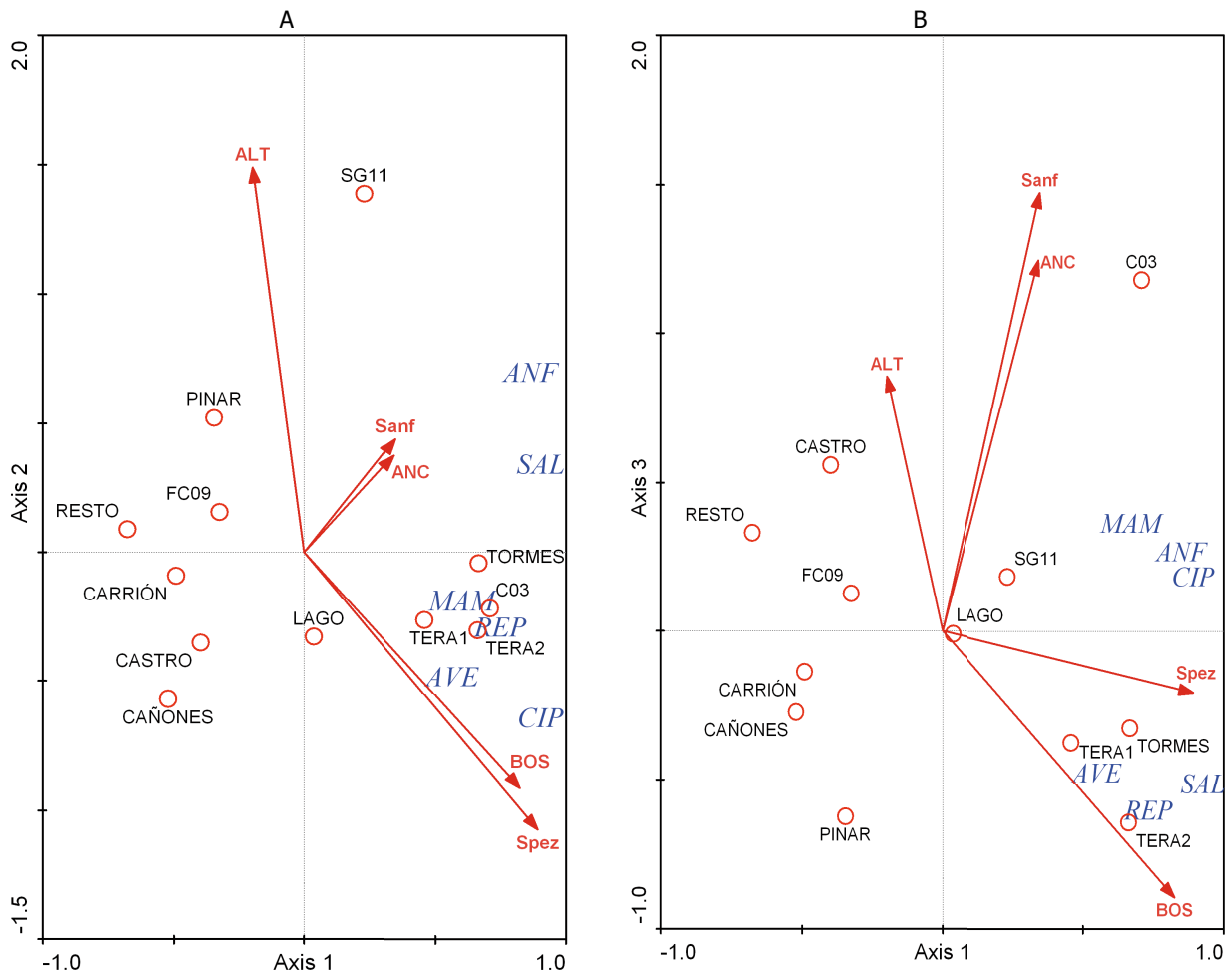


Figura 9.46 Representación triplot del plano principal (A) del análisis de la Tabla 9.16. y del plano formado por los ejes 1-3 (B) Escalado biplot para los grupos presa es la mitad en la representación gráfica. Escalado biplot para todos los casos con igual factor de representación. Abreviaturas de especies como en Tabla 9.6

Las zonas de cauces principales con mayor anchura de bosque de ribera y mayor riqueza ictiológica presentan un agrupamiento en el cuadrante IV de ambos planos, junto a la presencia de mamíferos, reptiles, aves y mayor cantidad de ciprínidos en la dieta. Únicamente C03, a pesar de su altitud (1.707 msm) se encuadra entre estos tramos ricos en ciprínidos en la dieta lutrina. Todos los tramos de estudio de la Sierra Segundera y Cabrera (SSC) se ubican en el lado negativo del eje 2 (Figura 9.47_B), lo que significa una cierta productividad del ecosistema, frente a los medios más oligotrofos del otro extremo y que están representado por las estaciones de estudio de Gredos (SG).

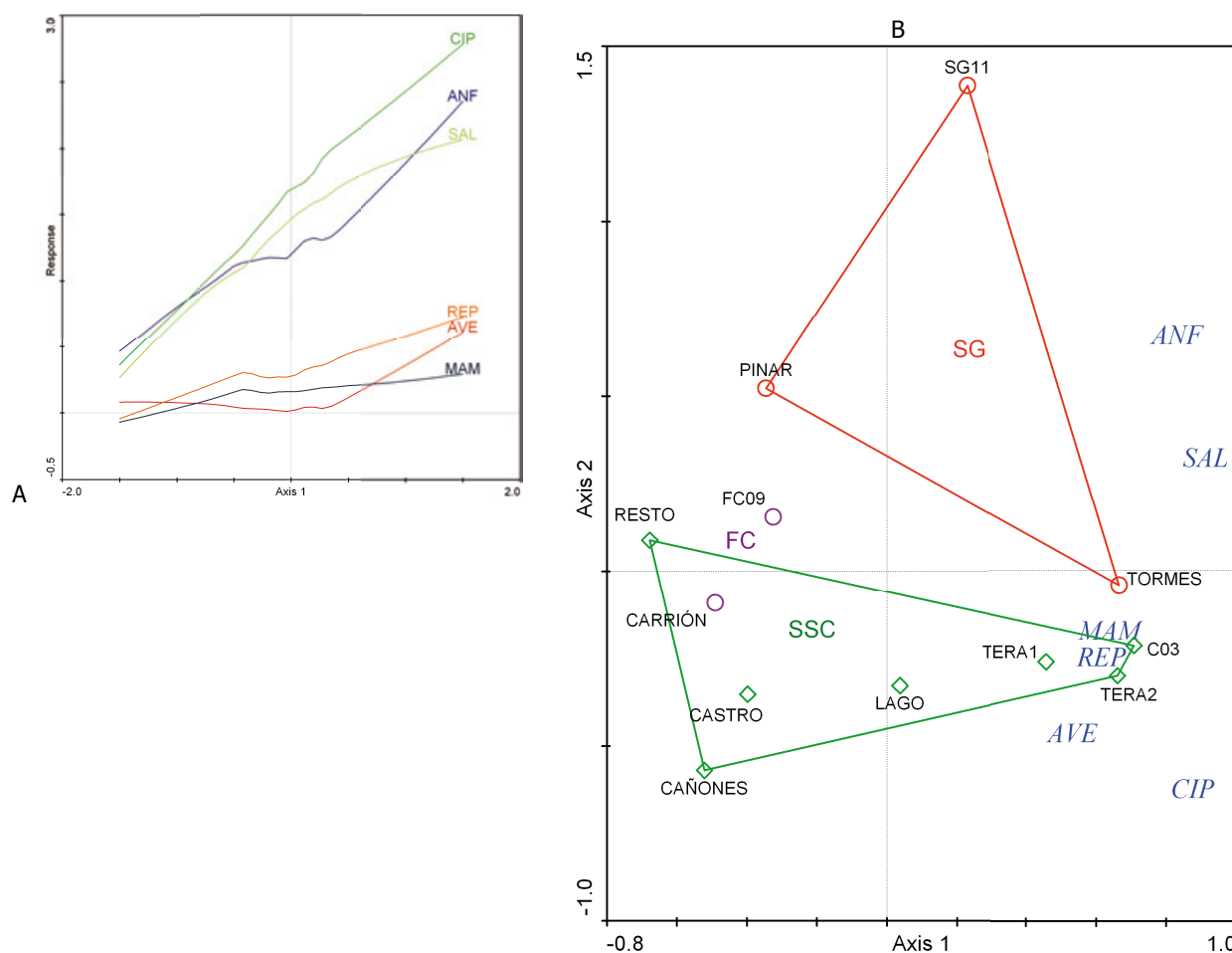


Figura 9.47 Curvas de respuesta de especies (grupos-presa en este caso) sobre el eje 1 del ACP (A) y representación biplot para los lugares de muestreo y las especies (B) en el plano principal del análisis ACP de la Tabla 9.16. Abreviaturas de especies como en Tabla 9.6

De esta manera cabe asignar en este ACP al eje 1 el gradiente de tramos fluviales del valle con amplias formaciones boscosas y mayores comunidades de peces frente a las zonas de cauces de alta montaña y humedales de altitud con menor poblamiento piscícola; y en el eje 2 el sentido de aguas ciprínícolas más ricas en biomasa, frente a salmonícolas de menor entidad productiva secundaria.

10. LOS ANFIBIOS COMO RECURSO TRÓFICO EN LAS LAGUNAS Y EMBALSES DE MEDIA Y ALTA MONTAÑA. CONDUCTA DE MARCAJE.

10.1 RESULTADOS DE LA PREDACIÓN DE ANFIBIOS EN LA ALTA MONTAÑA.

Como se ha constatado en el Apartado anterior los anfibios son un grupo de presas muy relevante en la supervivencia de las nutrias en las zonas de montaña estudiadas. En los siguientes apartados se analizará la variabilidad espacio-temporal de su presencia como recurso alimenticio a partir de las muestras de excrementos.

10.1.1 ANÁLISIS DE LOS ANFIBIOS EN LA DIETA DE *Lutra lutra* EN GREDOS.

A lo largo del paso de los meses en Gredos se producen varios cambios en la dieta que atienden a dos sucesos; por un lado la variabilidad de capturabilidad de las poblaciones presa diferencial durante los meses de calor y los del frío invierno, y por otro lado las diferencias en la ocupación del territorio por parte de las nutrias. Siendo en realidad la segunda una consecuencia de la primera, a través de una mayor presencia en altitud durante la fase de descongelación de los humedales y la pérdida del manto de nieve en los valles colgados y las gargantas.

De esta manera a lo largo de los meses se detectan dos máximos de presencia de consumo de anfibios (Figura 10.1_B), uno primaveral en función de la mayor presencia de sapos (fundamentalmente *Bufo spinosus* en zonas de altitud) y otra de verano relacionada con una importante presencia de ranas patilargas (*Rana iberica*, Ribe). Dadas las diferencias en el tamaño corporal de las presas piscícolas (truchas vs. ciprínidos) existe una mayor presencia numérica de ciprínidos (individuos más pequeños) en algunos meses de la primavera que de truchas (Figura 10.1_B); que sin embargo, aparecen representadas de forma constante en casi todos los meses con datos de ecología trófica.

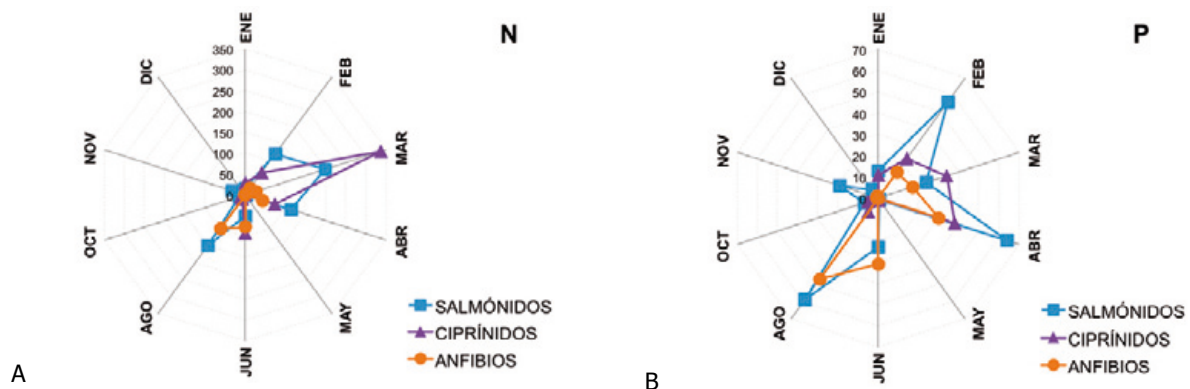


Figura 10.1 Cambios a lo largo de los meses de las frecuencias numéricas (A) y porcentuales (B) en la dieta de *L. lutra* en Gredos.

A lo largo del periodo estudiado las truchas pintonas (Stru) representaron la mayor parte de las presas capturadas por las nutrias, pero en segundo lugar se mostraron con igual electividad los dos ciprínidos autóctonos presentes en los cursos fluviales gredenses (bogas, Pdur; escallos, Sqcar) y los anfibios, fundamentalmente las ranas patilargas (Ribe) (ver Figura 10.2).

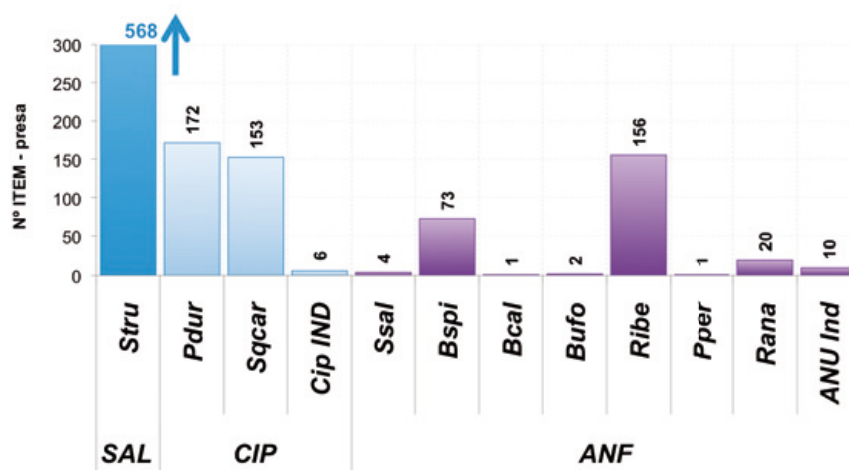


Figura 10.2 Importancia numérica de cada ítem-presa fundamental en la dieta de *L. lutra* en Gredos.

Si realizamos una comparativa de la importancia porcentual y numérica de los principales grupos de presas en Gredos se comprueba como las truchas es el principal objetivo de las acciones de caza de las nutrias; mientras que existe una cierta co-dominancia de los ciprínidos y los anfibios como grupo de importancia secundaria (Figura 10.3).

Siendo el grupo de los reptiles el tercer bloque de importancia, aunque existe una mayor relevancia de presencia que de frecuencia numérica, lo que determina que los reptiles (sobre todo culebras de agua) en Gredos sean un grupo de importancia terciaria únicamente cualitativamente, con presencia muy focalizada en el verano-otoño. Los demás grupos (urodelos, aves y mamíferos) son de presencia muy marginal, con valores promedio inferiores a 1% para ambas frecuencias porcentuales.

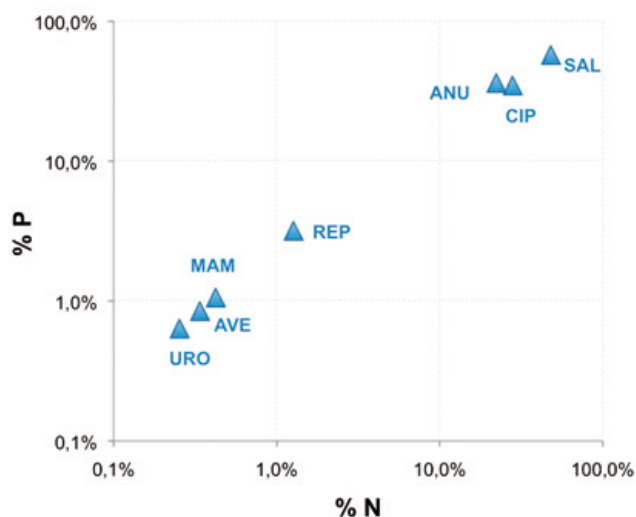


Figura 10.3 Importancia de cada grupo de presas según las frecuencias numéricas (%N) y porcentuales (%P) en la dieta de *L. lutra* en Gredos.

10.1.2 ANÁLISIS DE LOS ANFIBIOS EN LA DIETA DE *Lutra lutra* EN SIERRA SEGUNDERA Y CABRERA.

A lo largo de los meses en Sanabria se producen cambios en la dieta que atienden también a dos sucesos; por un lado la variabilidad de capturabilidad de las poblaciones presa y por otro lado las diferencias en la ocupación del territorio. Así a lo largo de los meses se detecta un único máximo primaveral de consumo de anfibios (Figura 10.4), en función de la mayor presencia de sapos (fundamentalmente *Bufo spinosus* en zonas de altitud). Y también pequeños repuntes de verano y otoño relacionados con una importante presencia de ranas verdes (*Pelophylax perezi*, Pper).

La presencia y abundancia relativa de los ciprínidos en las muestras es mayoritaria en todos los meses del año, aunque su dominancia es menor en primavera y verano. Entre noviembre y marzo la dieta es estrictamente ictiófaga, y durante varios meses después los anfibios tienen mayor peso en la alimentación de las nutrias que las truchas; en especial en la época de deshielo en la montaña cuando los ejemplares allí llegados basan su dieta en el consumo de sapos comunes.

Las diferencias entre el consumo de salmónidos y ciprínidos son muy reducidas en verano y otoño, de manera que el efecto de calentamiento del agua puede tener alguna repercusión en la mayor capturabilidad en este momento de las truchas; y por el contrario el agua fría del invierno parece favorecer la mayor capturabilidad de los ciprínidos en esa época. Las dos especies de peces ciprínidos más consumidas son de pequeña talla (bermejuelas y escallos) y habitualmente viven en cardúmenes en zonas poco profundas de las masas acuáticas y en las márgenes fluviales de ríos permanentes. Estos lugares son los de mayor querencia por los anfibios, en especial urodelos y las fases larvianas de anuros.

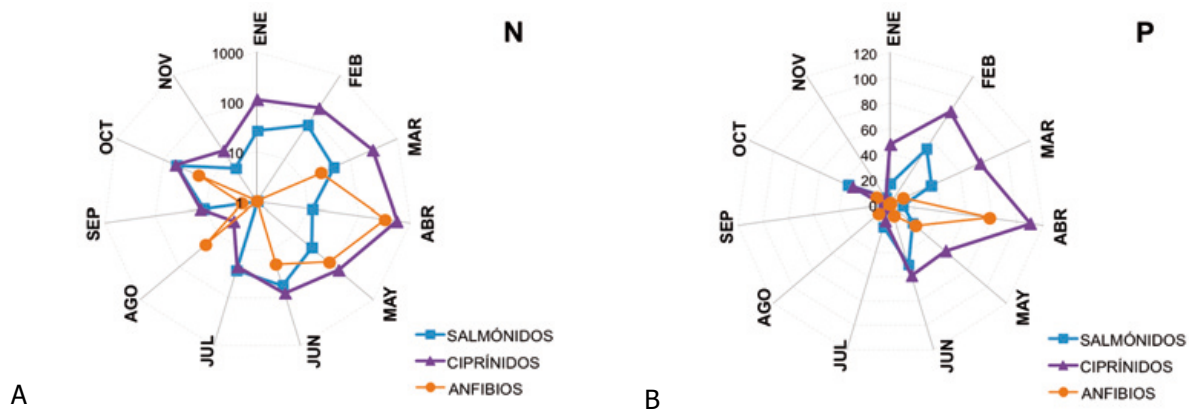


Figura 10.4 Cambios a lo largo de los meses de las frecuencias numéricas (A) y porcentuales (B) en la dieta de *L. lutra* en Sanabria. Gráfica A en escala vertical logarítmica natural.

En Sanabria se ha comprobado la captura de todas las especies de anuros y urodelos presentes en los medios estudiados (Figura 10.5) con excepción del sapo partero (*Alytes obstetricans*), una especie difícil de detectar en las muestras de excrementos y también difícil de cazar para las nutrias dados sus hábitos muy terrestres, poco gregarios y que suelen permanecer muy poco tiempo en las orillas del agua. De todas formas no se puede descartar totalmente como presa, ya que entre los indicios de presas consumidas en la alta montaña y que han sido asignados a la columna de anuros depredados indeterminados (IND) podrían encontrarse restos de esta especie.

Las especies más terrestres como la salamandra común (*Salamandra salamandra*, Ssal) y el sapo corredor (*Bufo calamita*, Bcal) fueron las menos utilizadas como recurso trófico por las nutrias, y únicamente se detectó su presencia en las zonas de alta montaña. Ambas son especies que tienen piel tóxica, pero no se han detectado en este caso indicios de animales despellejados. Las dos especies de tritones presentes en tritones también aparecieron como presa muy poco relevante para las nutrias, pero en este caso tanto en zonas serranas como en los tramos del valle. El tritón ibérico (*Lissotriton boscai*, Lbos) que ocupa en estas montañas los complejos lacustres oromediterráneos de la Península glaciar (Morales y Cruz, 2011; Morales *et al.* 2013) en lagunas profundas fue detectado en tres ecosistemas mediante este método del análisis de excrementos de nutria. El tritón jaspeado (*Triturus marmoratus*, Tmar) fue localizado en varias estaciones de altitud y también en las zonas del valle, en tramos de dinámica lenítica. La rana verde común (*Pelophylax perezi*, Pper) fue la especie de rana más habitualmente depredada (Figura 10.5), tanto en zonas bajas como en alguna de las lagunas de altitud. Completan el grupo de anuros presa la rana de S. Antonio (*Hyla arborea -molleri* -, Harb) que únicamente se detectó en la Laguna de Peces, la rana patilarga (*Rana iberica*, Ribe) que se detectó en las zonas altas pero fundamentalmente en el valle principal y el lago; y por último el sapo común (*Bufo spinosus*, Bspi) una presa de gran importancia en las zonas serranas, pero que aparece poco representada en los excrementos como ya se ha comentado. Es muy probable que una mayoría de datos incluidos en IND pertenezcan a sapos consumidos en las lagunas y que no han podido ser asignados con certeza.

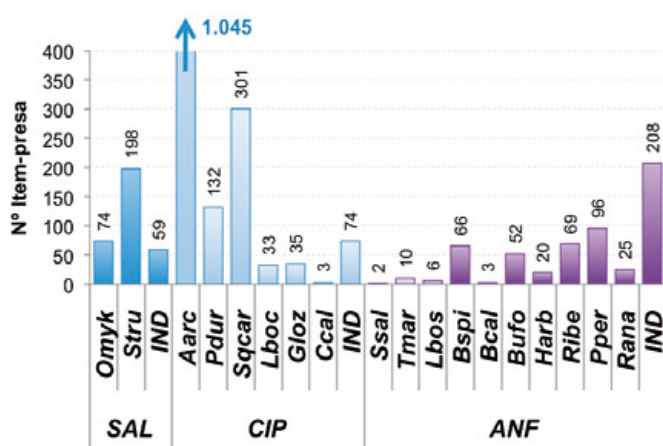


Figura 10.5 Importancia numérica de cada ítem-presa fundamental en la dieta de *L. lutra* en Sanabria.

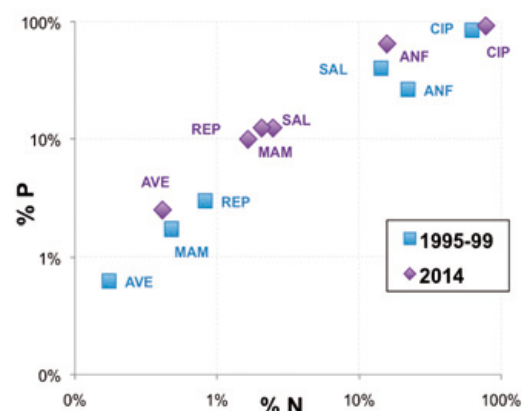


Figura 10.6 Importancia de cada grupo de presas según las frecuencias numéricas (%N) y porcentuales (%P) en la dieta de *L. lutra* en Sanabria.

La aparente gran dimensión de la columna de anfibios anuros y ranas indeterminados (Figura 10.5) se corresponde con indicios que no pudieron ser asignados con certidumbre a un taxón, e iguala en magnitud de presencia numérica a las truchas.

En este sentido cabe resaltar que en el consumo de anfibios de piel tóxica la técnica de laceración y despellejamiento del cuerpo dificulta la presencia de huesos de la cabeza y vértebras en los excrementos de las nutrias, que son las partes más reconocibles tras el paso por su tracto digestivo. En el caso de las ranas la dificultad máxima estriba en distinguir piezas óseas de las extremidades para las diferentes especies ya que son muy similares entre sí, y dada su fragilidad muy habitualmente fragmentadas en el

▷ ECOLOGÍA TRÓFICA

proceso de ingestión. En el caso de aparecer restos fragmentados no fácilmente asignables a una de las dos especies de ranas se optó por incluir el dato en la categoría IND.

También se incluyeron algunos datos de presencia de peces que no pudieron ser precisados a nivel específico, por pertenecer a huesos no fácilmente distinguibles, a sus fragmentos o ser piezas sin valor taxonómico como los ojos. En el caso de las escamas sí se utilizaron para la determinación de la presa ingerida, sin embargo para lo que no sirven es para asignar el número de ejemplares al que pertenecen.

En la evolución temporal de la dieta la mayor variación, tanto en porcentajes numéricos como presenciales, se produjo sobre los salmónidos, con una drástica reducción de su importancia en la alimentación de las nutrias en 2014 sobre el primer periodo de estudio. Los anfibios se mantuvieron como el segundo grupo en importancia tanto porcentual como cuantitativa a lo largo del tiempo, con un cierto incremento positivo. Respecto a los ciprínidos se mantuvieron como el principal grupo en ambos periodos, con frecuencias porcentuales muy próximas al 100% en ambos casos.

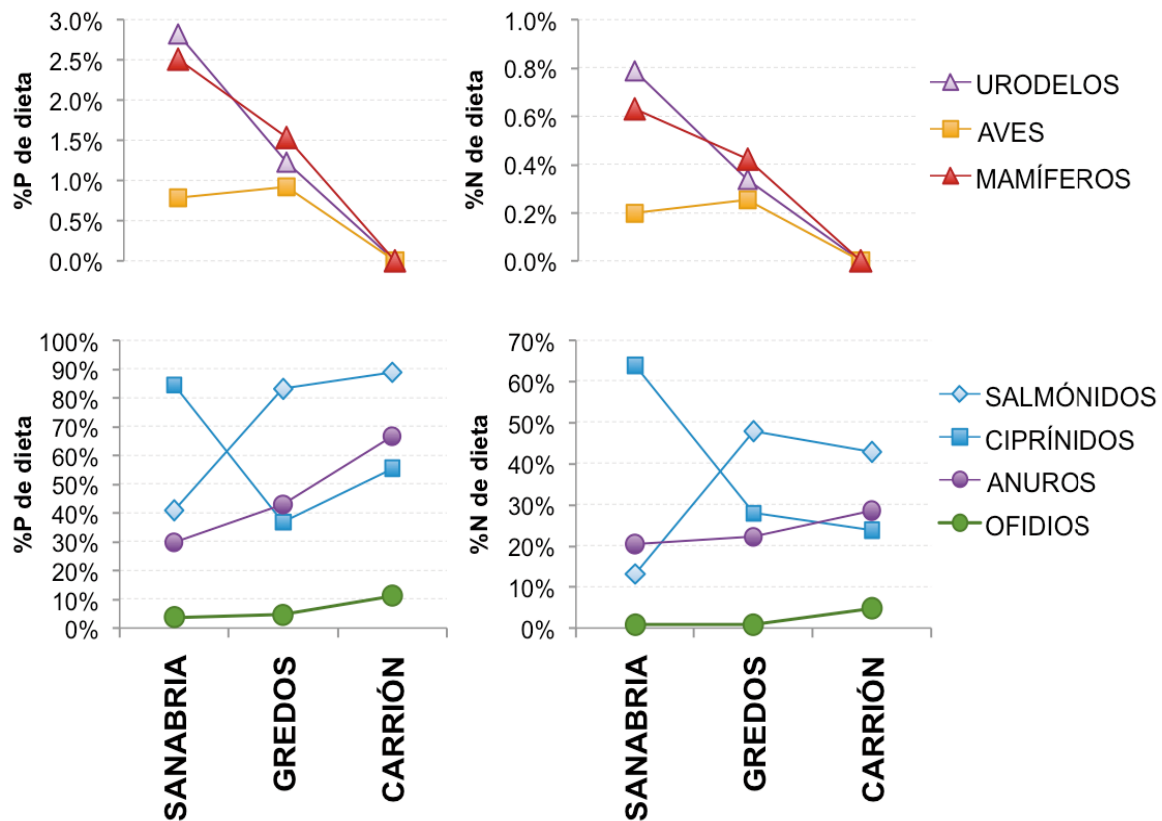


Figura 10.7 Variaciones de %P y %N promedio para los siete principales grupos de presas en el conjunto de las tres áreas de estudio (diferentes escalas).

10.1.3 ANÁLISIS COMPARATIVO DE LA PRESENCIA DE ANFIBIOS Y DIVERSIDAD DE LA DIETA DE *LUTRA LUTRA* EN VARIOS MACIZOS MONTAÑOSOS.

En la Figura 10.7 se muestra importancia relativa de cada uno de los siete grupos principales en comparativa de las tres áreas geográficas estudiadas. Los salmónidos representan la presa principal en la dieta de *Lutra lutra* en Gredos y Fuentes Carrionas, mientras que en Sanabria son los ciprínidos el grupo

sobre el que parece recaer fundamentalmente la alimentación de la especie. A partir de numerosos peces pequeños las nutrias son capaces de sobrevivir en zonas altas de aguas frías y poco productivas, de manera que la cantidad de ítem-presa por muestra es mayor en Sanabria (Figura 10.8).

En todos los casos son los anfibios el grupo "comodín" que se presenta como complemento al grupo principal de presas, siendo en Gredos y Fuentes Carrionas más importante que los peces secundarios. En Sanabria los anfibios forman parte importante de la dieta en cuanto a la presencia numérica y tienen un frecuencia de aparición en los excrementos; en especial en las partes serranas (ver más atrás).

A partir de esta comparación se pueden establecer las siguientes pautas generales:

1. En Sanabria (Alto Tera, Castro, Bibey y Eria) la importancia en la dieta de los salmónidos es muy baja, e inferior a los anfibios; siendo los principales recursos tróficos lo pequeños ciprínidos. Posee sin embargo el mayor valor promedio de diversidad H' (Figura 10.8).
2. En la Sierra de Gredos (Alto Tormes) los salmónidos son el grupo principal, mientras que ciprínidos y anuros se reparten la segunda posición, tanto en %N como en %P. El valor de H' es el menor de los tres macizos montañosos estudiados.
3. En la Sierra de Fuentes Carrionas (Alto Carrión) la principal presa la constituyen los salmónidos, en especial en los resultados de %P; los ciprínidos y anuros también están muy presentes en las muestras, pero sin embargo poseen %N bajos. El valor de H' es intermedio.
4. Las condiciones altimontanas para los tres lugares no son similares en cuanto a disponibilidad de presas, y esto se refleja en la dieta de las nutrias. En Sanabria las zonas de igual altitud son de mayor productividad (mediterraneidad y producción secundaria) y esto se refleja con mayor dominancia en las comunidades de ciprínidos y anuros semiacuáticos (ranas verdes y sapos). Frente a una mayor dominancia para el mismo nivel altitudinal en Gredos o Fuentes Carrionas de salmónidos (truchas) y ranas pardas, hábitats menos productivos y más dependientes del clima montano.

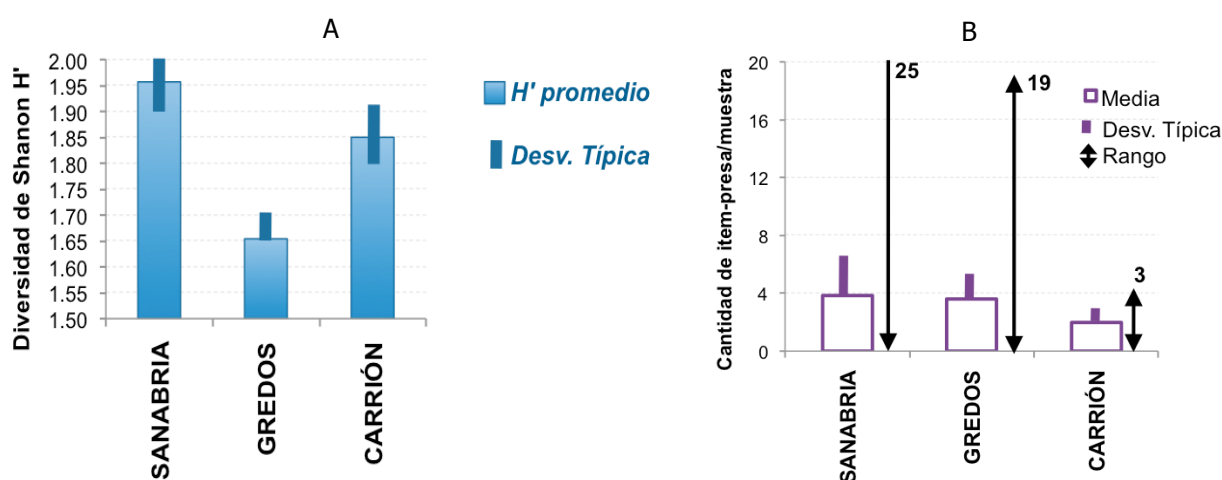


Figura 10.8 Valores promedio de la diversidad (índice H' de Shannon) de la dieta (promedio \pm desviación típica) en las tres áreas de estudio (A) y de los valores promedio de cantidad de presas por excremento (B).

10.1.4 VARIACIÓN ESPACIO-TEMPORAL DE LA DIETA Y NIVEL DE ESPECIALIZACIÓN.

La evaluación de la amplitud del espectro trófico (amplitud del subnicho trófico) permite evaluar el nivel de especialización de los organismos. El Índice de Amplitud Trófica B de Levins (MacArthur y Levins 1964, 1967; Levins 1968) ha sido usado en diversos estudios como descriptor de los hábitos alimenticios de diferentes especies como complemento de lo aportado por el índice H' de Shannon (Duellman y Lizana 1994, Lizana *et al.* 1986). Krebs (1999, 2013) propone que la amplitud puede ser estimada a partir de la uniformidad de la distribución de los individuos entre los diversos recursos alimenticios. De esta manera se ha calculado esta amplitud B y su valor estandarizado B_s propuesto por Hurlbert (1978) para ser expresado en una escala 0 (dieta específica) <-> 1 (dieta generalista).

Del análisis de la sucesión de valores mensuales de B_s podemos conocer como las nutrias en ambos sistemas montañosos se comportan como generalistas ($B_s > 0,6$ durante 6 meses en Sanabria y 3 en Gredos) que aprovechan los recursos sin preferencias; y también como especialistas de tipo oportunista en aprovechar los recursos locales durante gran parte del resto del año. Únicamente durante dos meses en ambas áreas de muestreo se comportan como especialistas extremos, en un caso por el acceso a gran cantidad de poblaciones de anfibios en freza en las zonas de montaña (Sanabria) y en el otro debido a una super-especialización en la captura de truchas (Gredos) en los momento del año en los que el clima no permite la accesibilidad a otros recursos en las zonas donde residen (partes bajas de las gargantas y el valle principal).

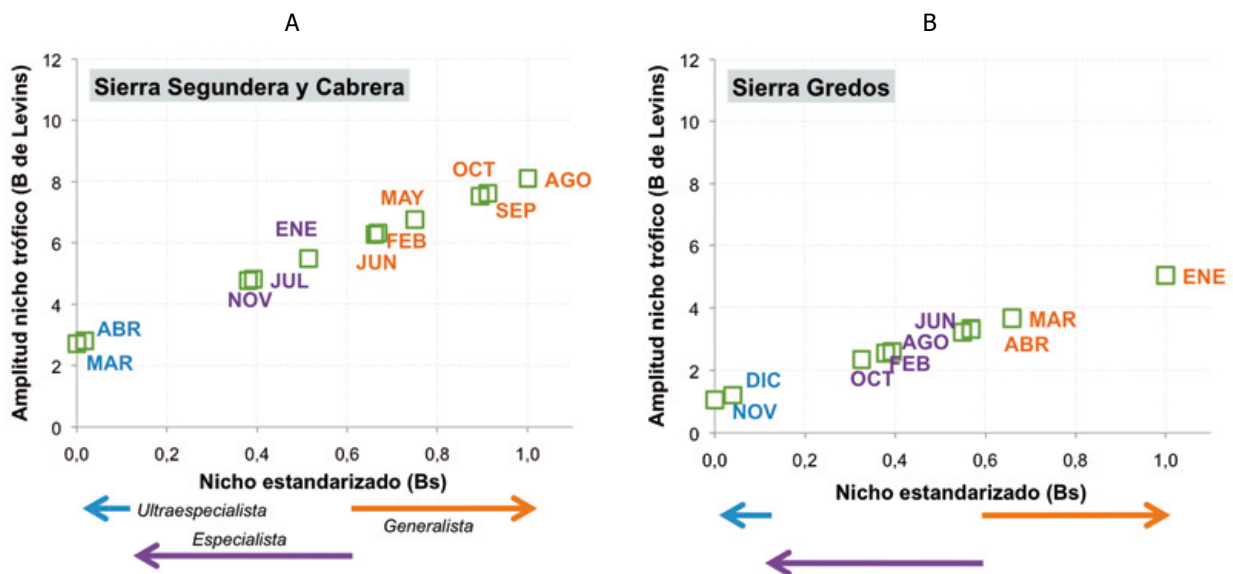


Figura 10.9 Relación entre los parámetros B y B_s a lo largo de la sucesión mensual para las dos áreas de estudio con muestreo plurianual.

La característica de carnívoro semiacuático generalista o especialista que mide el indicador B_s depende a su vez de las variaciones intrínsecas de los ciclos biológicos de las presas y del ritmo estacional climatológico local. Por esto se realizó también una análisis de la especialización de la ecología trófica a lo largo de la sucesión estacional y de los diferentes tramos del rango altitudinal (Figura 10.10).

En ambas áreas de estudio las nutrias se comportan con menor especialización trófica en las zonas de valle que en las partes altas serranas, pero sin embargo en Gredos son muy generalistas en la dieta de

primavera, que es cuando más de tipo especialista es en Sanabria, debido entre otras causas a la captura selectiva de anfibios en periodo de freza.

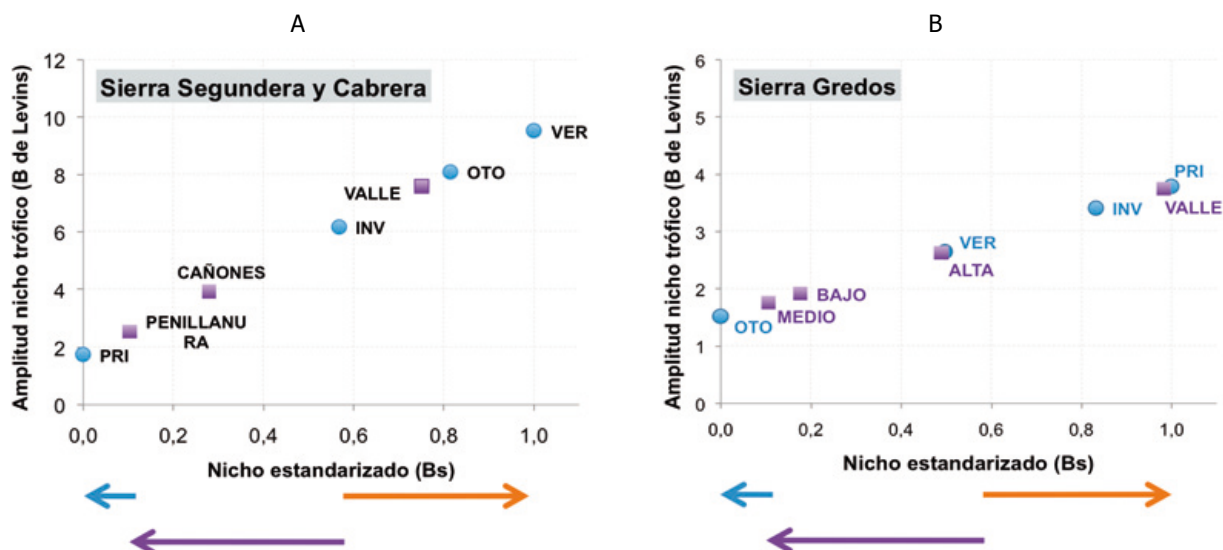


Figura 10.10 Relación entre los parámetros B y Bs a lo largo de la sucesión mensual para las dos áreas de estudio con muestreo plurianual.

Además el análisis se completa con una comparativa de los valores de diversidad H' a lo largo del gradiente altitudinal (Tabla 10.1), en los que las nutrias reflejan la entidad y situación del río en el que viene a través de la variedad de presas que tienen a su disposición y que constituyen las verdaderas dimensiones del sub-nicho trófico que la especie utiliza. Así la entidad del río, la riqueza específica de las comunidades de presas y la productividad de los tramos o ecosistemas que se estudian hacen variar los niveles de H' que no tienen una tendencia lineal a lo largo de este gradiente ambiental.

	Altitud (km)	SISTEMA CENTRAL		SISTEMA IBÉRICO	Montes Aquilanos	SISTEMA CANTÁBRICO
		Alto Francia (*)	Alto Tormes	Bergantes (**)	Alto Tera	Alto Carrión
Circos de gran altitud	1,9		1,18			1,39
Penillanuras de altitud	1,7		0,83		1,53	
	1,5		1,11		2,14	1,75
Valles encañonados de montaña	1,3					
	1,2		1,55	2,06	1,51	
	1,15	0,95				
Valles principales altos	1	0,83		2,1		
	0,97				2,26	
Valles principales bajos	0,8			2,06		
	0,78	1,39		2		
	0,7	0,77		1,62		
	0,6	0,65		1,35		
	0,5	1,14		1,62		
	0,45			1,62		

Tabla 10.1 Variación en el gradiente altitudinal de los valores de diversidad H' de Shannon en cinco áreas de montaña del norte peninsular ibérico. (*) datos tomados de Morales *et al.* 2004, (**) datos tomados de Jiménez *et al.* 1998a).

▷ ECOLOGÍA TRÓFICA

Efecto que queda plasmado sobre los modelos de regresión que se incluyen en la Figura 10.11 y que presentan muy poca resolución predictiva de la variable H' frente a la altitud del lugar. Ya que podemos encontrar para un mismo intervalo de H' localidades de baja, media y elevada altitud. Para reforzar este análisis se han incluido en la Tabla 10.1 y en la Figura 10.11 dos ríos con datos similares tomados de trabajos bibliográficos realizados en otras zonas montañosas de tipo mediterráneo de la mitad Norte de la Península Ibérica.

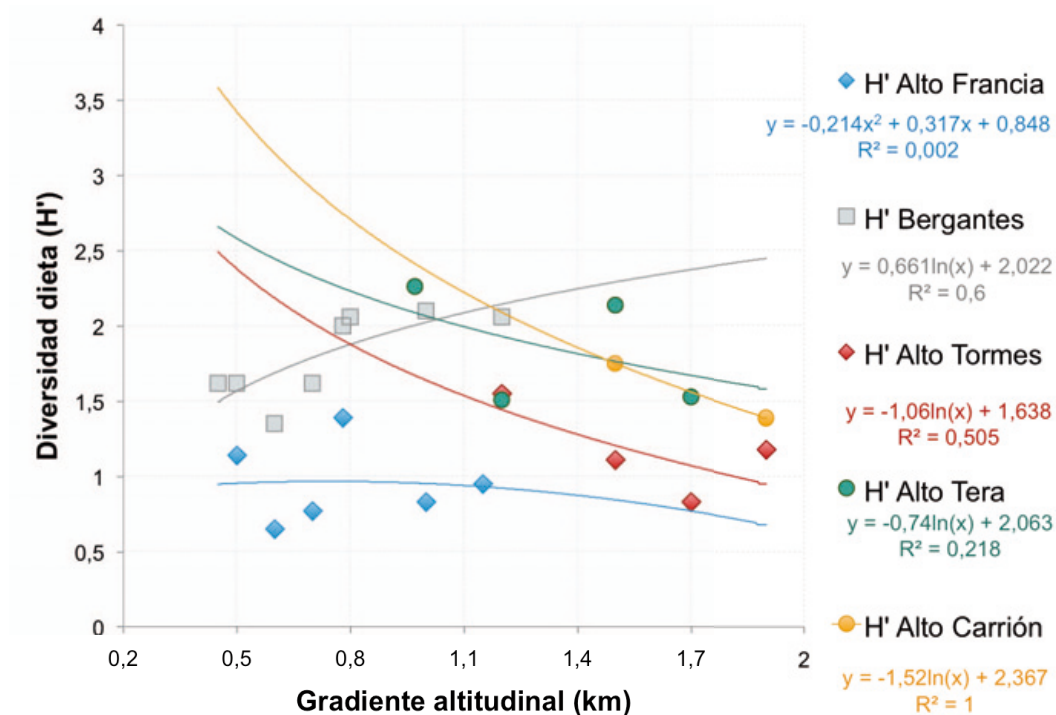


Figura 10.11 Relación de la diversidad H' de la dieta de *Lutra lutra* con la altitud, a través del conjunto de puntos en cinco áreas geográficas de la mitad Norte de la Península Ibérica. Para el río Francia datos tomados de Morales *et al.* (2004) y para el Bergantes de Jiménez *et al.* (1998a). Se muestra además el mejor ajuste de regresión para los datos y su coeficiente de determinación (R^2).

10.2 DEPREDACIÓN SELECTIVA SOBRE UNA ESPECIE DE PIEL TÓXICA: *Bufo spinosus*.

El potencial tóxico de los sapos comunes (descrito por Bedford, 1974 para *Bufo bufo* de U.K.) se debe a una mezcla de sustancias químicas de diversa naturaleza (De Jongh 1988) que se liberan desde pequeñas glándulas repartidas por toda la epidermis y acumuladas en especial en las macroglándulas parotoideas ubicadas en posición dorsal, detrás de las cuencas de los ojos (Toledo y Jared 1995). Sakate y Lucas de Oliveira (2000) clasifican la gran cantidad de sustancias tóxicas presentes en el género *Bufo* en dos grupos: aminas biogénicas (adrenalina, noradrenalina, bufoteninas, bufotioninas y otras) y esteroides derivados (bufogeninas, bufotoxinas, bufotalinas, bufalinas y bufodienoloides, entre otros).

La liberación de estas secreciones, tóxicas y malolientes, puede ser muy rápida gracias al movimiento de los paquetes musculares que rodean las glándulas y que se produce como respuesta de estrés "anti-predación" (Duellman y Trueb 1986), generalmente como apoyo a una defensa pasiva por hinchamiento y posición defensiva de tipo "unken reflex" o "crouching down" (Toledo *et al.* 2011).

La secreción venenosa es responsable, cuando se produce su ingestión, de daños neurotóxicos y otros efectos de tipo alucinógeno convulsivo, que pueden conducir a la muerte accidental de mesomamíferos no habituados a su consumo, e incluso de especies domésticas como los perros (Sakate y Lucas de Oliveira 2000, Moyano *et al.* 2009). Para evitar las secreciones el predador debe por lo tanto manipular al sapo previamente al consumo de los paquetes musculares.

Las nutrias han desarrollado una sofisticada técnica de desollado que les permite evitar el contacto entre el hocico y las sustancias tóxicas a partir de una incisión ventral y la retirada de la piel de las partes consumibles (Lizana y Pérez-Mellado 1990), siendo frecuente que los restos de estas presas se concentren en determinadas zonas de manipulación o "talleres" en las orillas de lagunas y ríos donde capturan a los sapos (Ruiz-Olmo 1995). Esta operación les permite acceder a las partes carnosas del animal evitando sus glándulas, y el contacto accidental con los órganos cefálicos. Este proceso ha sido descrito en zonas montañosas de la meseta Norte Ibérica (Lizana y Pérez-Mellado 1990, Lizana *et al.* 1993, Morales y Lizana 1998a) y áreas pre-pirenaicas de la cuenca del Ebro (Ruiz-Olmo 1998). Más recientemente otros investigadores observan este suceso en otras zonas ibéricas no montañosas (Bartralot y Bonet-Arboli 2000, Ayres y García-Díaz 2009, García-Díaz y Ayres 2010).

De los restos dejados masivamente por las nutrias en Laguna Grande y Laguna de Peces se puede describir el proceso de laceración ventral y posterior desollado para evitar la parte ponzoñosa de los animales. En el proceso de consumo de las presas las nutrias se deshacen de las partes más cargadas de glándulas dérmicas tóxicas y de toda la parte cefálica, donde está ubicada la parte más venenosa del animal a través de las macro-glándulas parotoideas.

El análisis detallado de estos restos, cuando es posible, permite comprobar que en ninguno de los casos las nutrias han mordido o intentado comer la cabeza de los animales, y que en el proceso de desollado toda la parte dorsal de la espalda y la columna vertebral es también abandonada (Figura 10.13_E). De esta manera la piel del animal es dada la vuelta, con un efecto similar al proceso de quitarse un guante, en el que queda la parte interior de la piel hacia el exterior (ver fotografías de Figura 10.13).

▷ ECOLOGÍA TRÓFICA

En el caso de consumo de una hembra además de por su mayor tamaño, y por lo tanto mayor potencial tóxico, el proceso debe ser de mayor precisión y cautela ya que en este caso además los cordones de huevos que puede contener también presentan toxicidad, de manera que las nutrias desechan mayor proporción del animal (Figura 10.12_B). En el caso de la Laguna de Peces de los restos encontrados de 15 hembras en el 33% de los casos fueron abandonadas por completo al emerger en el proceso de laceración ventral los cordones de huevos. En este caso el proceso de posterior desollado debe ser más complejo al no poder acceder con el hocico al interior del cuerpo sin notar el efecto del veneno defensivo. En el caso de los 218 restos de machos localizados en el 100% se había consumido todo el paquete visceral junto a los músculos de las extremidades (Figura 10.12_B).

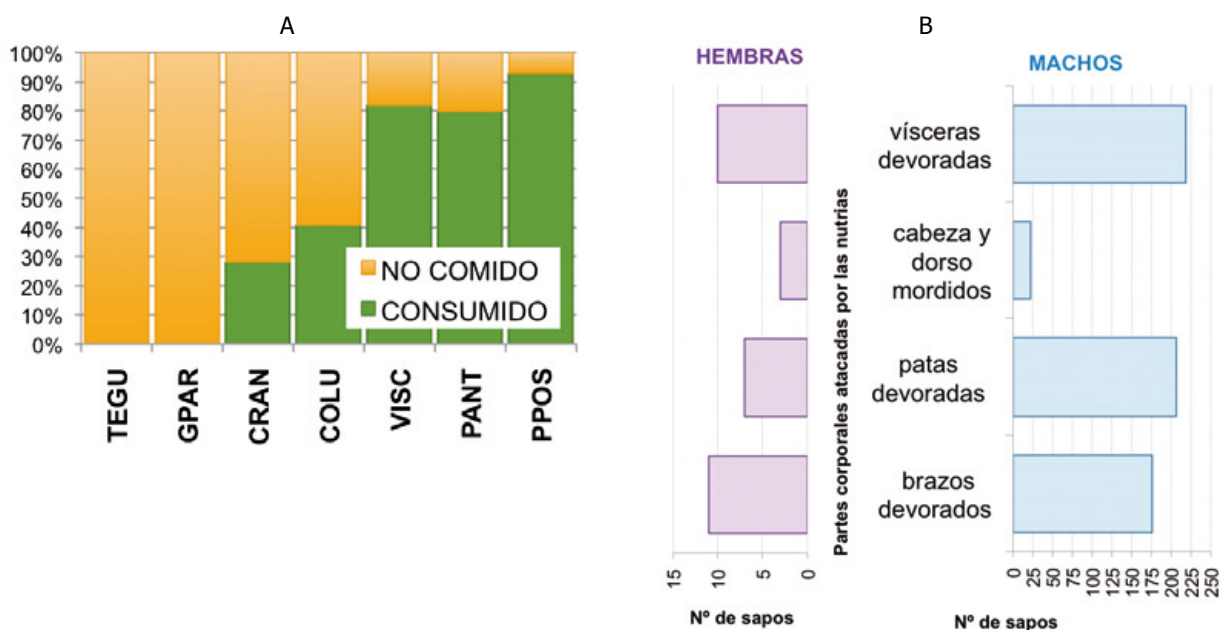


Figura 10.12 Porcentaje presente en los pellejos desechados por las nutrias de distintas partes de la anatomía corporal de los sapos comunes (A) y diferencias en el consumo de ambos sexos (B). (TEGU: tegumento, GPAR: glándulas parotoideas, CRAN: craneo, COLU: columna vertebral, VISC: vísceras, PANT: extremidades anteriores o brazos, PPOS: patas posteriores)

Este consumo selectivo de la parte ventral y trasera de los animales, y más selectivamente los paquetes musculares de las ancas y brazos, y abandono casi completo de toda la parte cefálica y dorsal dificulta la detección de la especie en las muestras de dieta, ya que las nutrias no ingieren algunos los huesos más habitualmente usados para identificar presas como son: el ileón, las vértebras, las maxilas y premaxilares, el paraesfenoides y las cinturas pélvica y escapular. Asimismo se suele producir el abandono de los pies y manos junto a los restos de la piel por lo que las falanges no suelen aparecer tampoco en los excrementos. Además, la mayoría de los huesos largos de las extremidades como fémures, tibio-fíbulas o húmeros son troceados en la boca durante el proceso de masticación e ingestión, con lo que son irreconocibles una vez fragmentados.

Debido a esta causa las muestras con *Bufo spinosus* pueden ser infravaloradas en los datos de frecuencia numérica (y o presencial) durante al análisis de muestras de ecología trófica.



A/ Orillas de Laguna de Pecos (05/mayo/2014)



B/ Detalle de una hembra muerta y no devorada en la Laguna de Pecos (22/abril/2014)



C/ Algunos machos intentan hacer amplexus sobre el cadáver de una hembra destripada por las nutrias (04/abril/1995)



D/ Detalle de un macho desollado en la Laguna de Pecos (05/mayo/2014)



E/ Partes consumidas de forma diferencial (en blanco) por las nutrias, rechazando la epidermis en todas ellas

Figura 10.13 Galería de imágenes de sapos despellejados en Laguna de Pecos (A-D) y esquema de las partes atacadas y consumidas por las nutrias (E).

10.2.1 ANÁLISIS DE LA DEPREDACIÓN DE SAPOS EN LA ALTA MONTAÑA DE GREDOS.

Este aspecto de la ecología trófica de *Lutra lutra* había sido estudiado con anterioridad ya en el Macizo Central de Gredos, a partir de los trabajos de autoecología de *Bufo spinosus* en Laguna Grande realizados por el Dr. Miguel Lizana y de *Bufo calamita* realizados por Roberto Martín-Sánchez. Datos más concretos se pueden consultar en Lizana (1990), Lizana y Pérez-Mellado (1990) y Lizana *et al.* (1993). Nuevos datos (incluidos los contenidos en este apartado) se presentaron en Morales *et al.* (2000) y en Lizana y Morales (2001) para este circo glaciar y para el conjunto de zonas altas de la Sierra de Gredos.

10.2.1.1 Resultados en Laguna Grande

El seguimiento de este objetivo se realizó durante 1995 en la Laguna Grande de Gredos (1.930 msm), mediante los recorridos habituales de recogida de excrementos en las estaciones de muestreo de la parte más alta de la garganta del Pinar y en el circo de Laguna Grande. Se realizaron dos transectos de recuento de ejemplares desollados los días 11 y 13 de abril, en los que se recogieron 64 muestras; 7 pertenecientes a hembras. Por lo tanto la ratio de sexos de los sapos despellejados resultó de 8,14, lo que suponen un valor 2,7 veces mayor que el encontrado por Lizana en el periodo de freza de 1988; por lo tanto la incidencia de la predación selectiva sobre la especie afecta más intensamente a los machos que a las hembras.

En el Apartado 8.7 se realizó un análisis de la estructura y evolución de la población de laguna Grande y en la Figura 10.14 se muestra la pirámide para las muestras de pellejos en los que se pudo tomar estos parámetros biométricos. En el caso de los machos es bimodal, con máximos para tallas de media de 65 y 75 mm, respectivamente. En el caso de las hembras el escaso tamaño de muestra no permite análisis.

Dado que las muestras pertenecen a dos días consecutivos la intensidad de la captura de los sapos responde a una densidad de 3,74 sapos/hm en 48 h; o lo que es lo mismo casi 2 sapos/hm-día.

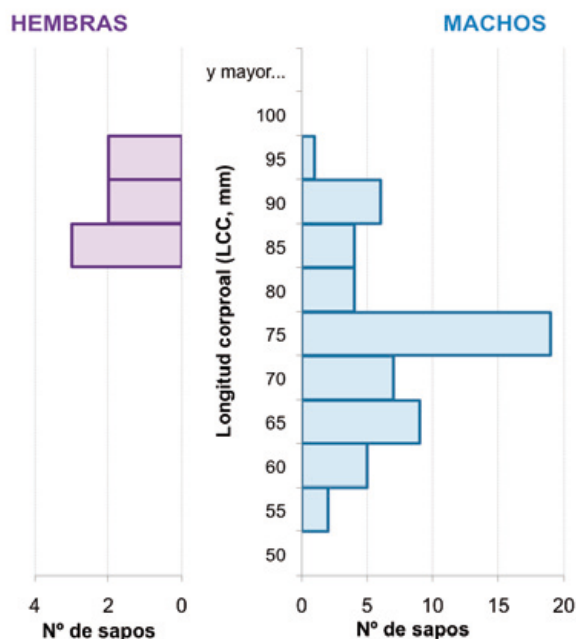


Figura 10.14 Pirámide de tallas construida con los datos biométricos de los pellejos encontrados en Laguna Grande en 1995.

La intensidad con que los sapos fueron depredados podría condicionar los cambios de talla detectados con respecto al paso de tiempo entre sucesivos trabajos de censado de la población (ver Apartado 8.7.2.2), ya que parece que los de tamaño 75-80 mm fueron muertos de forma más selectiva.

A pesar de la dificultad que conlleva detectar la presencia de sapos comunes en la dieta de *Lutra lutra*, debido a que en proceso de despellejado rechazan toda la parte cefálica, los brazos y ambas cinturas casi por completo (ver más atrás, Figura 10.13_E), la especie se detectó en 50 de las 120 muestras, con una presencia mayoritaria de primavera y verano (Figura 10.15). En la primavera la presencia de *B. spinosus* se detectó en 32 de 41 excrementos (78%P). En el verano su presencia es también muy relevante (18 de 44 muestras), aunque en este momento son las ranas patilargas, junto con las truchas, las presas más consumida en el circo de Laguna Grande.

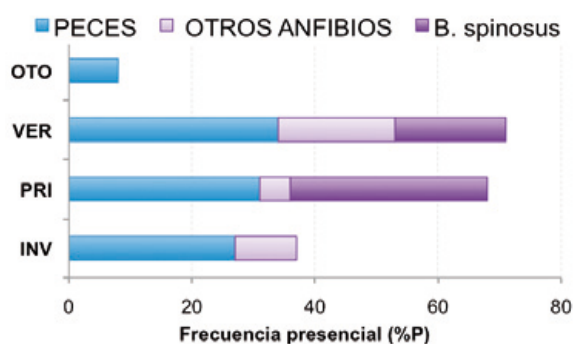


Figura 10.15 Evolución de la frecuencia presencial (%P) en la dieta de los anfibios frente a los peces en Laguna Grande de Gredos.

10.2.2 ANÁLISIS DE LA DEPREDACIÓN DE SAPOS COMUNES EN LAS SUBCUENCAS DEL ALTO TERA.

La depredación de sapos comunes (*Bufo spinosus*) es un suceso relativamente habitual en los ecosistemas lacustres del NO de Zamora, sin embargo y a pesar de su visibilidad cuando ocurre, no había constatado en la zona en ningún estudio de herpetología ni mastozoología hasta comenzar los trabajos preliminares que acabaron dando lugar a esta memoria de Tesis Doctoral.

Como ya se ha señalado más atrás los restos de estos anfibios quedan abandonados en las orillas del agua durante mucho tiempo, ya que tienen una degradación muy baja; y dado su color y tamaño resultan muy visibles durante semanas. Resultó ser un suceso frecuente, aunque muy estacional, en las partes serranas y puntualmente también se localizó en algunas zonas de valle.

10.2.2.1 Resultados en las Subcuencas del Alto Tera y afluentes.

El consumo de sapos comunes (*Bufo spinosus*) en las estaciones del Tera únicamente pudo ser documentado en las orillas del lago de Sanabria, en concreto en la orilla norte. A lo largo de los recorridos de monitorización del tramo denominado T06 se detectó la presencia de restos de pellejos de sapo u otras partes desechadas por las nutrias en 3 ocasiones, que en total sumaron 5 ejemplares. Dos de los cuales fueron hallados en 2014, y se correspondieron con hembras grávidas (ver Anexo A6.3.15).

10.2.2.2 Resultados en Laguna de Peces (Sanabria).

La depredación selectiva en primavera de *Lutra lutra* sobre *Bufo spinosus* en esta laguna fue estudiada en detalle durante 5 años consecutivos en el primer periodo de trabajo, así como lo fue durante la fase de deshielo de 2014. El seguimiento se realizó tanto para la detección de restos de sapos despellejados y la localización de excrementos recientes, como para el censo de los mismos para conocer el tamaño y posible evolución de esta población presa importante para las nutrias del Tera.

La especial manera en que las nutrias consumen los sapos cazados dificulta tanto la toma de medidas biométricas en los restos, como su detección en los excrementos. Pero sin embargo presenta un gran ventaja el hecho de que rechacen casi por completo la parte anterior de los animales, incluida toda la parte cefálica. Esto permite tomar medidas biométricas sobre las macroglándulas parotoideas (longitud, GPL y anchura, GPA) y las distancias intraocular (O-O) e inter-glandular (P-P). A partir de estas medidas, posibles o no según el estado del despojo, se estableció el tamaño corporal (LCC) para los sapos mediante técnicas de regresión simple. La medida que mejor se ajustó en regresión lineal sobre la longitud corporal de los sapos machos fue GPL, y después GPA, O-O y P-P por ese orden (Anexo A6.2.6).

En concreto para la Laguna de Peces se dispuso de 238 muestras de pellejos parciales de ejemplares (218 machos, 15 hembras y 5 indeterminados) recién depredados por las nutrias, en los que se midieron estas distancias. Con la longitud de las parotoideas (GPL) se estableció la talla de un total de 155 machos y 2 hembras y con la distancia intraocular (O-O) otros 15 ejemplares.

Para el caso de los restos de hembras se procedió de igual manera y se pudo obtener la talla de 7 ejemplares mediante regresión y de 5 con medidas directas. Pero en este caso se mostraron más significativas las regresiones sobre la longitud corporal de las medidas O-O y P-P y después GPA y GPL, por ese orden (Anexo A6.2.6). Con esos datos se construyó la siguiente pirámide de tallas de los sapos depredados en Laguna de Peces (Figura 10.16).

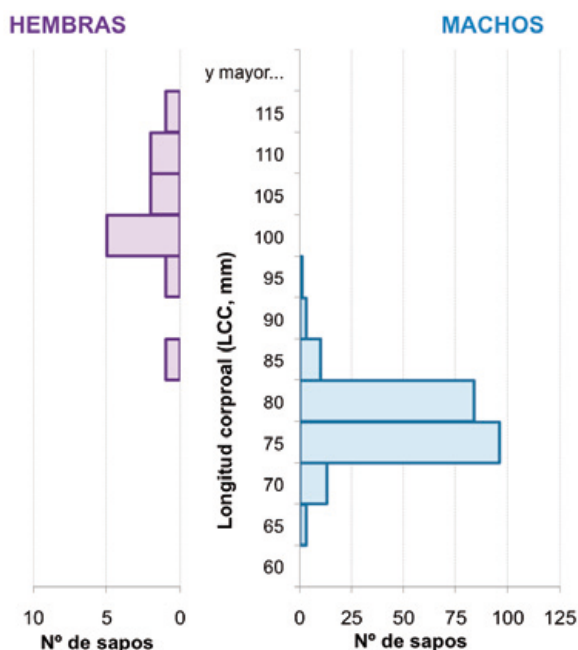


Figura 10.16 Pirámide de tallas construida con los datos biométricos obtenidos de los pellejos encontrados en Laguna de Peces entre 1995 y 2014.

A pesar de la dificultad que conlleva detectar la presencia de sapos comunes en la dieta de *Lutra lutra*, debido a que en proceso de despellejado rechazan toda la parte cefálica, los brazos y ambas cinturas casi por completo (ver más atrás), la especie se detectó en más de ¼ parte de las muestras, con una presencia mayoritaria de primavera (Figura 10.17), y muy escasa numéricamente en otoño e invierno. Siendo en este último caso muy probablemente datos heredados de excrementos depositados en el inicio del otoño y que permanecieron tiempo en las orillas. En la primavera la presencia de *B. spinosus* se detectó en 71 de 198 excrementos (39,2%P), aunque la presencia de restos de sapos devorados parcialmente fue muy habitual en esta laguna, y en menor medida también en todos los demás ecosistemas de la penillanura. La ausencia de excrementos de verano en Peces nos impide realizar una comparativa con la presencia en Gredos.

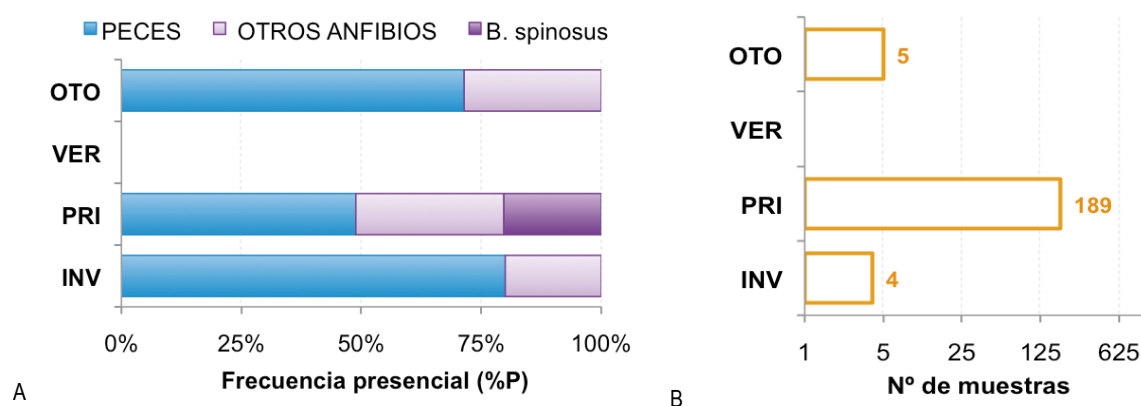


Figura 10.17 Evolución de la frecuencia presencial (%P) en la dieta de los anfibios frente a los peces en Laguna de Peces (A) y tamaño de la muestra para cada estación del año (B). (Escala potencial (base 5) para la gráfica B)

No se detectaron apenas restos en las orillas de otras especies (Figura 10.18) de piel tóxica presentes en este ecosistema, como por ejemplo *Bufo calamita* o *Alytes obstetricans*. Los restos de sapos comunes representaron el 97% de los indicios.

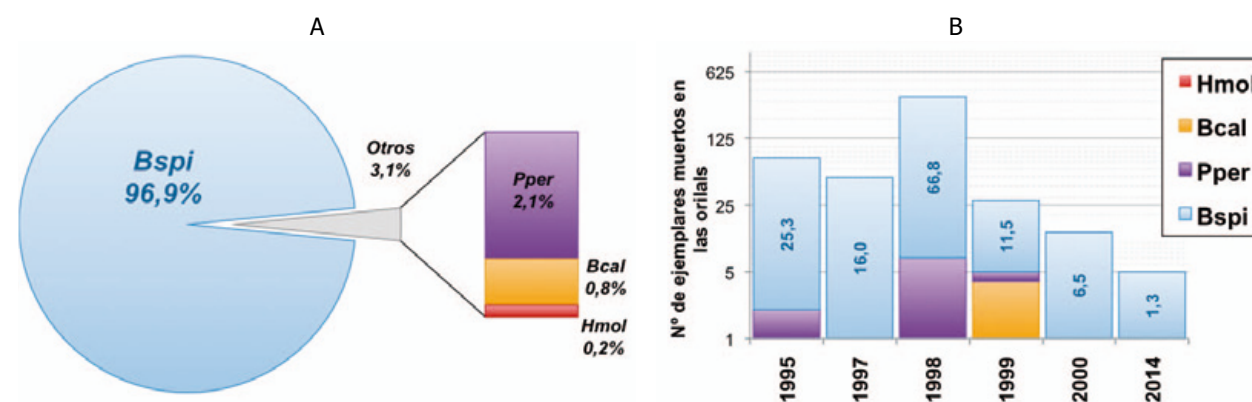


Figura 10.18 Representación dominante de los restos de sapos comunes (Bspi) sobre otras especies (A) encontradas en las orillas de la Laguna de Peces a lo largo de todos los años de muestreo (B); se indica el número de sapos depredados por noche. (Escala vertical de tipo potencial, base 5)

10.2.3 RESULTADOS EN OTRAS SUBCUENCAS.

En cuanto a la presencia del proceso de depredación masiva sobre los sapos comunes en las demás subcuencas estudiadas cabe reseñar que es generalizada, pero sin embargo no se ha detectado la misma importancia cuantitativa que en Gredos o Sanabria. En Morales *et al.* (2000) y Lizana y Morales (2001) se muestran los datos preliminares encontrados en otros sistemas montañosos del borde de la Meseta Norte durante el periodo 1995-97.

En lo que respecta a las otras dos áreas de estudio de la Tesis es preciso resaltar que durante los muestreos en las zonas de altitud de Pirineos en el año 1997 no se detectó la presencia masiva de restos desollados de sapos en las orillas de ninguno de los ibones, lagunas, embalses, turberas y otros humedales. Aunque puntualmente sí se encontraron indicios del consumo de algunos ejemplares de *Bufo spinosus*, así como de otros anfibios como *Rana temporaria*, que resultaron ser cuantitativamente irrelevantes.

Por el contrario en 2014 la presencia de la predación masiva sobre los sapos sí se detectó en la única visita que se realizó a la laguna del Pozo de Curavacas, en el mes de junio. En concreto se localizaron a lo largo del perímetro un total de 17 pellejos dentro del agua o en la misma orilla, y además se contabilizaron otros 3 vivos sumergidos en las orillas. En los recorridos que se hicieron por las orillas del cauce principal hasta los humedales de altitud no se detectó la presencia de restos de ningún anfibio.

Al no haberse realizado un censo de sapos vivos en las orillas del Pozo no es posible comparar la densidad y la importancia de la depredación selectiva con los otros humedales de altitud estudiados, aunque dada la perdurabilidad en el agua de estos restos y la escasa cuantía de los hallados a lo largo del perímetro (2,88 restos/hm) debe corresponder con una presión natural del predador sobre la presa perfectamente asumible en términos de ecología de poblaciones.

10.2.4 RELACIÓN ENTRE EL COMPORTAMIENTO DE MARCAJE Y LOS ANFIBIOS.

La intensidad y recurrencia con que las nutrias dejan sus marcas territoriales y de comunicación entre individuos (mayormente los excrementos) se ha relacionado con la importancia local de algunos de sus recursos más vitales, en general con la dimensión trófica del nicho efectivo. Es decir parece que mayor cantidad de marcas (o más insistencia en su deposición) podrían indicar un cierto valor para indicar la presencia de una buena disponibilidad de comida o bien su accesibilidad.

El hecho de los sapos comunes se concentren masivamente en las orillas para reproducirse y el tamaño de su masa muscular podría ser objeto de uno de estas señalizaciones prioritarias del hábitat. La laguna de Peces dada su gran densidad de bermejuelas a lo largo de todo su contorno y la naturaleza monótona del mismo en la parte más somera del mismo le confieren un elevado valor representativo para estudiar la posible relación entre la intensidad de marcaje y un recurso estacional, y por momentos efímero que las nutrias encuentran en el borde del agua.

Para ello se procedió a compara los recuentos de sapos vivos, de restos de depredación reciente de todas las presas de la laguna (sapos, ranas, micromamíferos y peces) y la intensidad de marcaje en cada uno de los 9 sectores en que se dividió su contorno. En la Figura 10.19 se ilustra el reparto de ejemplares de

Bufo spinosus encontrados en los 23 recuentos nocturnos y en la Tabla 10.2 los valores de todos los parámetros tenidos en cuenta y los recuentos de señales y de indicios de presas (vivas y muertas).

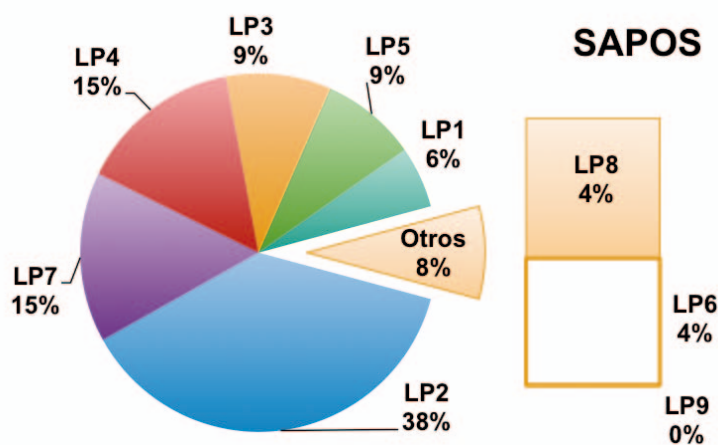


Figura 10.19 Reparto de los sapos comunes recontados en los sectores del contorno de la Laguna de Peces.

Más de 1/2 de los sapos vivos fueron censados en las zonas LP2 y LP7, en donde se localizaron en consecuencia el 55% de los restos de sapos lacerados por las nutrias (Figura 10.20_A). De manera que hay una constatación empírica de una selección de los sapos (sobre todo los machos) por algunos de los sectores del contorno lacustre; en función de su querencia por el nicho reproductor y la morfología de las orillas. La relación obvia de aparición de más cadáveres en los lugares de mayor abundancia de los animales resultó directa (Tabla 10.3). Los tests de comparación de muestras detectan diferencias estadísticas entre los tramos para todos los casos (Anexo A6.3.16).

C03 / Laguna de Peces		LP1	LP2	LP3	LP4	LP5	LP6	LP7	LP8	LP9	sumas totales
restos de presas	sapos vivos	136	538	56	124	211	62	219	79	1	1.426
	sapos muertos	30	158	43	73	36	6	126	21	6	502
	ranas vivas	8	10	33	23	2	4	15	0	17	112
	ranas muertas	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
	salamandras y tritones muertos	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	mamíferos muertos	0	0	1	2	0	0	0	0	0	3
	peces muertos	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Longitud (m)		248	303	125	192	121	133	161	195	176	1.654
Recorrido (km)		5,7	7,0	2,9	4,4	2,8	3,1	3,7	4,5	4,0	38,0
Excrementos		14	182	140	7	43	17	37	33	27	500
repeticiones											24
		LP1	LP2	LP3	LP4	LP5	LP6	LP7	LP8	LP9	promedio / hm
Densidad de sapos (Ds)		0,55	1,78	0,45	0,65	1,74	0,47	1,36	0,41	0,01	82,21
Densidad de excrementos (I/D)		0,06	0,60	1,12	0,04	0,36	0,13	0,23	0,17	0,15	31,66
Tasa de Frecuentación (TF)		0,49	6,07	5,41	0,26	1,67	0,65	1,39	1,20	1,00	2,01

Tabla 10.2 Recuentos de ranas y sapos vivos y de los restos provenientes de la depredación por parte de las nutrias.

En el caso de comparar cualquier de los grupos de datos de cantidad de sapos (vivos o muertos) con el patrón de marcaje en los sectores si se encuentran diferencias significativas (Tabla 10.3, Anexo A6.3.16). Los sectores LP2, LP3 y LP5 suman más del 75% de las marcas. Entre los sectores LP8, LP6 y LP9 suponen apenas el 8% de los sapos vivos y el 7% de los pellejos, sin embargo suponen el 15% de las marcas (Figura 10.20_B).

▷ ECOLOGÍA TRÓFICA

En esta presencia desigual hay que anular los valores del sector LP6 que supone porcentajes siempre bajos de recuentos, ya que se trata del muro de represamiento de la laguna. El resumen de las comparaciones de correlación no paramétrica entre los conjuntos de datos encontrados a lo largo de los 9 sectores del perímetro se presentan en la Tabla 10.3. Todas las correlaciones son positivas excepto las comparaciones de cantidad de ranas vivas con la cantidad de sapos vivos en las orillas, sin embargo el test ofrece resultados no significativos para las comparaciones entre la deposición de marcas fecales y la disponibilidad de sapos vivos en las orillas.

	pellejos	sapos vivos	Ds	ranas vivas	Dr	TF	I/D
pellejos, p	Rs: 1,00						
sapos vivos, s	Rs: 0,74 *	Rs: 1,00					
densidad sapos, Ds	Rs: 0,76 *	Rs: 0,92 *	Rs: 1,00				
ranas vivas, r	Rs: 0,37	Rs: -0,27	Rs: -0,10	Rs: 1,000			
densidad ranas, Dr	Rs: 0,41	Rs: 0,20	Rs: 0,23	Rs: 0,07	Rs: 1,00		
TF	Rs: 0,46	Rs: 0,32	Rs: 0,33	Rs: 0,00	Rs: 0,98 *	Rs: 1,00	
I/D	Rs: 0,46	Rs: 0,32	Rs: 0,33	Rs: 0,00	Rs: 0,98 *	Rs: 1,00	Rs: 1,00

Tabla 10.3 Resultados estadísticos de correlación no paramétrica (Rs de Separman) para las comparativas entre las variables. (* $p < 0,05$)

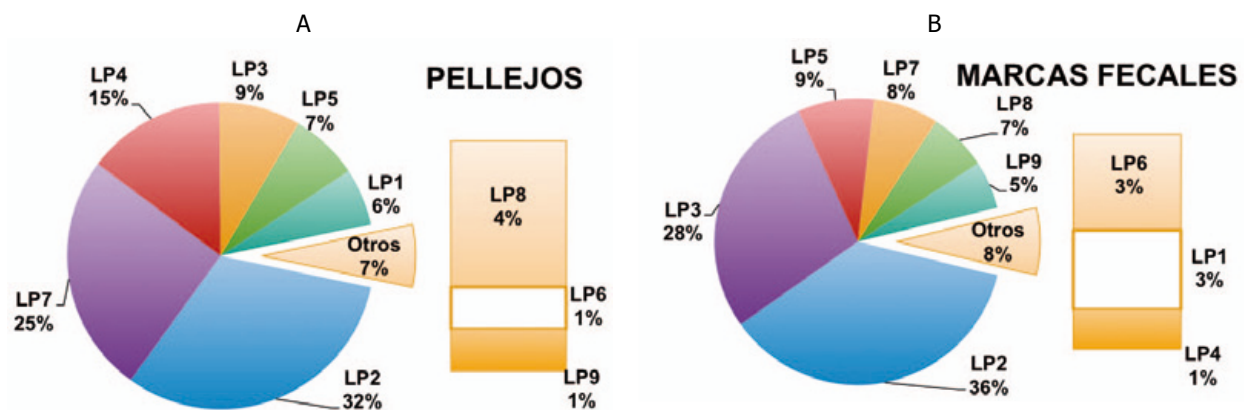


Figura 10.20 Reparto de los sapos comunes devorados por nutrias (pellejos) recontados en los sectores del contorno de la Laguna de Peces y las marcas fecales dejadas en los mismos lugares.

La gráfica que muestra la evolución espacial del parámetro TF a lo largo del contorno lacustre (Figura 10.21) presenta una distribución bimodal, con una moda muy marcada (constituida por LP2 y LP3), y otra mucho menor en el sector LP5. Son estos tres sectores citados los que mayor cantidad de sapos vivos y densidad de marcas fecales tuvieron, de manera que se establece una relación directa entre la intensidad con que las nutrias señalan el territorio en estos sectores y la biomasa disponible de sapos que se encontró durante los trayectos nocturnos.

De esta manera las nutrias parecen marcar con mayor intensidad y recurrencia (es el significado del parámetro TF) los tramos donde existe una mayor cantidad del recurso sapos vivos (s) [TF vs p Z: 2,67, d.f.: 9, $p = 0,0076$ **] de una forma diferencial a lo largo de todo el perímetro del ecosistema lacustre, si bien los restos desechados tampoco aparecen de una forma aleatoria en función de la densidad de animales vivos en cada tramo [TF vs p Z: 2,00, d.f.: 9, $p = 0,045$ *].

Si además relacionamos espacialmente la cantidad del recurso disponible (densidad de sapos, D_s), ya que cada sector no tiene la misma longitud, la relación sigue resultando estadísticamente muy significativa [D_s vs p Z: 2,67, d.f.: 9, $p < 0,006$ **].

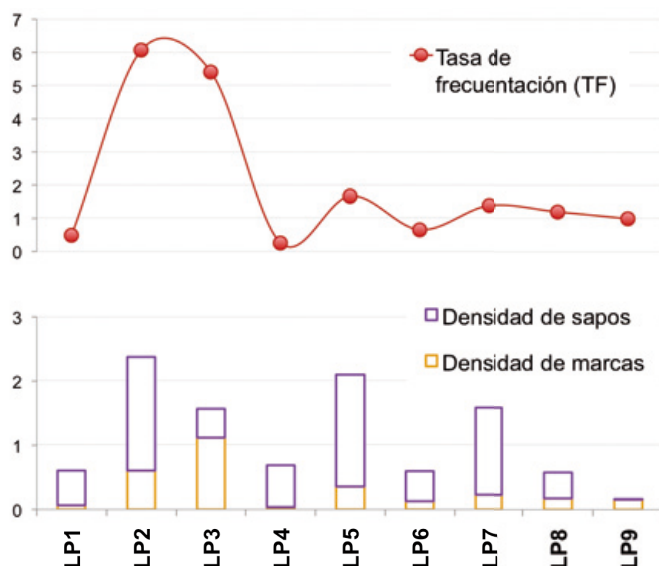


Figura 10.21 Relación espacial de los valores de densidad de sapos, indicios y los valores de la tasa de frecuentación (TF) en los nueve sectores de la laguna.

Dada la homogeneidad de la orilla y el resto de los factores que pueden condicionar la presencia de las marcas fecales en las orillas de la laguna a lo largo del perímetro, parece que es la cantidad de sapos disponibles en las noches de reproducción lo que las nutrias que visitan en primavera este ecosistema de altitud están resaltando dentro de su área de campeo.

10.3 COMPORTAMIENTO DE PREDACIÓN EN CAUTIVIDAD SOBRE UNA PRESA TÓXICA.

MORALES J., RUIZ-OLMO J., LIZANA M. y GUTIÉRREZ J. 2015b (en prensa).
Skinning toads is an inborn behavior in otters (*Lutra lutra*) cubs .

EL DESPELLEJAMIENTO DE SAPOS COMUNES (*Bufo spinosus*) ES UN COMPORTAMIENTO INNATO EN NUTRIAS (*Lutra lutra*) NACIDAS EN CAUTIVIDAD

Javier Morales ^{1*}, Jordi Ruiz-Olmo ², Miguel Lizana ¹ and Javier Gutiérrez ¹

1 Área de Biología Animal. Universidad de Salamanca. E-37007. Salamanca, Spain.

2 Direcció General del Medi Natural, Dr. Roux 80, E-08017. Barcelona, Spain.

E-mail: mormarja@usal.es (JM*), ajruiol@gencat.cat (JR), lizana@usal.es (ML)

*Corresponding author

RESUMEN

Se realizó un experimento con dos nutrias (*Lutra lutra*) subadultas nacidas en cautividad que nunca antes habían visto o consumido anfibios, en el que fueron alimentadas y enfrentadas a una nueva presa con sustancias tóxicas en su piel, el sapo común ibérico (*Bufo spinosus*). Se comprobó que reconocieron un anfibio venenoso que nunca había visto antes como potencial presa en ausencia de peces, el alimento exclusivo con anterioridad. Desde la primera prueba, tal y como había sido descrito en la bibliografía para ejemplares silvestres, consumieron los sapos mediante un proceso sujeto a mejora (aprendizaje) de laceración ventral y desollado para evitar el contacto con las secreciones dérmicas que los sapos liberan como medida defensiva, especialmente en la parte cefálica y dorsal.

Asimismo se comprobó la destreza en la manipulación de los ejemplares, tanto para matarlos como para devorarlos, a partir de técnicas de sujeción con las patas delanteras y lavado por inmersión en el estanque. La cantidad de restos que era desechada tras el ataque fue reduciéndose significativamente durante las 16 réplicas realizadas. No se encontraron diferencias entre los pellejos rechazados en la experimentación y los encontrados en la naturaleza, con un consumo prioritario de las patas traseras, y un especial rechazo de la cabeza, el dorso y las vísceras (especialmente ovarios), en el caso de hembras grávidas. Al disponer de truchas como presa, en la misma biomasa que de sapos, éstos no fueron atacados ni consumidos.

PALABRAS CLAVE

Etología, estrategias defensivas, nutria, despellejamiento de sapos, presas tóxicas, ecología trófica

INTRODUCCIÓN

La nutria paleártica (*Lutra lutra* L., 1758) es un depredador semiacuático especializado en peces a través de sus adaptaciones morfológicas para las persecuciones bajo el agua (Kruuk 2006). Sin embargo otros grupos faunísticos presentes en las orillas de los ríos y humedales donde habitan, como anfibios o cangrejos, pueden representar presas consumibles cuando el recurso está disponible de forma fácil y masiva (Adrián y Delibes 1987, Ruiz-Olmo y Palazón 1997, Morales y Lizana 1998, Ruiz-Olmo y Clavero 2008, Román 2011). Es el caso de los anfibios anuros que gran parte del año no ocupan las masas de aguas y que se concentran en las masas de agua para la reproducción, como los sapos comunes (*Bufo spinosus* Daudin, 1803) o los corredores (*Epidalea calamita* Laurenti, 1768), que pueden llegar a ser una parte importante de la dieta (Fairley y Mc Carthy 1985, Weber 1990, Sidorovich y Pikulik 1997, Morales y Lizana 1998, Díaz-Paniagua *et al.* 2007, Ayres y García-Díaz 2009, Pagacz y Witczuk 2010, Almeida *et al.* 2012, *datos propios inéditos*).

Como mecanismo defensivo algunos anfibios excretan por sus glándulas cutáneas serosas un conjunto de sustancias tóxicas que terminan repartiéndose por toda la superficie del animal ante la manipulación por parte de sus depredadores (Wells 2007, Toledo *et al.* 2011). La misión de dicha estrategia más que salvar la vida al individuo es la de prevenir futuros ataques a la especie. Para evitar el contacto con dichas defensas los depredadores especialistas han desarrollado tanto estrategias de inmunidad en el proceso

digestivo como técnicas de manipulación correcta de la piel (Lizana y Pérez-Mellado 1990, Slater 2002, Stokes et al 2010, Ayres y García-Díaz 2011).

Para evitar las secreciones el predador debe manipular al sapo previamente al consumo de los paquetes musculares. Las nutrias han desarrollado una sofisticada técnica de desollado que les permite evitar el contacto entre el hocico y las sustancias tóxicas a partir de una incisión ventral y la retirada de la piel de las partes consumibles (Lizana y Pérez-Mellado 1990), siendo frecuente que los restos de estas presas se concentren en determinadas zonas de manipulación o "talleres" en las orillas de lagunas y ríos donde capturan a los sapos (Ruiz-Olmo 1995). Esta operación les permite acceder a las partes carnosas del animal evitando sus glándulas, y el contacto accidental con los órganos cefálicos. Este proceso ha sido descrito en zonas montañosas de la meseta Norte Ibérica (Lizana y Pérez-Mellado 1990, Lizana et al. 1993, Morales y Lizana 1998) y áreas pre-pirenaicas de la cuenca del Ebro (Ruiz-Olmo 1998). Más recientemente otros investigadores observan este suceso en otras zonas ibéricas no montañosas (Bartralot y Bonet-Arboli 2000, Ayres y García-Díaz 2009, García-Díaz y Ayres 2010).

Durante la década de los años 90's se produjo la dispersión de las poblaciones del mustélido por zonas altas de las cuencas fluviales ibéricas (Delibes 1990, Ruiz-Olmo y Delibes 1998); frecuentemente ocupadas por complejos lagunares glaciares y arroyos de montaña donde los sapos presentan importantes poblaciones. De esta forma ambas especies han vuelto aquí a entrar en contacto después de un periodo indeterminado de aislamiento causado por la regresión del área de distribución de la nutria en el siglo XX (Conroy y Chanin, 2002; Ruiz-Olmo y Delibes, 1998). Aunque la nutria es un predador no especializado en anfibios su consumo estacional supone una fuente importante de recursos en zonas de productividad piscícola baja o en momentos de grandes concentraciones de anfibios durante su reproducción primaveral (Callejo et al. 1979, Adrián y Delibes 1987, Ruiz-Olmo y Palazón 1997, Morales y Lizana 1998, Morales et al. 1998a, Clavero et al. 2005, 2008, Ruiz-Olmo y Jiménez 2009). Muy en especial en tramos y lagunas de montaña durante las épocas de freza masiva de sapos y ranas (Lizana y Pérez-Mellado 1990, Lizana et al. 1993, Morales y Lizana 1998, Morales et al. 1998b). En otros ecosistemas europeos la nutria muestra esencialmente el mismo comportamiento predador sobre anfibios anuros en la época de freza (Fairley 1984, Fairley y McCarthy 1985, Weber 1990, Slater 2002, Georgiev 2008, Remonti et al. 2008, Pagacz y Witczuk 2010).

Guix (1993) y Caldeira (2006) describen esta misma técnica sobre bufónidos en el S. de Brasil (*Rhinella icterica* (Spix, 1824), *R. granulosa* (Spix, 1824) y *R. crucifer* (Wied-Neuwied, 1821)) por parte de carnívoros como el lobo-guará (*Chrysocyon brachyurus* Illiger, 1815) o el mapache cangrejero (*Procyon cancrivorus* (G.[Baron] Cuvier, 1798)). En el segundo caso reseñan cómo la predación está basada en el lavado permanente de las presas en el agua mientras son desolladas para evitar tener contacto con las secreciones defensivas. Guix (1993) constata experimentalmente que la técnica de desollado de sapos por parte de mapaches adultos mantenidos temporalmente en cautividad (*P. cancrivorus* vs. *Rhinella schneideri* (Werner, 1894)) es similar a la descrita para las nutrias ibéricas (Lizana y Pérez-Mellado 1990).

Se ha señalado que otros mustélidos terrestres también utilizan este recurso alimentario temporal (Delibes et al. 1984, Henry 1984, Lodé 1996, Sidorovich y Pikulik 1997, Lanszki et al. 1999, Nováková y Koubek 2009, datos propios). En el caso del visón americano (*Neovison vison* Schreber, 1777), de amplia distribución reciente por la mitad Norte Ibérica, los primeros datos indican una escasa depredación sobre los sapos comunes (Bueno 1996, Morales et al. 1998a, Melero et al. 2008). Algunos depredadores ocasionales de sapos como aves ardeidas y rapaces diurnas (Delibes 1975, Amores et al. 1979, Verdejo 1994, Amat y Herrera 1997, Jovanovic et al. 2011) y nocturnas (Herrera 1974) presentan adaptaciones fisiológicas para anular el efecto de los componentes tóxicos, y otras comportamentales basadas en la manipulación de los ejemplares para ingerir menor cantidad de secreciones. Stokes et al. (2010) encuentran en los principales predadores de tritones *Taricha* spp una adaptación fisiológica de inmunidad a la tetrodotoxina, y otra comportamental al proceder a su ingestión sin apenas manipular los ejemplares.

Área de Estudio

La experimentación con ejemplares adultos de nutria se realizó en la primavera de 1999 en el Centre de Fauna del Pont de Suert (provincia de Lleida), en unas instalaciones del Gobierno de la Generalitat de Catalunya reconvertidas en 1995 a partir de una piscifactoría como centro de recuperación de animales, investigación, divulgación y sensibilización ambiental para la conservación de la nutria. Se localiza en las orillas del río Noguera Ribagorçana, a una altitud de 825 masl (UTM 31T 314200E/4696594N, ETRS89Datum). En la actualidad además es sede de las actividades de conservación para el visón europeo (*Mustela lutreola* L., 1761) y los ecotipos de trucha común (*Salmo trutta* L., 1758) propios de Pirineos.

▷ ECOLOGÍA TRÓFICA

El río Noguera Ribagorzana presenta actualmente una población de nutrias estable y en estado de conservación favorable (Ruiz-Olmo et al 2008, *datos inéditos*), que ya en 1999 era importante para la estabilidad de los núcleos poblacionales de media montaña y consolidar el regreso de la especie a las zonas de cabecera de algunas cuencas pirenaicas.

Objetivos

Dentro de un trabajo general de cuantificación de la ocupación de tramos altos de las cuencas fluviales pirenaicas por parte de *L. lutra*, y la influencia de la disponibilidad trófica de anfibios como complemento a los peces, se planteó la posibilidad de comprobar con dos nutrias nacidas en cautividad que el desollado de una presa con piel tóxica (*B. spinosus*) se debe a un comportamiento innato y no aprendido durante su etapa juvenil, o bien que fuera adquirido a través de la observación de su madre.

El estudio se orientó en primer lugar con un objetivo principal (1) determinar la existencia de una respuesta innata en nutrias jóvenes cautivas cuando afrontaban el reto de alimentarse únicamente de una presa con presencia de sustancias tóxicas y de mal gusto en su piel, descubiertas por vez primera durante el estudio, para conocer si eran capaces de resolver el problema de su consumo sin sufrir las consecuencias de su veneno (situación forzada por la ausencia de presas alternativas). Además de plantearon otros objetivos complementarios: (2) determinar, en el caso de existir tal conducta innata, si existía aprendizaje en la eficiencia de manipulación y la disminución de las partes no consumidas, (3) determinar si los restos abandonados por estas nutrias sin experiencia previa cuando la adquirían diferían de los abandonados por las nutrias silvestres, y (4) determinar si la coexistencia con las presas habituales (peces) resultaba en un rechazo o menor consumo de la especie tóxica.

MATERIAL Y MÉTODOS

El recinto de experimentación, con dimensiones máximas de 22 x 11.7 m, estaba compuesto por una zona de madriguera subterránea (acceso cerrado selectivamente) y una zona abierta exterior total de 209 m² con parte terrestre (tierra, hierbas y algunos refugios de piedra y troncos) junto con una parte acuática de 91 m² (el estanque propiamente dicho, con rocas emergentes, una isla de piedras y sin vegetación) prevista para la natación, la alimentación y el baño de las nutrias. Los ejemplares utilizados en la experimentación habían nacido en cautividad en 1996, por lo tanto eran subadultos con 27 y 32 meses de vida, respectivamente para el macho (M) y la hembra (H). Ambos eran alimentados "ad libitum" de forma exclusiva con peces vivos criados en las instalaciones. La nutria macho tenía una masa corporal de 9 kg y la hembra unos 6,5 kg.

Los sapos comunes utilizados como presa fueron capturados en días sucesivos, al mismo ritmo en que eran utilizados. Fueron liberados secuencialmente, y en cantidades diferentes, en cada réplica para poder monitorizar los sucesos como independientes y seguir simultáneamente el comportamiento de ambas nutrias y las interacciones entre ambas. Asimismo se utilizó una cantidad de biomasa (Tabla 1) inferior al alimento estimado como necesario, con el objeto de estimular su instinto predador. Después de cada sesión se retiraron los restos, que fueron medidos y pesados para compararlos con los dejados en el medio natural.

Los 58 sapos utilizados (56 machos adultos y un *amplexus*) se añadieron progresivamente cada día con la finalidad de hacer réplicas distintas independientes y con diferente biomasa disponible. Fueron añadidos en mayores cantidades cuando se tuvo la certidumbre de que eran capaces de comerlos sin sufrir intoxicación u otros daños. De esta manera se introdujo un nuevo parámetro: la disponibilidad variable del recurso. Los sapos eran depositados en el recinto donde las nutrias se alimentaban diariamente (1 vez/día), y en el mismo horario diurno en que habitualmente recibían peces. Ambas especies no tuvieran ningún tipo de contacto previo antes de la experimentación. Entre la llegada de las presas y la salida de las nutrias de su madriguera se dejó un tiempo de aclimatación para los sapos en las orillas (1-3 horas). En las orillas del estanque no existía refugio para los sapos ni posibilidad de escapar, más allá de salir hacia tierra.

En total se realizaron 16 réplicas (AT) a lo largo de cuatro días de trabajo, repartidas en seis sesiones (S1 a S6) como sigue: 4+4+4+1+1+2 réplicas, entre las que se dejaba un tiempo de descanso para los animales dentro de la madriguera. Durante los 4 días de experimentación las nutrias no fueron alimentadas con la ración habitual de peces, de manera que cuando accedían al estanque únicamente disponían de sapos como recurso trófico. En el momento inicial las nutrias llevaban al menos 24 horas sin comer peces, y tampoco tuvieron acceso a ellos a lo largo de los siguientes días hasta completar las

observaciones. Ambas nutrias permanecieron juntas en el tiempo de contacto con los sapos, y fueron monitorizadas en su movimiento dentro del recinto independientemente cada una por un investigador. Tras la experimentación las nutrias volvieron a una actividad vital normal con alimentación a base de peces y el técnico veterinario responsable no detectó ninguna anomalía o deficiencia posterior en la salud o comportamiento.

Se definieron 4 fases sucesivas para alimentarse a base de sapos, midiendo el tiempo invertido en cada una. Primero un fase de detección (d), en este caso relevante por tratarse de ejemplares no habituados a ver y cazar animales silvestres diferentes de los peces y que nunca antes habían afrontado el reto de cazar una presa diferente de éstos. En segundo lugar, el ataque (a) para poder acceder al recurso trófico y la consiguiente reacción anti-depredador de los sapos. Después, la fase de depredación (p) sobre los sapos, o desollado propiamente dicho, para sujetarlos y poder acceder a la parte comestible mediante incisión ventral y laceración de la piel. Y finalmente la fase de consumo (c) de los paquetes musculares y algunas vísceras; evitando el contacto con las partes tóxicas mediante lavado.

Para el análisis estadístico descriptivo de los datos y los test de independencia de variables se utilizó el software Statistica® v10.0 StatSoft Inc. Se indica si los test de contraste de hipótesis son significativos (p -value < .05) y los grados de libertad (df) correspondientes.

RESULTADOS

Test de predación de presas tóxicas

En el conjunto de la experimentación los sapos fueron considerados como presa por las nutrias, excepto en la última réplica en la que se introdujeron truchas, la especie de consumo más habitual, además de los sapos. Ambos ejemplares se alimentaron únicamente y sin problemas con sapos durante tres días y consumieron todas presas a su alcance. En la última sesión (S6bis) las nutrias únicamente consumieron los peces, rechazando cazar los sapos. A lo largo de las sesiones los tiempos dedicados a cada fase fue variando como consecuencia de las experiencias acumuladas en sucesos anteriores (Figura 1).

En el caso de la detección y ataque (d+a), el tiempo total dedicado a esta actividad se fue reduciendo significativamente (Figura 1A) desde casi 45 minutos en la primera réplica para consumir 3 sapos (15.0 minutos/sapo), hasta menos de 18 minutos en la penúltima para consumir 15 sapos (1.2 minutos/sapo). Agrupando las réplicas en 6 sesiones se aprecia una reducción del tiempo total en relación con el primer experimento (S1, rango: 25 min) hasta S6 (rango: 10 min), con tiempos intermedios desde S2 a S5 (rango promedio: 14, SD: 5.7 min) (Figura 1A), lo que supone una reducción de 2.3 veces el tiempo empleado el cuarto día. Dicha tendencia se aprecia directamente cuando se representan agrupadas las sesiones intermedias (S2-5) (Figura 1B). Asimismo en cada réplica, y en función del sexo de la nutria, se encontraron variaciones temporales, con tiempos promedio menores del macho (day 1 = M: 6 vs H: 20 min; day 4= M: 2.4 vs H: 9.7 min). Las diferencias de tiempo (T) fueron estadísticamente significativas para la comparación de ambas nutrias (M_T vs. H_T $\chi^2 = 60.7$, $df = 9$, $p < .001$).

Durante la experimentación se produjo una reducción del tiempo que las nutrias emplean en la depredación de los sapos, que en promedio (T_m) supone una disminución superior al 50% ($T_{mS1} / T_{mS6} : 2,27$) con una mayor reducción del máximo ($T_{mx} : 42 \rightarrow 18$ min) invertido durante las 6 sesiones de trabajo que del mínimo ($T_{mn} : 17 \rightarrow 8$ min). El cuarto día se hicieron tres réplicas (Tablas 1 y 2), las dos primeras con resultados similares a las de días anteriores, mientras que en la última (S6bis) se introdujeron truchas y sapos en biomasa similar (3 peces + 15 anfibios). Esto supuso un aumento considerable en la disponibilidad trófica para las nutrias (total: 1.8 kg de biomasa, el 12% de la masa corporal/día) y una alternativa al consumo de presas tóxicas. Durante AT16 se comprobó como únicamente 3 sapos (20%) fueron atacados y muertos, pero no consumidos (0%); mientras que las tres truchas una vez descubiertas en el foso de agua fueron consumidas rápidamente (100%). Tras ingerir las truchas ambas nutrias cesaron en su comportamiento de alimentación y se retiraron a la madriguera.

Reconocimiento de los sapos como una presa

La primera fase (d+a) resultó ser la más corta, incluido el primer día. El tiempo promedio fue de 4.1 min; con diferencias entre ambos ejemplares $M_{d+a} : 3.6 / H_{d+a} : 4.6$ min, que resultaron estadísticamente significativas ($\chi^2 = 33.6$, $df = 9$, $p < .001$). El tiempo promedio en que las nutrias reconocieron a los sapos como presa en las 16 repeticiones (t: 24 sucesos, n: 58 sapos) resultó de 2.25 min, con variaciones entre los sexos ($M_d : 2.1$ min / $H_d : 2.4$ min) que resultaron estadísticamente significativas ($\chi^2 = 22.13$, $df = 9$, $p < .002$). La mediana de los tiempos en las 16 réplicas en las que se midió la tardanza en reconocer a los sapos resultó de 1 min, y en el caso del tiempo máximo la relación M: 10 / H: 7 min.

▷ ECOLOGÍA TRÓFICA

En la segunda fase del consumo de sapos (p+c) las nutrias invirtieron la mayoría del tiempo de experimentación, y resultó además ser el más variable en todas las réplicas. El tiempo promedio fue de 13.0 min; con diferencias entre ambos ejemplares M_{p+c} : 11.2 / H_{p+c} : 14.8 min, que resultaron altamente significativas ($\text{Chi}^2 = 71.04$, $df= 9$, $p < .001$). El tiempo promedio en que comieron la biomasa de sapos (c) resultó de 8.6 min, con variaciones significativas entre los sexos (M: 7.0 / H: 10.1 min). La mediana de tiempos en las 16 réplicas en las que se cronometró el desollado resultó de 7.0 min, y considerando el tiempo máximo empleado por presa la relación entre sexos es M_d : 18.0 / H_d : 23.0 min, con diferencias estadísticamente significativas ($\text{Chi}^2 = 16.56$, $df= 6$, $p= .01$).

Diferencias entre individuos en la predación

El tiempo empleado en la fase d+a resultó muy similar para ambas nutrias el primer día del experimento (M: 4.67 / H: 5.0 min), mientras que en días posteriores los tiempos resultaron más cortos (y menos variables) en el caso del macho (Figura 2A). Éste presentó una mayor actividad y estimulación ante la presencia de los sapos en el estanque durante todas las repeticiones. Se encontró una respuesta más eficaz del macho durante la fase p+c, aunque durante el primer contacto ambos ejemplares emplearon aproximadamente el mismo tiempo (M_{p+c} : 20.0 vs H_{p+c} : 17.7 min) posteriormente el macho consumió los sapos con mayor rapidez (day 2: 5 / 11, day 3: 6 / 19.3, day 4: 9.7 / 8.7). La variabilidad de tiempos para el macho (Figura 2) fue debida a que en el primer contacto el desollado fue muy precipitado y con mordeduras en la cabeza de los sapos, lo que produjo un intenso rechazo a su consumo y una serie de estornudos y liberación de abundante mucosidad por la boca. La hembra empleó un tiempo similar el primer día, aunque realizó ataques sobre menos presas que el macho (M: 3 vs H: 2 toads), y mayores tiempos promedio en días sucesivos (Figura 2; M: 27 vs H: 18 toads).

Biomasa consumida

La biomasa de sapos fue mayor según avanzaban las sesiones (Tabla 1), de manera que la disponibilidad trófica era mayor a medida de que las nutrias tenían mayor necesidad de cazar y comer los sapos para combatir su hambre. A lo largo de la serie experimental se aprecia una reducción de la biomasa consumida entre la sesión S_1 (ingestión > 70%) y el resto (valores siempre superiores a 40%, Tabla 1); a pesar de haber una mayor disponibilidad de sapos en el estanque. Durante la réplica AT4 se puso a disposición de las nutrias además de 4 machos también un amplexus., es decir 4M + 1H. Los 6 ejemplares fueron atacados y muertos, sin embargo fue la réplica en la que ingirieron menos biomasa (43.5%), ya que aunque la hembra fue despellejada y consumidas sus patas traseras, la mayoría de su cuerpo fue rechazado; en especial las vísceras y gónadas grávidas (huevos tóxicos en formación). Los resultados del último día (S_6) incluyen el ataque de algunos sapos pero no su consumo ante la disponibilidad de truchas (la misma cantidad de biomasa, Tabla 2); siendo éstas consumidas en su totalidad (Figura 3). Sólo atacaron sólo a 2 de 15 sapos (13%), que además no fueron despellejados.

Técnica de despellejado de sapos

Durante la primera réplica (AT1) la manipulación de los sapos fue torpe, y resultó negativa para las nutrias ya que su hocico entró numerosas veces en contacto con la secreción tóxica, debido a su inexperiencia y al comportamiento "anti-predación" de los sapos. Como resultado las nutrias mordieron la parte cefálica de los sapos de una forma progresivamente menos importante (day 1: 4/5 -80%- hasta day4: 2/12 toads -16.7%-), aunque resultó estadísticamente no significativo (Cochran Q test= 2.14 , $df= 3$, $p < .5$). Sin embargo la forma de acceder a las partes carnosas y vísceras de los sapos, mediante incisión ventral y laceración de la piel (100% de los casos) fue descubierta por ambas nutrias ya durante el transcurso de la primera réplica. Tras una par de fracasos y malas experiencias mejoró el tiempo dedicado al consumo del alimento (day1 T_m : 17.7 hasta day4 T_m : 8.7 min), mediante una laceración más eficaz y ocasionalmente el lavado de la presa mientras era desollada (3 casos, 60% en AT1). Durante la captura de los sapos las nutrias realizaron inmersiones frecuentes, además del lavado eventual de los cadáveres, abandonando temporalmente la presa.

En los sucesivos contacto sapo-nutria se detectó que el contacto de los pellejos sobre el hocico fue reduciéndose progresivamente al mejorar la técnica de disección de la piel y manipulación; y como consecuencia también se redujo el tiempo total empleado en todo el proceso (Figura 2). También se mejoró rápidamente la técnica de bloqueo de los sapos con las patas anteriores para evitar así las secreciones tóxicas dorsales. El macho presentó tiempos más breves y resultados menos traumáticos debido a su mayor fuerza a la hora de lacerar el sapo.

Comparación de los restos con los encontrados en la naturaleza

Durante la primera sesión los restos no consumidos fueron pedazos muy pequeños y dispersos por la orilla y el agua, de manera que no se extrajeron conclusiones. A partir del segundo día los restos abandonados mostraron un aspecto similar a los encontrados en la naturaleza (31 pellejos completos), en los que la parte cefálica y dorsal, incluida la parte anterior de la columna vertebral, son rechazadas en la totalidad de los casos. Mientras que los miembros anteriores son parcialmente devorados (17 pellejos, el 55%), las patas posteriores son siempre comidas (Figura 3). Por lo tanto se produce un consumo selectivo de los músculos, más abundantes en las patas. Las vísceras por lo general fueron rechazadas, en especial en el caso de la única hembra utilizada, que estaba grávida y portaba cordones de huevos dispuestos para la freza.

DISCUSIÓN

El despellejado de sapos es innato

Una técnica elaborada de manipulación de presas duras, punzantes o tóxicas antes de ser ingeridas es habitual en los mustélidos (Henry 1984, Mason y Macdonald 1986, Ruiz-Olmo 1995, Sidorovich y Pikulik 1997, Kruuk 2006, Nováková y Koubek 2009). En el caso de presas venenosas, como es el caso en *Bufo* spp, el proceso de desollado además aglutina una serie de conocimientos precisos del área menos glandular que les permita evitar o reducir el efecto de las sustancias tóxicas durante el acceso a las partes comestibles (Henry 1984, Fairley y McCarthy 1986, Lizana y Pérez-Mellado 1990, Caldeira 2006).

Dado que las crías permanecen al lado de la madre durante las cacerías algunos meses (Erlinge 1967, Mason y Macdonald 1986, Kruuk 2006, Ruiz-Olmo et al. 2005, Sulkava, 2006) parece lógico pensar que la técnica de manipulación de las presas tóxicas realizada por su madre pudiera ser aprendida por los cachorros y ser puesta en práctica una vez que se independizan. Nuestras observaciones sobre ejemplares de *L. lutra* nacidos en cautividad confirman que la técnica de laceración y desollado de sapos tóxicos es un comportamiento innato a los jóvenes. Estos ejemplares no tuvieron ningún contacto previo con esta presa potencial, ni tampoco tuvieron la posibilidad de que mediante el aprendizaje de ver a su madre hacerlo pudieran conocer tal técnica. Sin embargo fueron capaces de identificarlos como presas y posteriormente consumirlos con la misma efectividad que las nutrias silvestres.

La rápida mejora de la técnica para evitar el contacto del hocico con las secreciones podría indicar que las nutrias tienen de forma innata la capacidad de reconocer nuevas presas potenciales mediante la experimentación a la hora de cazarlas. Además son capaces de resolver el problema de acceder a las partes comestibles con gran destreza mediante la manipulación de la presa y su lavado para eliminar la toxicidad de la piel. Ambas características son importantes adaptaciones que contribuyen a mejorar la supervivencia de este mustélido generalista, y estacionalmente o localmente oportunista, en ecosistemas de baja productividad.

Fases de adiestramiento

Es posible secuenciar la adaptación innata al consumo de una nueva presa tóxica, en sustitución de las habituales truchas, en varias fases (Tabla 2):

1/ *Periodo de detección y reconocimiento* (S1). Primer contacto con la especie, primer día que comen algo que no tiene forma de pez. Mayor tiempo de localización de la presa, hasta que se dan cuenta de que es comible. La depredación es titubeante y muy lenta con mucho tiempo de manipulación en varias fases: rechazo ante el "picor-escozor" en el hocico al morder el pellejo y luego lo retoman una y otra vez hasta la mejora de la técnica de manipulación. Durante los primeros contactos ambas nutrias muerden los sapos por la espalda tras acorralarlos y se produce un tiempo en el que su comportamiento se reduce a frotarse el hocico con las manos y "estornudar o bufar" repetidamente.

2/ *Fase de adiestramiento* (S2-S5). Las nutrias atacan en un tiempo mucho menor porque reconocen como presa a los sapos, con las patas delanteras y gran destreza de manipulación les voltean más rápidamente y hacen las incisiones (con los colmillos, no con las uñas) necesarias para acceder a la carne y las vísceras, desollando los cuerpos para esconder las glándulas tóxicas. No muerden la parte dorsal y la cabeza de los sapos para controlarlos ante su huida, pero sí "juegan" con ellos lanzándolos varias veces al aire tras sujetarlos por los pies con la boca. Las presas son consumidas en la mitad del tiempo que en la fase anterior y abandonan menos restos.

3/ *Fase de especialización* (S6). Ambas nutrias atacan con la mayor rapidez y consumen toda la biomasa en menos tiempo, a pesar de que hay más sapos en el agua. Son mucho más diestras en la captura y en el despellejamiento, en especial el macho durante la fase de laceración del pellejo en función de su mayor potencia muscular en el cuello. La hembra frente a la mayor actividad de

▷ ECOLOGÍA TRÓFICA

persecución y captura de presas por parte del macho realiza un mayor consumo de cada sapo muerto.

4/ *Fase de rechazo (en presencia de las presas principales)* (S6bis). Transcurridos unos pocos minutos del inicio de esta última sesión con mayor cantidad de sapos que las anteriores se introdujeron truchas en el estanque. Se produjo de forma casi inmediata una mayor respuesta de persecución hacia las truchas y un total rechazo de los sapos.

Estos resultados con presencia de su presa habitual en la misma cantidad de biomasa que de sapos permiten aseverar que el desollado de sapos es una estrategia trófica alternativa a la persecución y captura de peces.

Técnica de captura y consumo: poniendo en práctica el aprendizaje

Durante el desarrollo de la experimentación se comprobó además como un primer ataque directo a la cabeza y dorso de los sapos con resultados frustrantes para las nutrias (salivación y estornudos continuados, frotación del hocico con las patas delanteras, así como vómitos durante un periodo de unos 5-10 minutos) no es suficiente para hacer desistir al depredador hambriento. Pasados unos 40-45 minutos los síntomas iniciales desaparecieron por completo y procedieron de nuevo en el ataque a los sapos. Esta vez con mayor cautela y movimientos más precisos para evitar morder la parte dorsal, abrir la piel del vientre y finalmente proceder al desollado. Como medida auxiliar recurrieron a la inmersión continuada de los cuerpos despellejados para lavar las secreciones tóxicas antes de ser ingeridos.

La posibilidad de realizar frecuentes inmersiones en el agua tras el contacto con la secreción podría ser clave en la operatividad de la predación masiva en las orillas de los humedales durante la estación de reproducción de los sapos, y por el contrario no ser relevante en zonas más terrestres. La maniobra se seguridad de lavado de sapos y manos para acceder a la parte comestible de la presa por el mapache cangrejero (Crab-eating Raccoon) descrita por Guix (1993) también fue observada como comportamiento innato en las nutrias ibéricas. Por el contrario, en la experimentación con el lobo guará (Maned Wolf) este mismo investigador obtuvo resultados negativos, ya que tras la primera intoxicación en el hocico no mostró más interés por el consumo de este tipo de presas.

No se detectaron diferencias en los pellejos abandonados con los que se encuentran en la naturaleza, en cuanto a la disección y rechazo de diferentes partes del cuerpo. En nutrias silvestres es también mayoritario el abandono de la parte dorsal-anterior (cabeza, brazos y espalda) y gran parte de las vísceras, tal y como se constata en otras zonas ibéricas de alta montaña (Lizana y Pérez-Mellado 1990, Lizana et al. 1993, Morales y Lizana 1998) y en zonas bajas (Ruiz-Olmo 1995, Ayres y García-Díaz 2011). Así como en otros lugares de similar accesibilidad de las nutrias a este recurso trófico (Sidorovich y Pikulik 1997, Slater 2002).

En el primer día se consumió porcentualmente una mayor biomasa de sapos (Tabla 2). Tras el contacto con la secreción al morder cualquier parte del cuerpo e ingerir las extremidades, en los siguientes días el porcentaje de partes ingeridas se redujo, a pesar de la mayor destreza que ambas nutrias mostraron. El rechazo parcial de las presas tóxicas podría estar relacionada con un cierto aprendizaje que refleje escarmiento ante la toxicidad y la consiguiente prudencia en contactos posteriores. Durante la experimentación los sapos mostraron en algunos casos el característico comportamiento de defensa pasiva anti-predación. Por otra parte, los sapos macho no modificaron su patrón conductual de llamadas acústicas durante la búsqueda de hembras en las orillas del estanque en presencia de la pareja de nutrias. Llusia et al. (2010) observaron que los sapos en espera durante la reproducción responden de manera inespecífica a diferentes sonidos, algunos de ellos procedentes de depredadores como la nutria, incrementando el tiempo destinado a desplazarse y a desarrollar conductas de escape.

El rechazo a capturar sapos en presencia de peces durante la experimentación podría ser indicativo de que la muerte masiva de los sapos en lagunas de alta montaña responde por parte de las nutrias a la necesidad de conseguir alimento suplementario. De esta manera una mayor cantidad de restos en los "talleres" debería corresponderse con una mayor presencia simultánea de nutrias durante la fase de reproducción de los sapos en las orillas de estos ecosistemas (Ruiz-Olmo et al. 2007). Esta idea es refrendada por el hallazgo en la mayoría de los casos de muy poco ejemplares únicamente mordidos y no desollados (Lizana y Pérez-Mellado 1990, Morales y Lizana 1998, Ayres y García-Díaz 2011), que es el mismo patrón encontrado con las nutrias en cautividad.

La destreza de cazar estacionalmente una presa de difícil consumo

L. lutra es un super-predador que en las cadenas tróficas de ecosistemas oligotróficos de alta montaña tiene una fuerte condicionalidad ecológica debido a la cantidad de presas que debe consumir para mantener el balance metabólico en positivo, en unas condiciones ambientales próximas a sus límites

fisiológicos por temperatura del agua. La facilidad en el acceso a este potencial trófico basado en el comportamiento innato de desollado de los sapos, que aunque efímero durante el deshielo, les resulta energéticamente rentable podría ser el principal factor que desencadena la llegada estacional de las nutrias a ecosistemas alpinos y oromediterráneos. Siendo en ellos los anfibios su principal recurso trófico (Morales y Lizana 1998, Morales et al. 1998b).

La importancia en la conservación de la especie

Nuestros resultados demuestran que *L. lutra*, y muy posiblemente otros mustélidos semiacuáticos, no necesitan de actuaciones de adiestramiento a las presas potenciales que han de consumir en los programas de reintroducción. Las nutrias presentan mecanismos innatos suficientemente eficientes, y rápidamente perfeccionables mediante la experiencia, que les permiten explotar las diferentes presas que se encontrarán en su medio natural receptor, incluyendo en su caso las que poseen mecanismos de toxicidad como defensa. En esencia son presas acuáticas o semiacuáticas cuyo consumo implica necesariamente una hábil manipulación antes de ser consumidas, como puede ser el caso algunos peces, moluscos, insectos, mamíferos o aves (Ruiz-Olmo 1995, Ruiz-Olmo y Palazón 1997). Pero también reptiles o anfibios, incluyendo especies venenosas o con caparazones muy duros como las tortugas (Clavero et al. 2005, García-Díaz y Ayres 2007). Por la misma razón, las nutrias se encuentran perfectamente capacitadas para recolonizar zonas en cuanto a la riqueza de presas que hayan de encontrar, y seguramente esta es una razón que explica la rápida recuperación de *L. lutra* en gran parte de Europa cuando remitieron los factores que determinaron su regresión durante el siglo XX (Conroy y Chanin 2002; Ruiz-Olmo y Delibes 1998).

Finalmente, y en sentido contrario, debe de considerarse que los mecanismos de defensa basados en la toxicidad de la piel, glándulas u otras partes de anfibios amenazados (y también otras especies), podrían no ser suficientes para asegurar su supervivencia, incluso a corto plazo, especialmente si los tamaños poblacionales son reducidos, las densidades son bajas por terceras causas o dichas poblaciones se encuentran aisladas o en zonas insulares (Ahola 2006). Las limitadas posibilidades de huida en el agua de los sapos deben resultar decisivas en la incidencia final de esta depredación selectiva sobre sus poblaciones los días de concentración masiva de machos y *amplexus* en el perímetro de las masas de agua durante la estación reproductora. La presencia de depredadores habilitados para desactivar estos mecanismos pasivos de toxicidad puede ser un hándicap difícil de superar, especialmente en anuros que acumulan gran parte de la población durante la freza (Duellman y Trueb 1986, Lizana 1990, Wells 2007).

Estas consideraciones son especialmente importantes cuando se produzca la recuperación local de un super-depredador, si se planea su reintroducción en un lugar o si se produce la introducción de una especie exótica con idéntica capacidad. Los datos actuales demuestran que *B. spinosus* en la Península Ibérica ahora parece tolerar las tasas de depredación por nutria (datos propios inéditos). Pero sí lo podría ser para otros anfibios raros o amenazados, o bien para poblaciones de *B. spinosus* estresadas localmente. En tales casos el depredador puede pasar días o semanas fijado a este lugar y diezmar de manera considerable la población con problemas de conservación.

Los resultados obtenidos han de tener importancia tanto en la conservación de los mustélidos ribereños, atendiendo a los riesgos de intoxicación que se puedan presentar en zonas en recuperación o regresión de dichas especies si no se dispone de mecanismos que la eviten. Así como para anfibios amenazados venenosos que puedan confiar en exceso en la autoprotección de su piel tóxica y ser sobre-depredados por carnívoros autóctonos amenazados en recuperación; o por otros exóticos invasores, en su caso.

▷ ECOLOGÍA TRÓFICA

	Sesión	Repetición	Biomasa disponible kg	Despojos no comidos g	Porcentaje consumido rango (%)
Día 1	S1	AT1-4	0.332	90	79.9 – 44.5
Día 2	S2	AT5-8	0.372	210	43.5 – 38.9
Día 3	S3, S4	AT9-13	1.166	582	58.0 – 42.4
Día 4	S5, S6, S6bis	AT14-16	1.693	1.116	69.2 – 0

Tabla 1. Relación entre la disponibilidad de biomasa de sapos y su nivel de consumo durante los cuatro días de experimentación.

	Sesión	Sapos comunes (<i>Bufo spinosus</i>)			Truchas (<i>Salmo trutta</i>)	
		número (n)	despellejados (n)	despojos sin comer (%)	número (n)	despojos sin comer (%)
Detección y Reconocimiento	S1	5	5	27.1	0	-
Adiestramiento	S2	6	6	56.5	0	-
	S3	10	10		0	-
	S4	10	10	49.9	0	-
	S5	10	10		0	-
	S6	2	2	68.1	0	-
Especialización y rechazo	S6bis	15	3	100	3	0

Tabla 2. Evolución a lo largo del proceso de aprendizaje (ver texto) del consumo efectivo de biomasa en los días donde sólo comieron sapos en contraste con la sesión en la fueron añadidas las habituales truchas.

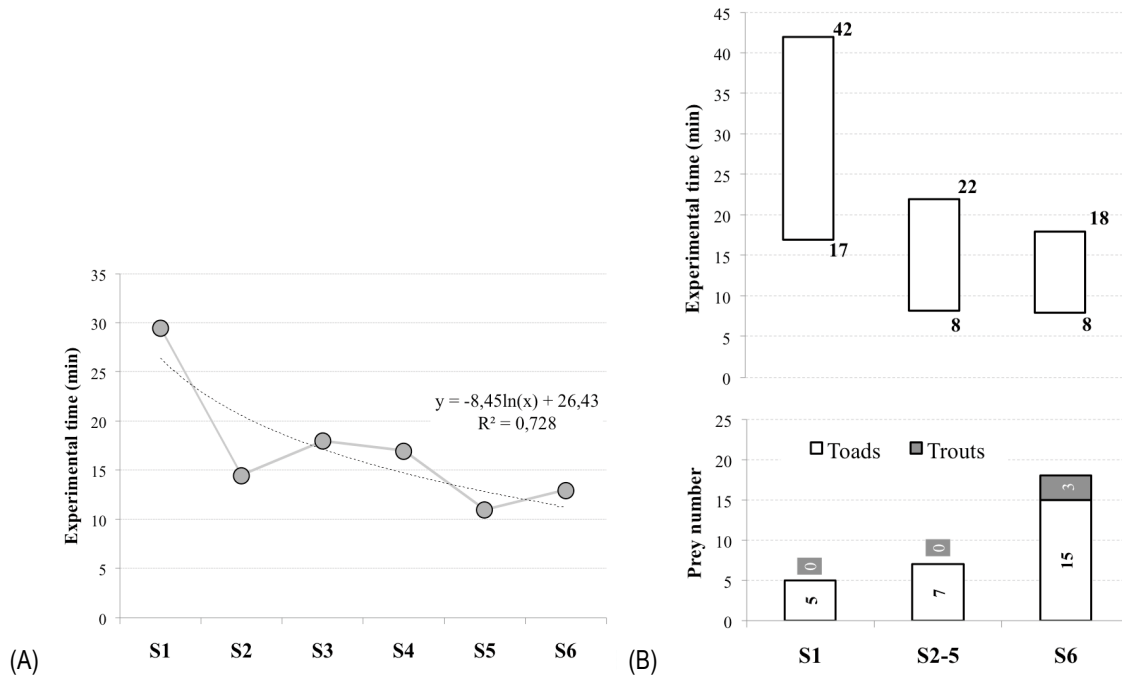


Figura 1. (A) Evolución del promedio de los tiempos de experimentación a lo largo de las seis sesiones con las nutrias. (B) Relación entre el tiempo de experimentación (variación del rango) con el número de presas usadas en cada fase.

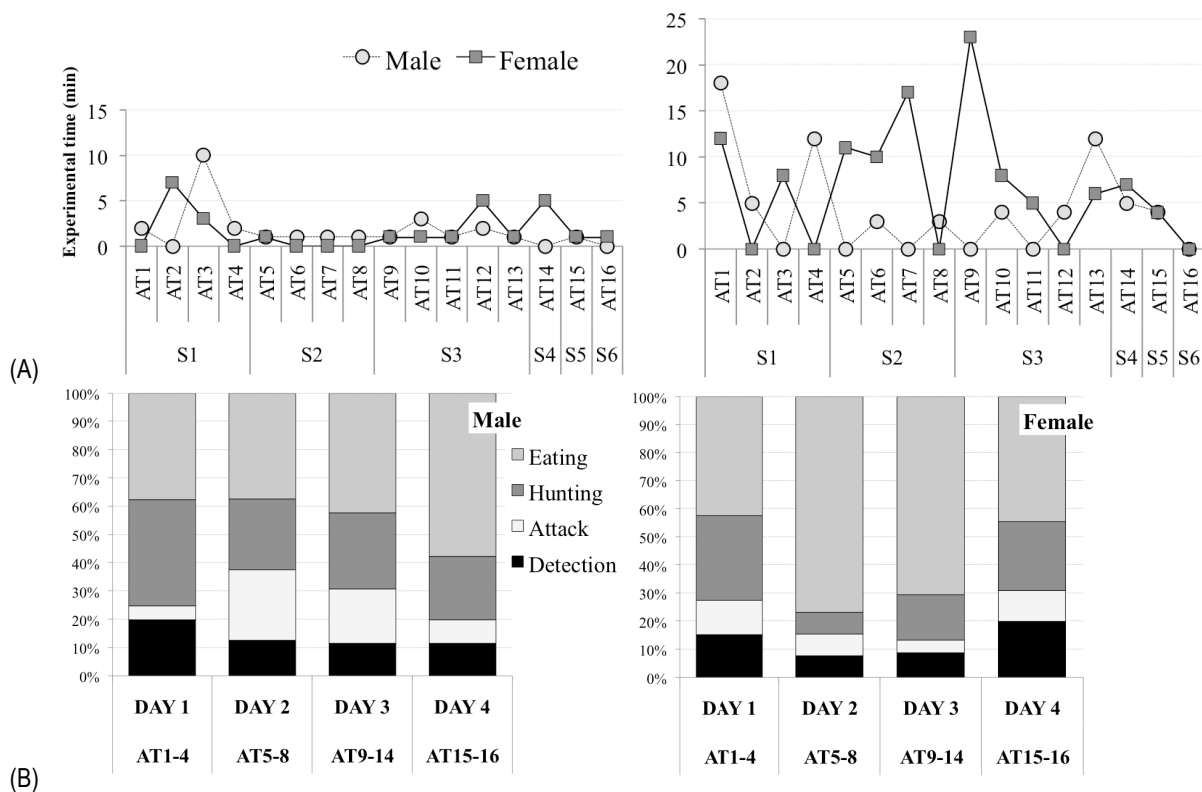


Figura 2. (A) Rango de variación del tiempo empleado en cazar (detección, persecución y ataque, izquierda) y consumir (captura y consumo, dcha.) los sapos a lo largo de los test experimentales. (B) Evolución del porcentaje de tiempo consumido en cada fase para ambos ejemplares.

▷ ECOLOGÍA TRÓFICA

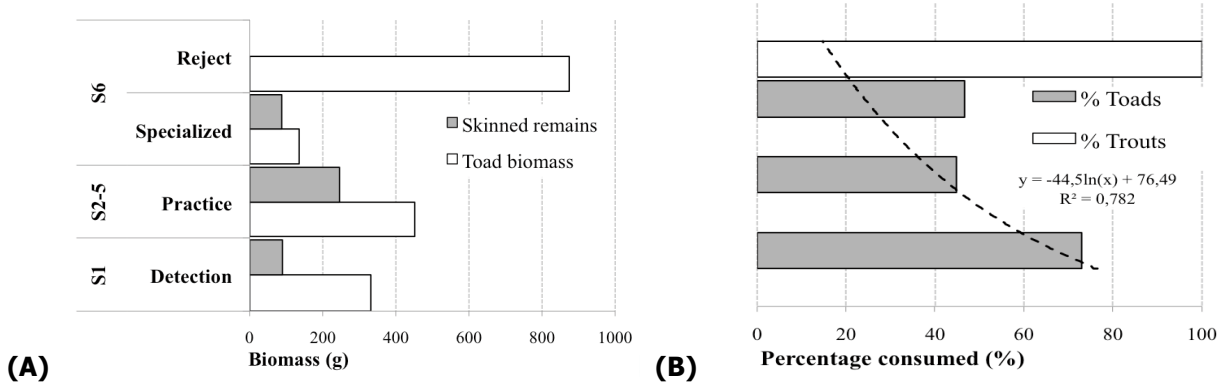


Figura 3. Relación entre la biomasa de presas (truchas y sapos) disponibles y su consumo a lo largo del tiempo de experimentación en los tests con las dos nutrias. (A) Diferencias en la efectividad del uso de los sapos según el aprendizaje. (B) Consumos diferenciales con y sin presencia de peces.



Manejo con las patas delanteras de un sapo común durante su depredación.



Una secuencia de manejo de los sapos para su desollado.



Pellejo de un sapo tras ser extraída la parte blanda por laceración y desollado.



Restos de los sapos depredados en los bordes del estanque de experimentación

11. IMPACTO SOBRE LAS POBLACIONES DE ANFIBIOS DE ALTA MONTAÑA.

11.1 EVOLUCIÓN DE LAS POBLACIONES DE *BUFO SPINOSUS* EN RELACIÓN CON LA DEPREDACIÓN DE *LUTRA LUTRA* EN LAGUNAS Y EMBALSES DE ALTA MONTAÑA.

11.1.1 EL PAPEL ECOLÓGICO DE LA PREDACIÓN.

En términos ecológicos la depredación se engloba dentro de las interacciones biológicas que buena parte de los seres heterótrofos tienen con otros seres vivos (presas) en la que para satisfacer sus necesidades alimenticias deben darle captura, muerte e ingestión (Dajoz 2002). Los superpredadores son aquellas especies que no tienen otros depredadores de mayor rango que les den captura; este es el caso de *Lutra lutra*. En general carece de enemigos en la Península Ibérica, más allá de ataques puntuales por parte del lobo (*Canis lupus*) (Route y Peterson 1991) y la amenaza que pueda constituir la presencia humana y los perros (Jiménez y Delibes 1990).

Para el funcionamiento de los ecosistemas existe una relación bidireccional en la que tanto los depredadores controlan el número de individuos que componen la especie presa, como las presas controlan el número de individuos que componen la especie depredadora, de manera que con el tiempo se establece una relación de equilibrio. La relación por lo tanto del depredador con el ecosistema es servir de regulador poblacional de los demás elementos de la biocenosis, y pueden crear estabilidad si depredan por igual sobre varias especies que compiten entre sí. La presencia de estos animales por lo tanto podría considerarse como indicador de un cierto nivel de funcionalidad en las redes tróficas (Ritchie *et al.* 2012). Cuando un superpredador aparece en un ecosistema la especie que selecciona positivamente (la presa) para alimentarse sufrirá un proceso adaptativo de respuesta, que llevará a los individuos a cambiar comportamientos y hábitos vitales que pueden afectar a su eficacia biológica, al menos en el corto plazo. En este punto de la evolución de la interacción las competidoras con la presa seleccionada estarán en ventaja, haciendo un mayor uso de los recursos y explotando parte de los nichos anteriormente usados por la presa (Lepak *et al.* 2006).

La aparición de las nutrias en los ecosistemas de alta montaña a partir de mediados de los años 90's bien podrían haber desencadenado este proceso de adaptación, todavía en evolución, entre los niveles tróficos en el que los sapos comunes sufren una elevada tasa de predación, y aparente declive poblacional local, y las ranas verdes, que disponen de gran parte de sus nichos y recursos en las orillas.

11.1.2 EL IMPACTO DE LA PREDACIÓN DE SAPOS DURANTE SU ÉPOCA REPRODUCTORA EN LA LAGUNA DE LOS PECES.

Además de la descripción del comportamiento de despellejamiento de los sapos comunes y de la conducta de marcaje en las orillas de la laguna, también se pretendió conocer el impacto de la intensidad de esta depredación selectiva sobre los individuos reproductores. En la Tabla 11.1 se presentan los resultados de los recuentos de sapos muertos por las nutrias en las 24 noches en las que se realizó este trabajo, y en la Figura 11.1 la relación entre las cantidades de sapos censados y las bajas poblacionales estimadas a partir de los restos desollados encontrados en las orillas.

		LP1	LP2	LP3	LP4	LP5	LP6	LP7	LP8	LP9		
Primera época de muestreo	abr-95	SAPOS	2	32	1	2	17	9	10	36	0	
		PELLEJOS	2	13	6	0	17	4	0	3	0	
	may-95	S	0	5	1	0	0	0	6	0	0	
		P	0	14	1	0	0	2	14	0	0	
	may-96	S	17	145	6	15	99	26	54	0	0	
		P	0	0	1	0	0	0	0	0	0	
	abr-97	S	87	231	10	1	71	11	23	22	0	
		P	0	11	0	0	0	0	10	0	0	
	may-97	S	1	0	1	2	4	0	0	0	0	
		P	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	jun-97	S	0	0	0	52	0	0	0	0	0	
		P	0	0	0	26	1	0	0	0	0	
	may-98	S	20	105	25	24	11	15	120	11	0	
		P	23	115	22	32	17	0	102	18	5	
	may-99	S	7	2	1	4	0	0	0	0	0	
		P	5	5	9	4	0	0	0	0	0	
	may-00	S	1	15	10	20	9	1	6	6	0	
		P	0	0	4	8	1	0	0	0	0	
	Segunda	abr-14	S	0	0	0	0	0	0	0	0	0
			P	0	0	0	0	0	0	0	0	1
		may-14	S	1	3	1	4	0	0	0	4	1
			P	0	0	0	3	0	0	0	0	0

Tabla 11.1 Cantidad de datos, agrupados por meses, encontrados a lo largo del contorno de la laguna (tramos LP1 a LP9) de sapos vivos durante los transectos nocturnos y restos de desollado (pellejos) provenientes de la depredaciónn causada por las nutrias.

En principio la cantidad de sapos que se detectó cada año resultó ser muy variable (Figura 11.1_A), con cantidades drásticamente menores a partir de 1999, y menores aún en la segunda fase de muestreo en el año 2014. La escala cuantitativa del cambio es de un orden de magnitud de 18:1 en la comparativa 1995-98 vs 1999-2014 para el conjunto de datos, y de 16,2:1 y 27:1 para los sapos vivos y los pellejos, respectivamente.

Por lo tanto parece que a lo largo del tiempo de estudio se han producido cambios importantes en la población de *Bufo spinosus* en esta laguna (ver Apartado 8.3); tanto en las cantidades entre los años, como a la proporción de sapos muertos respecto de la cantidad total de ejemplares reproductores activos (Figura 11.1_B). Por ejemplo en el año 1998 la proporción entre sapos vivos y pellejos fue s/p: 0,99 pero con unos valores absolutos muy elevados (665 individuos). Mientras que otros años resultó mucho mayor (año 2000: s/p: 5,23) pero con muchos menos ejemplares (81 sapos); y también por ejemplo en el año 1997 cuando la relación fue aun mayor (s/p: 10,75).

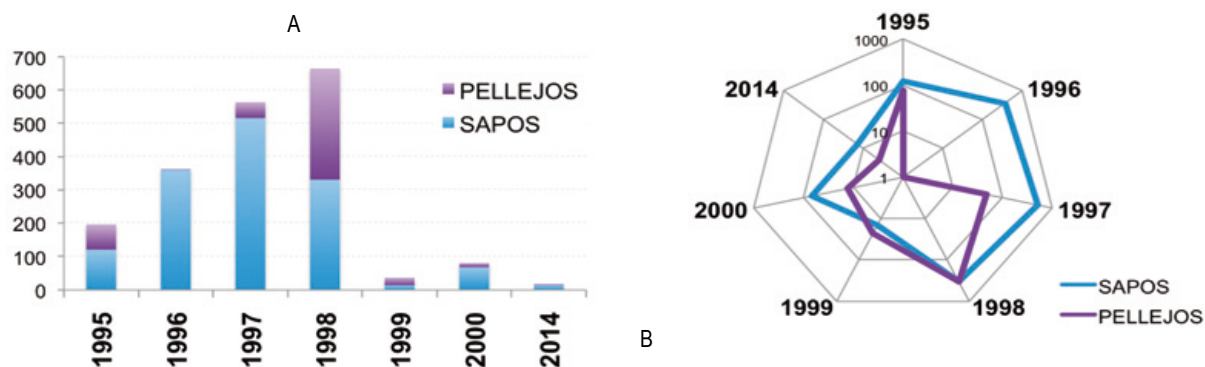


Figura 11.1 Cantidades de sapos vivos (sapos) y restos desollados (pellejos) encontrados a lo largo de los años de estudio en frecuencias absolutas (recuentos). (B en escala logarítmica)

Por otro lado se puede extraer de los datos de recuentos (Figura 11.1) que no todos los años se debe producir la llegada de las nutrias durante la estación reproductora de los sapos, o al menos la depredación selectiva no tiene la misma incidencia; ya que por ejemplo en 1996 la relación fue de 362 s : 1 p. A partir de 1998 se observa un tendencia a mayor relación (Figura 11.1_B) entre sapos muertos y vivos.

Dado que la estrategia reproductora de estos anfibios es la de concentrar la mayor parte de la población de adultos con valor reproductor en un pequeño plazo de tiempo y en una superficie relativamente pequeña (la lámina de agua de reproducción) una posible causa masiva de mortandad no sumida en términos evolutivos podría tener repercusiones demográficas graves en un plazo de tiempo muy corto. En la Figura 11.2 se compara la cantidad y estructura de los datos de tamaño corporal para la población de *Bufo spinosus* de ese ecosistema.

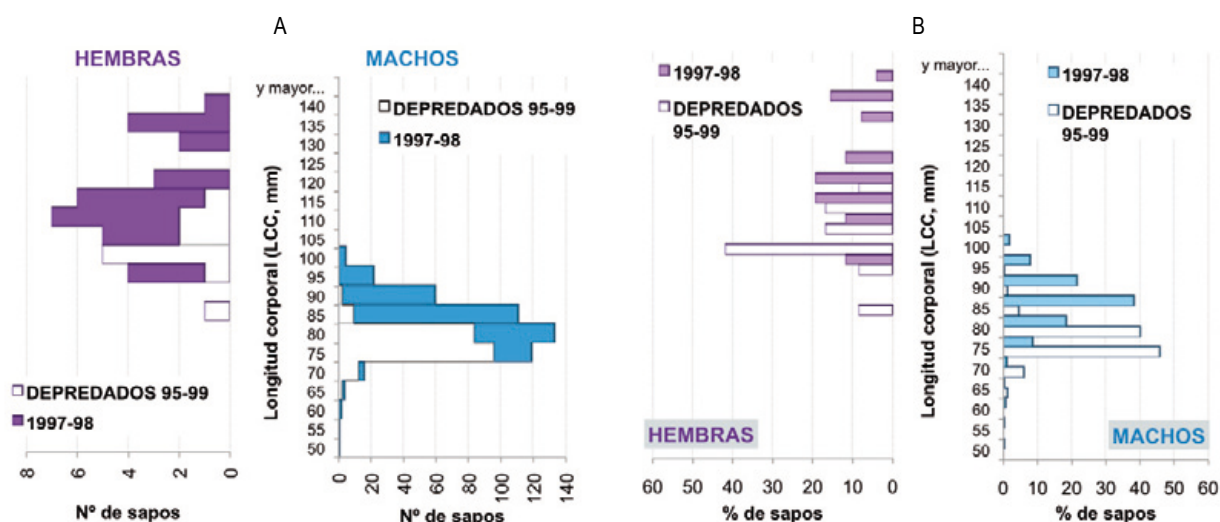


Figura 11.2 Pirámides de talla de los sapos comunes de ambos sexos censados en las primaveras de 1997 y 1998 en la Laguna de Peces (C03), junto a la cantidad de los depredados en valores absolutos (A) y en frecuencia porcentual (B) en el mismo periodo de estudio.

La fracción de sapos depredados se corresponde con ejemplares de menor tamaño, tanto en el caso de las hembras como de los machos, con especial incidencia con las hembras del intervalo de talla 95-100 mm, y para los machos en los intervalos 75-80 y 80-85 mm. Representando estos intervalos el 40 - 45% de los ejemplares (Figura 11.2_B). Otros intervalos para las hembras alcanzaron valores significativos del 10-15% de la población.

11.1.3 EL IMPACTO DE LA PREDACIÓN DE SAPOS DURANTE SU ÉPOCA REPRODUCTORA EN LA LAGUNA GRANDE DE GREDOS.

En el caso de este ecosistema se disponen de unos conjuntos de datos mayores en cuanto a volumen de ejemplares recontados en los transectos, y varias repeticiones de censo (Apartado 8.7), sin embargo existe un menor solapamiento entre estos datos y los recuentos de sapos desollados. Los análisis de población recogidos en la Figura 11.3 muestran valores muy similares a los de Peces.

En concreto, se repite el porcentaje de máxima mortandad en torno al 30-40% de los intervalos en los que se pierden mayor cantidad de ejemplares (Figura 11.3_B); que por otra parte en este caso son menores en términos absolutos que los encontrados en la zona sanabresa.

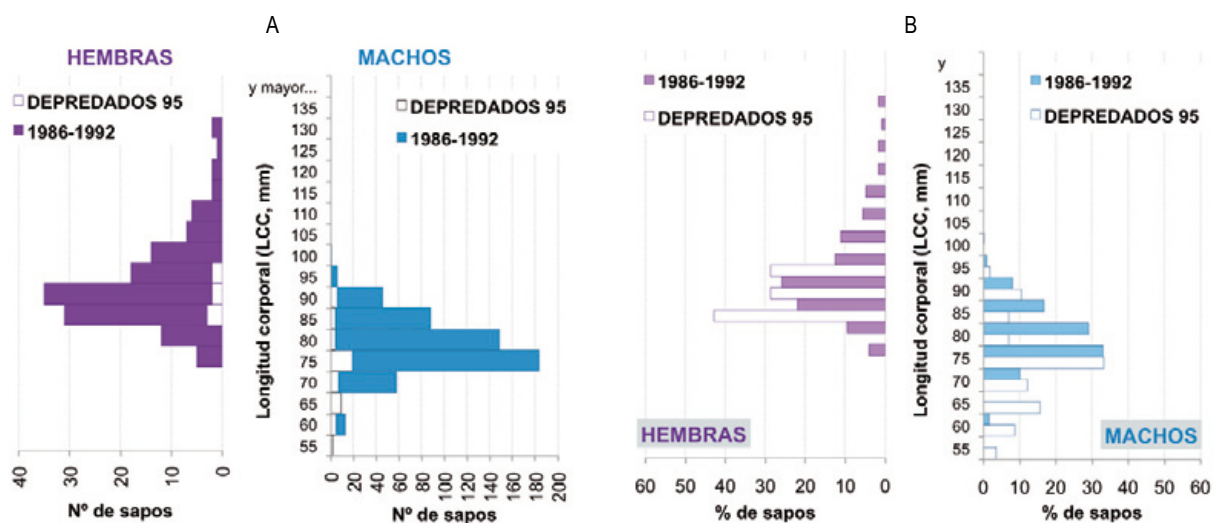


Figura 11.3 Pirámides de talla para la laguna Grande de Gredos (SG11) de los sapos comunes de ambos sexos censados en las primaveras de 1997 y 1998 junto al volumen de los depredados, en valores absolutos (A) en frecuencia porcentual (B). Datos de 1986-92 tomados de Lizana (1990).

11.2 POSIBLES IMPLICACIONES DE LA PREDACIÓN SELECTIVA DE *LUTRA LUTRA* SOBRE *BUFO SPINOSUS* EN SANABRIA Y GREDOS.

Para conocer si la presión predatoria sobre cada sexo es dependiente de su talla, es decir si las nutrias atacan con preferencia un rango de tallas independientemente de su abundancia en la población de sapos de las orillas, se realizó un análisis conjunto de los datos de Laguna de Peces y Laguna Grande de Gredos. Para ello se sumaron los valores de cada clase de talla de sapos adultos en ambos ecosistemas y para ambos sexos, de manera que podemos realizar comparativas de machos disponibles en las orillas (M1) frente a machos encontrados muertos (M2), y lo mismo para el otro sexo. Los datos de los ejemplares encontrados muertos y desollados por las nutrias en los que fue posible la reconstrucción de su medida corporal (LCC) se hizo a través de técnicas de regresión (ver Apartado 10.2.2.2). Los resultados se presentan en la pirámide de tallas de la Figura 11.4.

La talla más frecuente de machos disponibles como presa (75-80 mm) supuso el 25,8% de los ejemplares, y esa misma clase supuso el 39,5% de los muertos. Para el resto de las clases más

abundantes se pueden obtener las mismas conclusiones (ver datos completos en Anexo A6.3.17).

La clase más abundante de hembras por el contrario no fue la más atacada, sino que otras de mayor tamaño parecen ser selectivamente depredadas; en especial la clase 85-90 mm que suponen el 25,6% de las hembras adultas muertas, mientras que son el 13,9% de las vivas (Figura 11.4).

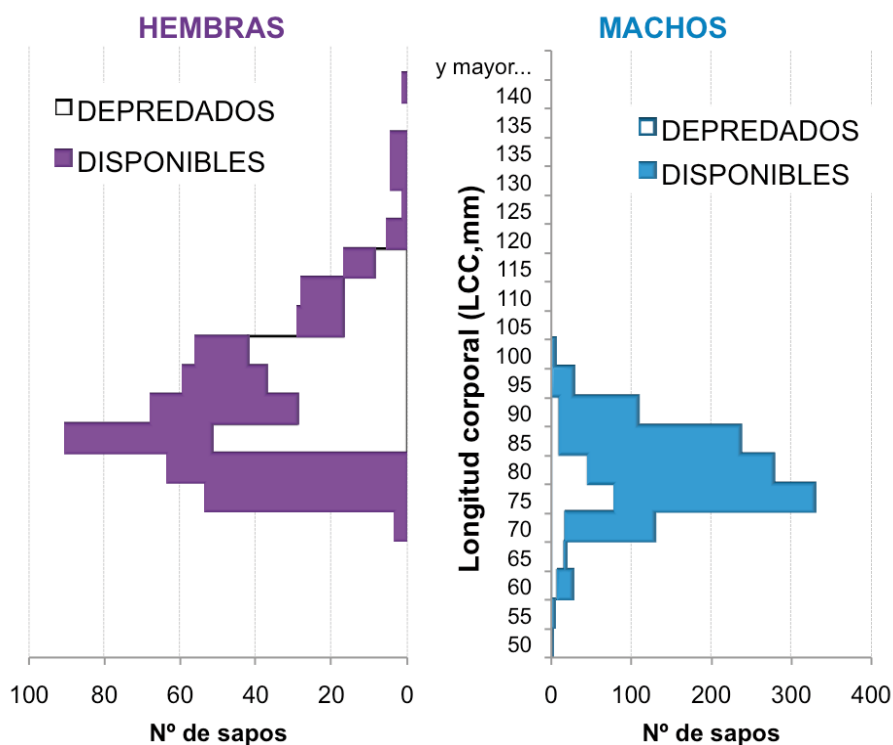


Figura 11.4 Electividad de las clases de tamaño de sapos comunes (ambos sexos en porcentaje) depredados ($n=400$) en las lagunas de alta montaña, frente a los recuentos de ejemplares disponibles ($n=1.244$) en las orillas durante su época de freza. (Representación en gráfica de datos apilados)

Los test de independencia de sucesos entre las tallas disponibles para la predación y la frecuencia de los tamaños de los cadáveres encontrados resultaron altamente significativos para la comparación entre machos (M1 vs M2: $\chi^2=6.251,7$, g.l.= 20, $p<0,001$ ***) y probablemente significativos para las hembras (H1 vs H2: $\chi^2=34,35$, g.l.= 20, $p=0,023$ *).

Además se encontró una correlación no paramétrica significativa entre las mismas comparaciones a través del índice de correlación no paramétrico de Spearman ($R_s=0,88$ ** y $R_s=0,61$ **, respectivamente). También se calculó a través del índice de correlación r de Pearson, aplicable en este caso dado que se comparan 21 subconjuntos de datos y por lo tanto la distribución estimada se puede comparar con una t de Student. Se trata de un índice menos sensible a las variaciones y que únicamente indica correlación, pero no dependencia. Se obtuvieron valores de $r=0,83$ ** y $r=0,75$ **, respectivamente, lo que permite extraer las mismas conclusiones sobre una elevada relación entre los tamaños accesibles durante las noches de caza de sapos y la de los cadáveres despellejados. Los valores desglosados se presentan en el Anexo A6.3.18.

DISCUSIÓN III

La mayoría de los datos bibliográficos sobre alimentación de *Lutra lutra* pertenecen a poblaciones ibéricas de zonas bajas (altitud menor de 600 msm), que es donde mayor esfuerzo de estudio de la especie se ha realizado en estas últimas décadas (Callejo 1985, 1989; Callejo y Delibes 1985, 1987; Callejo *et al.* 1979, López-Nieves y Hernando 1984, Adrián y Moreno 1986, Adrián y Delibes 1987, Adrián *et al.* 1988; Gomes *et al.* 1988, Beja 1991, 1996a; Ruiz-Olmo 1985, 1995a; Ruiz-Olmo y Palazón 1997, Ruiz-Olmo *et al.* 1989a, 1998f, 2007, 2011; Bartolomé 2000); y también en zonas de costa (Serdio *et al.* 2001, Clavero *et al.* 2002, 2004, 2005, 2006). Clavero *et al.* (2008) realizan un análisis recopilatorio de trabajos sobre dieta en 200 localidades ibéricas. Frente a esto son mucho más escasos los trabajos de este tipo realizados en zonas de piedemonte o serranas (Morales y Lizana 1997, 2000; Morales *et al.* 1998a, 2004; Gil-Sánchez 1998).

Igualmente ha ocurrido en otros lugares de Europa donde la dieta de la especie también se ha estudiado con una cierta perspectiva temporal (Jenkins y Harper 1980, Fairley 1984, Arcá y Prigioni 1987, Fairley y Murdoch 1989, Kine *et al.* 1989, Becket y Nolet 1990, Brzezinski *et al.* 1993, 1996; Skarén 1993, Carrs 1995, Geidezis 1996, Knollseisen 1996, Lanszki y Kormendi 1996, Sulkava 1996, Durbin 1997, Thom 1997, Carrs y Nelson 1998, Lanszki *et al.* 1999, 2010; Taaström y Jacobsen 1999, van Moll 2004, Suseven 2005, Baltrūnaitė 2006, Preston *et al.* 2006a, Remonti *et al.* 2008, 2009, 2010; Almeida *et al.* 2012, Barrientos *et al.* 2013); o bien en zonas de reciente colonización por la especie (Copp y Roche 2003, Smiroldo *et al.* 2009, Prigioni *et al.* 2009, Quaglietta 2011).

La ecología trófica ha sido tratada otras muchas veces por comparación con la dieta de otros mustélidos ribereños, como los visones (Erlinge 1969, 1972; Chanin 1981, Clode y MacDonald 1995, Bueno 1996, Diéz-Frontón 1999, Jedrzejewska *et al.* 2001, Bonesi y MacDonald 2004, Bonesi *et al.* 2004, Palazón *et al.* 2008). También en aportaciones técnicas de nuevos taxones que se incorporan al listado de presas potenciales (Fairley y MacCarthy 1985, de Jongh 1988, Lizana y Pérez-Mellado 1990, Weber 1990, Lizana *et al.* 1993, Ruiz-Olmo 1995c,d; Barrio y Bosch 1997, Sidorovich y Pikulik 1997, Bailey 2000, Bartralot y Bonet-Arbolí 2000, Slater 2002, Lanszki y Molnar 2003, Clavero *et al.* 2005, Saldaña y Prunier 2006, García-Díaz y Ayres 2008) y en trabajos temáticos para la identificación de taxones (Prenda *et al.* 1997,2002; Miranda y Escala 2005, Miranda *et al.* 2005, Arce 2011). Además ha sido tratada dentro de la biología de la conservación de sus presas (Carrs *et al.* 1990, 1998; Klokowski 2000, Ayres y García-Díaz 2007, 2009, 2011; García-Díaz y Ayres 2010) o bien estudiando la relevancia de las xenocenosis de peces

en el éxito biológico del mustélido en embalses y ríos muy modificados (Pedroso y Santos-Reis 2006, Prigioni *et al.* 2006a, Blanco-Garrido *et al.* 2008, Balestrieri *et al.* 2013).

Representando estas largas enumeraciones de citas una recopilación de los trabajos generales más relevantes, y no una exhaustiva revisión. Se trata por lo tanto de uno de los carnívoros mejor conocidos de Europa (Ruiz-Olmo *et al.* 1989a, López-Martín y Jiménez 2008b, Ruiz-Olmo 2014), pero quizá el abrumante nivel de trabajos científicos sobre este aspecto autoecológico del mustélido sea uno de los factores clave que debe controlar el investigador a la hora de redactar sus propios trabajos.

Ecología trófica de *Lutra lutra* en tres macizos de alta montaña

Sin embargo, la relación entre las presas disponibles en medios acuáticos de altitud y su consumo por las nutrias en realidad ha sido escasamente documentado. En Lizana *et al.* (1995) y Morales y Lizana (1997, 2000) se reportan los primeros datos globales de análisis de ecología trófica de una población de nutrias en zonas de altitud que pueden ser consideradas realmente de alta montaña. Otras referencias como Morales *et al.* (1998a, 2004) y Bartolomé (2000) aportan datos de zonas de piedesierra, con estaciones de muestreo situadas a menos de 1.100 msm. Fuera de la Península Ibérica Remonti *et al.* (2009) recoge las variaciones del nicho trófico para las nutrias del S. de Italia en el rango altitudinal de 40 - 800 msm.

Son por lo tanto los datos elaborados en esta memoria los primeros que aportan información sobre el patrón de alimentación de las nutrias en zonas altimontanas de más de 1.500 msm, donde las comunidades de presas son mucho más escasas debido a la oligotrofia de los medios acuáticos, y el mustélido se sitúa allí al límite de sus posibilidades fisiológicas de actividad debido a las rigurosidades climáticas. En este momento es cuando las poblaciones de anfibios suponen, por su abundancia, una cantidad de alimento suficiente para compensar el balance metabólico.

En lo referente estas zonas serranas cabe clasificarla la dieta como de tipo "ictiófaga", pero con grandes matizaciones;. Además, en lo referente estrictamente a zonas oromediterráneas o alpinas no se podría considerar de esta manera, ya que la frecuencia de aparición de otros grupos supone por lo general la mayoría, tanto en porcentaje numérico (%N) como de presencia (%P). Nuestros resultados por lo tanto se alejan de la estenofagia ligada a unas cuantas especies piscícolas encontrada por Ruiz-Olmo (1995a) en los ríos pre-pirenaicos.

En Sanabria en zonas de valle los peces suponen la mayoría de las presas consumidas, pero sin representar más allá del 70-75%N del global; mientras que este grupo en los humedales de la penillanura de Sierra Segundera y Cabrera estuvo representado en un rango de 25-71%N, debido a una gran diversificación de la dieta en altitud. En las zonas de acceso, gargantas o cañones fluviales, con cauces muy pequeños y baja densidad de peces en las pozas (observación personal), las frecuencias encontradas permiten denominar la dieta como realmente ictiófaga, con porcentajes en torno al 95%N. Algo similar se encontró en los ríos de Gredos, donde en el valle los peces suponen en torno al 76%N de la dieta, mientras en los circos glaciares y los cauces de cabecera apenas son el 52%N.

▷ DISCUSIÓN III

La diferencia más significativa entre estos dos macizos montañosos es la importancia relativa de las truchas frente al resto de especies. En la dieta global de Sierra Segundera y Cabrera los ciprínidos supusieron la presa de tipo "fundamental", mientras que los salmónidos se incluyeron en la clase de presa "esporádica" (13%N). En Gredos se invierte el patrón descrito con un mayor consumo de trucha sobre los ciprínidos, siendo considerada como presa "fundamental". Los escallos (*Squalius caroliterti*) y bogas (*Pseudochondrostoma duriense*) en este lugar suponen únicamente el 28%N y 26%P en la dieta.

En Gredos a partir de la dieta de *L. lutra* podríamos inferir unas características en la cabecera del río Tormes más próximas a los ríos del noroeste peninsular que a una topología mediterránea. En este sentido parece clara la relación entre un mayor comportamiento ictiofágico de las nutrias y unos cauces de potencial más truchero. Dándose también la aparente paradoja de que en Gredos se encontraron un 35% de muestras sin restos de peces, mientras que en Sanabria y Alto Carrión (donde las nutrias comen menos truchas) apenas se encontraron muestras fecales sin restos de peces.

La principal diferencia de nuestro área de estudio con otros ríos ibéricos de régimen mediterráneo, tanto de la vertiente mediterránea como de la atlántica, es la presencia de los barbos (*Luciobarbus* sp pl) como presa importante (Callejo y Delibes 1987, Gomes *et al.* 1988, Ruiz-Olmo 1995a, Ruiz-Olmo y Palazón 1997, Ruiz-Olmo *et al.* 1989a, 1998f, 2002; Bartolomé 2000). En las tres áreas de estudio del Cuenca del Duero, apenas ha sido encontrada esta presa; únicamente en Sanabria, con valores muy bajos (< 1,5%N en ambos periodos de estudio).

Centrando la comparación con trabajos de alimentación en ríos atlánticos la principal diferencia la constituye la frecuencia de consumo de las truchas comunes. Para trabajos del noroeste ibérico realizados en Galicia y León (Callejo 1985, Callejo y Delibes 1985, y Adrián *et al.* 1988) las truchas son la presa principal, y a veces casi la única. Callejo (1988) se señala como en aguas del río Ulla la nutria selecciona positivamente a las truchas y negativamente a las bermejuelas, en una comunidad únicamente compuesta por estas especies y la anguila. En Gredos encontraríamos un espectro trófico muy parecido al descrito para el Ulla, mientras que en Sanabria y en Fuentes Carrionas la presión sobre las truchas, aunque es importante, no es tan intensa como allí.

En todas nuestras áreas de estudio la mayoría de las presas consumidas (>97%N y >95%P) representaron una tipología de vertebrados acuáticos o semiacuáticos (peces, anfibios y culebras de agua). El resto de taxones (otros reptiles, micromamíferos y aves) que deben ser considerados en una tipología terrestre, apenas tuvieron reflejo en el conjunto de datos. Por lo tanto las nutrias de estas zonas montañosas parecen utilizar estrictamente las vías de agua para los desplazamientos hasta las lagunas y embalses de altitud donde el recurso de concentración primaveral de anfibios suponen una ventaja nutricional que les compensa el esfuerzo de salir desde los territorios habituales del valle principal.

Las presas más terrestres fueron siempre muy escasas, sin diferencias entre las zonas bajas de los valles y las estaciones de muestreo de altitud. No se pudieron determinar con precisión las plumas y restos de aves encontradas con frecuencias siempre inferiores a 0,3%N., pero en ningún caso se constató la captura de las aves acuáticas (anátidas y podicipédidos) que habitan las lagunas y el lago estudiados (observaciones propias), y más bien podrían corresponder a pollos de especies que anidan en la

vegetación riparia o también especies palustres como lavanderas (*Motacilla* sp.), etc.

En general resultó muy esporádica la captura de otros reptiles diferentes de las culebras de agua y de pequeños mamíferos. Entre los más habitualmente citados como presa están el desmán ibérico (*Galemys pirenaicus*) y el musgaño de Cabrera (*Nemoys anomalus*) (Callejo 1985, Adrián *et al.* 1988, Fernández-López *et al.* 2014); ambas especies ausentes de las muestras de Gredos, y con frecuencias <0,04%N y 0,16%P en Sanabria. Sin embargo se detectó la captura diferencial de otras especies más terrestres, en las zonas de máxima altitud los topillos (*Microtus* y *Chionomys* sp) y las musarañas (*Crocidura* o *Sorex* sp); y el bosque de galería de los valles el ratón de campo (*Apodemys sylvaticus*). Por lo que respecta a Gredos se detectó además la presencia de rata de agua (*Arvicola sapidus*). Todos con unas frecuencias tan bajas que no se puede descartar que incluso algunos ejemplares hubieran sido carroñeados.

El grupo que en todos los casos complementó a los peces fueron los anfibios. Con una presencia muy diferente a lo largo del ritmo estacional, de los tipos de microhábitats fluviales y del rango altitudinal. Los ritmos de actividad de las presas, algunas muy marcadas por la climatología como los reptiles y algunos anfibios, se vieron representados en proporcionalidad directa a la mayor temperatura ambiental, partiendo desde la fase del deshielo hasta el final del otoño. Ruiz-Olmo (1995a) relaciona la actividad predatoria sobre los reptiles con la temperatura y la pluviosidad, de los ciprínidos e insectos con la temperatura y de los salmónidos con la altitud y la pluviosidad.

Variación estacional de la dieta en zonas altimontanas de la orla montañosa de la Cuenca del Duero

El estudio de la variación estacional de los grupos presa se ha dirigido esencialmente en dos aspectos, dado que el ritmo fenológico de las especies presa ha sido presentado como clave para entender el uso del nicho trófico por parte de las nutrias (Watt 1995, Beja 1996a, Sulkava 1996, Ruiz-Olmo *et al.* 2002, Baltrūnaitė 2006, Brzezinski *et al.* 2006, Smiroldo *et al.* 2009). Por un lado en la importancia relativa de los diferentes grupos de presas como respuesta a los ritmos climáticos marcados por las estaciones, y por otro las variaciones en la electividad de los tipos de peces que capturan las nutrias en distintas condiciones de temperatura del agua. Que a su vez se ven condicionadas también en las inmersiones por este parámetro (Kruuk *et al.* 1997), a pesar del asilamiento que proporciona su pelaje cobertor, y necesitan realizar un balance energético al respecto para que mantener el rendimiento metabólico.

Entre las dos áreas con suficiente de tamaño de muestra en las comparaciones se encontraron diferencias en cuanto a los cambios de relevancia de los principales grupos a lo largo de las estaciones, aunque se encontró un modelo común para ambas: en el invierno hay mayor dominancia del grupo de los peces (sobre todo en Gredos) sobre los datos de las otras estaciones; y por otro lado en primavera las presas de tipología acuática no superan el 70%N. De estos datos se puede inferir que las nutrias en las zonas montañosas cambian su comportamiento de captura del alimento mediante buceo para capturar peces durante la estación fría y seca, por otro de mayor patrullaje de las orillas y en la superficie

▷ DISCUSIÓN III

para detectar el resto de tipos de presas.

La condición de ictiófago especializado en ciprínidos está claramente marcada en Sanabria durante la estación fría y seca, mientras que la cantidad de truchas aumenta a lo largo de las estaciones de mejor climatología y consecuentemente mayor temperatura en el agua. Aunque las nutrias son capaces de nadar y bucear en cualquier tipo de aguas y a cualquier temperatura (Kruuk 2004), parece que la temperatura incide de forma decisiva sobre la efectividad con que los peces pueden ser capturados (Jenkins y Harper 1980, Wise *et al.* 1981).

Los elevados requisitos metabólicos que tienen las nutrias conducen a una dependencia de la temperatura del agua para conseguir un balance energético positivo en sus estrategias de caza. En aguas calientes el tiempo que las nutrias deben dedicar para conseguir una misma tasa de capturas es sensiblemente inferior en aguas a 20°C que próximas a la congelación (Kruuk 2004), para un mínimo de 2 horas/día dedicados a estas labores de supervivencia.

De esta manera en las aguas frías las truchas podrían tener mayor probabilidad de escape en las persecuciones que los ciprínidos, más ataridos o aletargados en invierno, debido a que se encuentran más cerca de su límite de hipotermia. Por el contrario en el verano la mayor dependencia del oxígeno de las truchas (más demanda metabólica, Fernández Cebrián 2012) les supone una desventaja en aguas calientes, y por lo tanto con menor capacidad de disolución de este gas (Wetzel 1981), frente a los ciprínidos más activos en estas condiciones.

Análisis de diversidad de la dieta

Georgiev (2004) reporta importantes cambios en la diversidad de presas incluidas por las nutrias en cortos periodos; en concreto pasar de una riqueza de 36 ítem en recopilación en la dieta en Bulgaria (2 moluscos, 5 crustáceos, 4 insectos, 9 peces, 2 anfibios 3 reptiles, 4 aves y 2 mamíferos) hasta 101 ítem en 7 zonas de altitud superior a 500 msm (Georgiev 2006).

Los valores de máxima riqueza en la dieta encontrada en las montañas durienses alcanzó 32 ítem en Sanabria, y valores mucho más bajos en el resto. Los valores de diversidad medidos con el índice H' de Shannon presentaron valores equiparables en las tres zonas, así como el índice de nicho trófico de Levins (rango 4,72 - 4,97). Las diferencias detectadas en la diversidad entre los dos periodos de trabajo en Sanabria son del mismo rango que entre esta zona y las demás. De manera que parece ser indicador de que a lo largo de los 15 años de intervalo la estructura de las comunidades en Sanabria se ha simplificado, aunque siguen siendo más ricas en especies que en Gredos.

Bartolomé (2000) señala para un río de ámbito muy mediterráneo valores de diversidad H' invernales muy similares a los encontrados en Sanabria o Gredos, pero además señala una pérdida de valor inversamente relacionada con el gradiente altitudinal. Para el nivel de cabecera del río Bergantes (unos 1.000-800 msm) encuentra unos valores de H': 2,06 en relación con unas menores posibilidades de desarrollo de las comunidades de peces y por lo tanto el consumo alternativo de otros grupos de presas. De hecho en este río la nutria se puede considerar como ictiófaga, pero menos que en otros ríos similares de la Cuenca del Ebro (Ruiz-Olmo *et al.* 1989, Palazón *et al.* 2007) donde se obtienen datos de frecuencia

presencial próximos a 95%N.

En esta zona la dieta es un 65% más diversa que en los tramos bajos (unos 400 msm) debido a la dominancia de los barbos como presa principal en los segundos, a pesar de no ser la especie con mayor presencia de biomasa. Las madrillas tienen una menor talla individual lo que podría ser la causa de su rechazo frente a la captura en un mismo esfuerzo de una presa con mayor biomasa como son los barbos. De los que además seleccionan las tallas intermedias y no capturan los más grandes.

Una dieta basada en truchas es un patrón asimilable para los ríos situados en la parte oceánica de la Península Ibérica (Callejo *et al.* 1979), mientras que la participación de los ciprínidos es más abundante y decisiva para la supervivencia de las nutrias en la vertiente mediterránea. El gradiente de altitud invierte este patrón al introducir una nueva dimensión en las variables climáticas relacionadas con la precipitación. Sin embargo este aumento teórico de las condiciones salmonícolas en las partes altas es compensado por una menor productividad de los ecosistemas, de manera que aunque los ríos disponen de suficiente agua y de buena calidad (como necesitan las truchas) no tienen posibilidades de desarrollarse en buenas densidades; suficientes para permitir la estancia permanente de las nutrias.

Clavero *et al.* (2008) en su revisión de trabajos ibéricos de dieta encuentran cómo la presencia de especies exóticas, tanto cangrejos como especialmente peces, disminuye con la altitud. En nuestras tres áreas serranas las ictiocenosis locales están íntegramente formadas con especies autóctonas, salvo por lo que respecta a la antigua presencia de truchas arco-iris en Sanabria (ver más adelante).

Las nutrias consumen un 55% de energía y oxígeno en los esfuerzos de persecución de los peces en aguas próximas a 0 °C que a 20 °C (Kruuk 2004), por lo que como se mantienen activas durante todo el año tienen que disponer de mecanismos que les permitan contrarrestar los costes metabólicos de la actividad de caza con los rendimientos obtenidos en la ingestión de las capturas, tanto en la dimensión temporal de la sucesión estacional como en la dimensión espacial del gradiente altitudinal.

Flexibilidad trófica en las zonas de alta montaña

En función de su amplio rango de distribución, y de la tipología de ecosistemas acuáticos en los que habita, *Lutra lutra* se adapta a diferentes patrones de alimentación, adoptando en cada lugar de una forma flexible una dieta específicamente determinada por la composición de las comunidades de presas (Remonti *et al.* 2007). Flexibilidad trófica que además tiene marcadas variaciones con la sucesión estacional debido a cambios etológicos en las presas que les hacen más capturables en determinadas épocas, a la inestabilidad del ecosistema acuático a lo largo de las diferentes fases del hidro-periodo (fuertes oscilaciones en ámbito mediterráneo) o a otras causas puntuales que alteran su nicho trófico.

Clavero *et al.* (2003, 2008a) interpretan estas variaciones en función de un gradiente latitudinal que responde finalmente a las condiciones climáticas, y definen a esta especie como capaz de extraer cualquier tipo de comida del agua, aunque habitualmente prefiera comer peces (Carss 1995, Erlinge 1968).

En nuestras tres áreas de estudio de la Cuenca del Duero la altitud constituye otro nuevo gradiente a

▷ DISCUSIÓN III

tener en cuenta en el espectro trófico potencial de que las nutrias disponen (Morales y Lizana 1997, Morales *et al.* 2004) y que rompe la estrategia vital fundamental de los pequeños ciprínidos ibéricos que dependen en los ríos mediterráneos de la supervivencia estival en pozas aisladas (Magalhaës *et al.* 2002). La asimetría en las comunidades disponibles como presas para las nutrias entre los fondos de valle de los principales ríos estudiados y los ecosistemas de altitud parece ser tenida en cuenta por las poblaciones residentes de nutrias, y el resto de ictiófagos (Ruiz-Olmo 1998b) que estacionalmente aprovechan los nuevos recursos que el deshielo deja a su alcance en las partes altas. Similar adaptación supone el aprovechamiento estacional de peces catadromos que aparecen súbitamente en estuarios y ríos costeros sin obstáculos infranqueables (azudes) en el momento de su llegada al ecosistema (Beja 1995).

Las lagunas de altitud de Sierra Segundera y Cabrera presentan en este sentido una doble baza trófica positiva para las nutrias, ya que además de explosiones demográficas primaverales de anfibios en reproducción poseen buenas poblaciones de bermejuelas (*A. arcasii*) durante el resto del año en el que la laguna tiene condiciones estables hasta su periodo de congelación de las orillas. Las lagunas con mayores cantidades de bermejuelas (observación propia), como Laguna de Sotillo y Peces, son las que mantienen una frecuentación mayor de nutrias; así como es en los puntos en los que se ha detectado mayor tiempo su presencia en altitud.

La estabilidad ecológica que ofrece Laguna de los Peces para las nutrias es parcial, ya que aunque dispone de una importante biomasa piscícola el hidroperiodo que impone al ecosistema el manejo antrópico de su nivel (es una laguna represada para abastecimiento en los pueblos del valle) cambia completamente mediado el verano la morfología de las orillas, la calidad del agua empeora con la bajada del nivel y el acceso en este caso hasta las presas se dificulta en gran medida por la amplia colonización vegetal de cambiante nueva línea de costa. En este caso los anfibios residentes en la masa de agua únicamente son las ranas verdes (*P. perezii*). Por lo que se ha comprobado en varios veranos sucesivos las nutrias abandonan la laguna en este periodo, incluso cuando la sequía de la cubeta no es casi total. Por lo tanto en este momento del ciclo vital son otras zonas serranas; ya que se ha comprobado como en el otoño la presencia de la especie en zonas a más de 1.600 msn se reduce únicamente a los valles principales, con cursos fluviales de tipo permanente y una cierta producción de truchas en las pozas. El clima cada vez más mediterráneo en las zonas altas de Sierra Segundera (Negro 2005), y también la pérdida de las masas de agua en lagunas reguladas, podría determinar de esta forma los ciclos de presencia de las nutrias en ese intervalo; de una forma más decisiva que las dificultades orográficas para su acceso o la duración del periodo de congelación y las temperaturas nocturnas extremadamente bajas.

La secuencia clave en el periodo de estancia en altitud para las nutrias parece estar marcado en su inicio por la descongelación de las orillas y el inicio de la etapa de reproducción de los sapos comunes, momento en el que cambian su dieta de totalmente ictiófaga a base de pequeñas bermejuelas a estar dominada por la captura de sapos. Una vez terminada la freza de los sapos se mantienen durante un corto periodo de tiempo (semanas) sobre la base del consumo puntual de sapos y más habitual de bermejuelas y ranas. Creciendo los anfibios conforme avanza la primavera. Posteriormente en la fase de verano se producen las mayores diferencias interanuales, en función del hidroperiodo de la laguna.

Finalmente cuando el nivel del agua es tan bajo que únicamente se reduce a una pequeña charca colmatada de vegetación y ya no tiene acceso a los sapos las nutrias no permanecen en el ecosistema, o bien hacen incursiones puntuales desde otros lugares de mayor estabilidad ecológica.

Remonti *et al.* (2009) detectan también en un gradiente altitudinal pequeño diferencias significativas en la dieta de las nutrias para zonas de altitud superior a 600 msn con respecto a tramos más bajos. Siendo una zona con poca diversidad de presas en la dieta obtienen valores de frecuencias numéricas para los principales grupos (peces, anfibios y crustáceos) con una tendencia a la predominancia del consumo de anfibios sobre los peces en las partes más elevadas; con unos valores absolutos de altitud mucho menores que los presentes en las poblaciones estudiadas en ámbito duriense. Prevalen los anfibios en 4 de 24 estaciones de muestreo, por 19/24 para los peces. En ambos intervalos estudiados persisten los cangrejos como fuente trófica alternativa. Considerando únicamente las muestras de altitud concluyen que existe un significativo descenso en el consumo de peces con respecto al conjunto de datos tróficos de ríos mediterráneos (Clavero *et al.* 2003).

Las variaciones en la dinámica de las comunidades de presas son uno de los factores que los análisis de ecología trófica de los super-depredadores reflejan a partir de los cambios que induce el diferente reparto de los nichos y la utilización de los hábitats cuando se introduce un nuevo elemento en la biocenosis. Así Delibes y Adrián (1987) reflejan cambios en la estructura de las comunidades de anfibios, y de la propia ecología del humedal, a partir del descenso de su presencia en la dieta de las nutrias provocado por la competencia por el alimento y la depredación directa de los cangrejos rojos de las marismas (*Procambarus clarkii*) sobre las puestas y larvas. Y también otros más indirectos como una mayor afluencia de personas en los humedales, atraídos por la actividad de pesca de los cangrejos. Esta especie exótica a la fauna ibérica ha tomado gran importancia en la alimentación de las nutrias en gran parte de los ríos y humedales de zonas bajas y terrenos costeros (Ruiz-Olmo y Clavero 2008), mientras que en estudios anteriores la presencia del cangrejo autóctono (*Austropotamobius pallipes*) representaba un recurso minoritario (Callejo *et al.* 1979). Los cangrejos rojos, dada su productividad en los ríos, en gran medida ahora han constituido el recambio de algunos grupos de presas anteriormente más importantes para las nutrias.

La ausencia de cangrejos en las tres áreas de estudio, dado su carácter de aguas frías, ácidas y oligotróficas, no ha influido en la ocupación de las zonas oromediterráneas. Sin embargo los sucesos de aparición de nuevas presas (o bien de facilitación a ellas) en las comunidades de presas son decisivos en la actividad altimontana de las nutrias; y en sentido contrario la falta de acceso marca el comportamiento de abandono del lugar.

[Seguimiento de cambios en las comunidades ictiológicas y el ecosistema a partir del análisis de la dieta de *Lutra lutra*.](#)

Mediante la capacidad de bioacumulación que tienen las nutrias como cazadoras de animales que han estado en contacto con diferentes sustancias consideradas tóxicas o bien vertidas de forma ilegal a

▷ DISCUSIÓN III

los ecosistemas acuáticos ha servido durante décadas para monitorizar la calidad del agua (Delibes *et al.* 1991, López-Martín y Ruiz-Olmo 1996, Ruiz-Olmo *et al.* 1998b, Ruiz-Olmo 2001). Pero además su posición en las cadenas tróficas permite a los investigadores detectar de forma temprana cambios en la estructura de las biocenosis y de la composición demográfica de las poblaciones de presas; que responden y se adaptan a cambios en los flujos de energía a través de los diferentes eslabones de las redes tróficas. *Lutra lutra* en su condición de super-predador en los ecosistemas acuáticos donde habita es capaz de aportar información sobre sus presas a través de su ecología trófica y los probables cambios en las comunidades como respuesta a los factores de estrés ambiental.

A lo largo del periodo de estudio en aguas del Tera se ha constatado la reducción de la presencia de salmón o trucha arco-iris (*Oncorhynchus mykiss*), desde unos datos de 3,2%N en 1995-99 hasta el 0% en las muestras de 2014. El origen de esta especie exótica en el primer periodo tenía un origen doble, tanto la repoblación con ejemplares juveniles para la actividad de pesca deportiva (en el lago de Sanabria, embalse de Cernadilla y varios puntos del Tera medio, datos de Rodríguez y Palacios (1989) citados en Velasco 1994) y de los escapes involuntarios desde la piscifactoría industrial instalada aguas abajo del lago, y que estuvo funcional hasta 2007. La ausencia de esta presa en las muestras de 2014 podría indicar su extrema escasez en el Tera y también el lago, o bien la extinción de las poblaciones una vez que el refuerzo poblacional ha terminado; dado que no son capaces de reproducirse con éxito en aguas de los ríos ibéricos (Doadrio 2001, 2011; Velasco *et al.* 2004, Martín 2006).

Este aspecto, junto con la ausencia total en la dieta del valle de las anguilas (*Anguilla anguilla*) en las muestras de 2014, una especie muy capturada por las nutrias en otras zonas ibéricas (Beja 1991, Ruiz-Olmo *et al.* 1998f, Serdio *et al.* 2001, 2002; Freitas *et al.* 2007, Clavero *et al.* 2004, 2008) y europeas (Bekker y Nolet 1990, Thom 1997, Knollseisen y Krank 1998, Kingston *et al.* 1999, Taström y Jacobsen 1999, Copp y Roche 2003, Ottino y Giller 2004, MacMahon y McCafferty 2006, Preston *et al.* 2006b, 2007; Parry *et al.* 2011, Reid *et al.* 2013, Almeida *et al.* 2014, Kruuk 2014), merecerían un seguimiento y estudio en detalle en los próximos años por lo que respecta a la conservación y la gestión piscícola.

Bekker y Nolet (1990) encuentran, en un sistema hipertrófico de lagos y turberas, que las anguilas más cazadas por las nutrias son las de menor tallas; de manera que las repoblaciones con ejemplares de 25-75 g podrían ser tamaños seleccionados positivamente por las nutrias y así no prosperar las sueltas.

Velasco (1994) encontró una comunidad ictiológica pobre en los ríos de Sanabria y considera a los cauces del Tera medio y alto, como de comunidades típicas de tramos montañosas de truchas en co-dominancia con los ciprínidos, sin apenas tramos (ni siquiera en cabeceras o los de los tributarios) estrictamente salmonícolas. Clasifica estas comunidades caracterizadas por la trucha común como especie indicadora y con distintas especies preferenciales que le acompañan; en Sanabria sobre todo la bermejuela (*Achondrostoma arcasii*) y el gobio (*Gobio lozanoi*) y en Gredos sobre todo el escallo.

La dieta de las nutrias en las zonas de valle principal fluctúa básicamente en este mismo sentido, lo cual aporta una nueva comprobación empírica de que se trata de una especie que se alimenta básicamente de los animales más abundantes (Mason y MacDonald 1986), sin realizar una persecución especializada sobre algún grupo.

Por otra parte los datos de dieta en Gredos confirman a los escallos como la segunda especie en relevancia en la comunidad, tras las truchas, lo nos permite extraer dos tipos de conclusiones. Por un lado la fidelidad entre los datos de alimentación y la abundancia relativa en el ecosistema, y por otro la residencia de las nutrias en el fondo de los valles durante la mayor parte del año. Algo que podemos deducir a partir que la mayoría de los excrementos que contenían restos de escallos aparecieron en el valle y la base de las gargantas, de manera que se corresponde con las zonas donde Velasco (1994) realizó los trabajos de censo de la ictiofauna.

La lamprehuela (*Cobitis calderoni*) es la especie piscícola menos hallada en Sanabria y ni siquiera detectada en las muestras de Gredos y Alto Carrión. Asumiendo en consecuencia que para este mustélido semiacuático la presencia en la dieta de cada taxón es directamente proporcional a su abundancia en el río (el caso de las especies ya mencionadas), e inversamente proporcional al pequeño tamaño corporal y el modo de vida bentónico que hace muy difícil su detección (el caso de la lamprehuela).

Esta misma relación la podemos deducir en Sanabria con los datos de este mismo trabajo en concordancia con la baja cantidad de truchas en los ríos, la presencia muy importante de bermejuelas y gobios; y la casi ausencia de los barbos (*L. bocagei*) en la dieta de las nutrias. Siendo los datos de disponibilidad en el hábitat casi en las mismas fechas (Velasco 1994) parecidos, con predominancia de bogas, escallos y barbos de gran tamaño, y localmente de truchas.

Siendo esta especie escasamente citada (en aquellas fechas) en los tramos del valle medio del Tera; aspecto que aparentemente podría haber cambiado más recientemente a partir de un cambio en la comunidad con una mayor preponderancia de los barbos (observaciones propias), aunque no se ha podido cuantificar, ni tampoco refrendar mediante las muestras analizadas del periodo 2014 donde se detectó con una frecuencia numérica de 1,2%N. Sin embargo se trata de una especie muy bien distribuida por todos los ríos durienses, y con presencia constante en arroyos principales de flujo permanente de Sanabria y Gredos (Velasco 1994). En este trabajo se recogen citas históricas de la especie en varios puntos de valle medio (entre Puebla de Sanabria y el lago) y datos semicuantitativos de capturas de varios miles de kg en el periodo 1941-43.

La variación de la importancia de las truchas pintonas en la dieta de las nutrias de Sanabria del 7,8%N a 2,5%N en periodo de 18 años podría estar reflejando cambios en la ecología del río Tera y el lago de Sanabria. Cambios que se deberían presuntamente a pérdida de cantidad y calidad del agua o cambios en el régimen térmico del caudal, que harían reducir sus posibilidades biogénicas de aguas salmonícolas en una transformación sucesiva hacia aguas ciprinícolas. Sin embargo la poca presencia de los barbos en la dieta lutrina parece desmentir esta hipótesis no comprobada.

Ruiz-Olmo *et al.* (2002) encuentran barbos abundantemente en la dieta lutrina en ámbito montañoso de ríos pre-pirenaicos en todo el rango altitudinal con posibilidad de habitabilidad para estas especies,

[El papel de los anfibios en las zonas de alta montaña como presas para las nutrias](#)

▷ DISCUSIÓN III

El grupo que en todos los casos complementó a los peces fueron los anfibios, incluso en los intervalos altitudinales mayores representan una pieza clave del espectro trófico. Con una presencia muy diferente a lo largo del ritmo estacional, de los tipos de microhábitats fluviales y del rango altitudinal.

En Ruiz-Olmo (1995d) y Clavero *et al.* (2005) se presentan los resultados más completos de presencia de herpetos en la dieta de *Lutra lutra* en la Península Ibérica. Este grupo de vertebrados tiene gran cantidad de especies que poseen la biomasa individual y los hábitos de comportamiento semiacuáticos adecuados para entrar a formar parte de la estrategia trófica de las nutrias. Y en efecto así han sido señalados en numerosos trabajos en zonas de Centro y Norte del Europa, en lugares con mayor capacidad biogénica de estos animales para los ecosistemas acuáticos lacustres y ribereños donde forman parte de la dieta a lo largo de todo el año (Weber 1990, Georgiev 2006, Lanszki y Sallai 2006).

Entre estos taxones destacan los grandes sapos (género *Bufo*) y ranas (básicamente géneros *Rana*, *Hyla* y *Pelophylax*), y después los tritones y salamandras (básicamente géneros *Triturus*, *Mesotriton*, *Lissotriton*, y *Salamandra*); y finalmente las culebras de agua (género *Natrix*). Aunque puntualmente otros herpetos puedan entrar a formar parte de la dieta como la salamandra rabilarga (*Chioglossa lusitanica*, en Callejo 1985), el gallipato (*Pleurodeles waltl*, en Alarcos *et al.* 2006, Cogălniceanu *et al.* 2010), el sapillo pintojo (*Discoglossus galganoi*, en Callejo *et al.* 1979, Beja 1991), el sapo de espuelas (Callejo y Delibes 1988) o los galápagos (*Emys orbicularis* y *Mauremys leprosa*, en Barrio y Bosch 1997, Lanszki y Molnar 2003, Saldaña y Prunier 2006, García Díaz y Ayres 2008).

En situaciones de estrés ecosistémico (por ejemplo un sequía intensa) y en otros casos de pérdida del recurso piscícola como fuente de alimento las nutrias demuestran una gran plasticidad al cambiar sus hábitos de caza y consumir las presas disponibles, incluso invertebrados (no cangrejos), de manera única (Román 2011).

Según la teoría de la búsqueda óptima del alimento ("optimal foraging") las presiones de selección conducen a los depredadores a buscar sus presas de la manera más eficaz posible; bien minimizando el tiempo y la energía utilizada en la búsqueda, bien optimizando la ganancia de energía conseguida; es decir, consumiendo las presas que aportan más energía. Siendo a menudo éstas las más grandes, con las que se maximiza la energía por unidad de tiempo.

Numerosos estudios señalan a los tamaños intermedios de los peces como los más consumidos por las nutrias (Ruiz-Olmo 1995a,), sin embargo en el caso de los anfibios son las especies de mayor talla presentes en cada ecosistema las preferidas, dado el mayor contenido en músculo, sobre todo en las patas traseras. Aunque esto lleve asociada un carga extra de energía precisa para manipular la presa. Los anfibios de menor talla como los urodelos, de piel tóxica o no, son escasamente consumidos en las tres áreas de muestreo. Aunque como están presentes en el medio aparecen reflejadas en la dieta en una importancia minoritaria y ligada sobre todo a la primavera; tal y como se registra también en otro estudios para zonas bajas (Callejo 1988).

Coincidiendo con lo que encuentran Callejo (1988) los anuros son preferidos por las nutrias de las tres áreas de muestreo, sobre los urodelos; y eso a pesar de que en gran medida los primeros están bien defendidos por el sistema glandular epidérmico tóxico. Aunque seguramente el diferente comportamiento de ambos grupos en lo referente a la utilización de las orillas de los humedales y arroyos de montaña por

donde transitan las nutrias es más decisivo a la hora de elegir entre capturas de un grupo u otro. Las nutrias, y probablemente otros mustélidos, poseen un comportamiento innato que les permite reconocer una presa como tóxica en su primer contacto, y también ser capaces de resolver el problema de su ingestión previo desollado (Morales *et al.* 2015b).

También para las comunidades de herpetos el estudio de la ecología trófica lutrina permite obtener algunos datos sobre su estado de conservación. Por ejemplo la ausencia de citas recientes de presencia de *D. galganoi* en los estudios de dieta (incluida esta Tesis) por todo su área de distribución en el noroeste peninsular podría ser un indicador de su precario estado de conservación desde hace décadas. Dado que en los primeros estudio de los años 70's y 80's esta especie aparecía con cierta asiduidad como presa de *L. lutra* y ha desaparecido en las tres áreas de estudio de la Tesis y en trabajos recientes (Morales *et al.* 2004, Rodríguez-Pereira 2010 y Lizana *et al.* 2014) cabría pensar que nuestros datos reflejan una importante rarificación de las poblaciones debido a otras múltiples causas de declive (Martínez-Solano 2014).

Presión selectiva de *Lutra lutra* sobre *Bufo spinosus* en Sanabria y Gredos

Sin duda la depredación, como interacción interespecífica, constituye uno de los motores de la evolución y de la selección natural de las presas (Dajoz 2002). Sin embargo un exceso de presión por parte de las nutrias sobre los animales de los que depende su supervivencia puede desencadenar localmente problemas demográficos de importancia a corto plazo. Sin duda las poblaciones presa tienen mecanismos que les permiten compensar las pérdidas de efectivos por este efecto, pero en este caso particular la eliminación de ejemplares adultos en edad reproductora y la reducción, o pérdida casi total, de reclutamiento durante los años de depredación intensa pueden afectar de manera creciente a los efectivos presentes en el ecosistema.

A lo largo de su extenso rango de distribución por toda Eurasia los sapos comunes (*Bufo bufo* + *B. spinosus*) presentan un amplio rango de intervalos de tallas promedio para los adultos (Frost 2008). Estas variaciones van más allá de la regla térmica de Bergman, que se aplica más estrictamente sobre animales endodermos (Begon *et al.* 1989), y derivan en el gradiente altitudinal de la presión selectiva del medio natural y el clima local que interactúa con las poblaciones a través de la duración de la actividad reproductora y del periodo de desarrollo y alimentación, que condiciona finalmente el tamaño corporal y la edad de maduración como reproductores de machos, y especialmente, de hembras (Cvetkovic *et al.* 2008). Estos autores encuentran una relación significativa e inversa en el gradiente altitudinal (hasta 1.800 msm) con el tamaño corporal que explican podría deberse a retrasos en la edad de maduración en las zonas altas.

Por otra parte, dada la relación entre la cantidad de embriones que una hembra puede producir durante el proceso de freza viene condicionada por el tamaño corporal, así como el volumen de cada uno de los huevos (van Gelder 1995), el retraso en la edad de maduración de los adultos dirige la tasa de reclutamiento que cada estación reproductora la especie puede conseguir. La eliminación de las hembras que llegan a las orillas para reproducirse debe suponer una gran merma del éxito reproductor de la

▷ DISCUSIÓN III

especie. Dado que existe un alargamiento sensible del periodo de crecimiento y maduración que los adultos necesitan para las poblaciones que viven en las lagunas de altitud, en estos puntos la acción predatoria sobre ellas debe ser más relevante.

Las nutrias en estas lagunas oromediterráneas seleccionaron con preferencia tamaños pequeños en las hembras que atacaron, y apenas devoraron, en Gredos; muy similares al de los machos más grandes. Sobre éstos también hicieron una presión selectiva pero en este caso sobre el intervalo de tallas más abundantes. En Laguna de Peces fue donde se encontró una actividad predatoria más intensa sobre los sapos; y en concreto sobre las hembras de mayor tamaño, que en una buena fracción afectó a ejemplares de más de 110 mm.

La reducción de los tamaños corporales en machos y hembras, y en ambas lagunas afectadas por la depredación de nutrias, encontrada en un intervalo de tiempo breve de apenas dos décadas es una constatación importante. Por otra parte, el hecho de que la condición corporal de los ejemplares no haya sufrido descenso en este mismo sentido podría ser indicativo de que la menor talla promedio se debe a un efecto demográfico de mortalidad selectiva más intensa de una parte de la población, más que a graves problemas o alteraciones en el hábitat que reduzcan las posibilidades de alimentación de los adultos y de maduración de sus gónadas.

La reducción de la freza también detectada podría ser una consecuencia tanto de una menor actividad de puesta en las orillas (menos ejemplares) como de acortamiento del periodo de estancia de los adultos dentro de la masa de agua como respuesta defensiva, aunque este último es un aspecto especulativo que deberían ser estudiado en detalle. La depredación en Laguna de Peces podría tener unas consecuencias a corto plazo más dramáticas que en laguna Grande de Gredos, y quizás esta sea una de las causas del declive poblacional detectado en 2014 con respecto a las poblaciones de 1995-2000; aunque no se han podido extraer conclusiones definitivas y deberían realizarse nuevas aproximaciones al efecto de esta interacción natural para poder comprender así el alcance de tales variaciones y los mecanismos de homeostasis que a largo plazo deberían estabilizar la situación.

Nota:

Parte de los contenidos de esta discusión y de las ideas aquí plasmadas, y otras más, fueron desarrolladas en las respectivas discusiones de los siguientes trabajos: Lizana *et al.* 1993,1995; Morales y Lizana 1997, 2000; Morales *et al.* 1998b, 2000; Lizana y Morales 2001, Morales *et al.* 2015b *en prensa*.

PARTE IV

RESUMEN Y CONCLUSIONES

12. RESUMEN Y CONCLUSIONES

Se presentan a continuación de manera compendiada y resumida los principales resultados (R) y las conclusiones (C) extraídas de estos trabajos. No se trata de un exhaustivo compendio de los datos, sino de resaltar sucintamente aquellos resultados o análisis que se consideran más relevantes.

12.1. DISTRIBUCIÓN DE *Lutra lutra* EN LOS MACIZOS MONTAÑOSOS.

Resumen 1 *Las nutrias en Sanabria y Gredos se localizaron abundantemente por todos los cauces, incluyendo tramos altos y humedales de zonas circos y penillanuras glaciares, lo que demuestra un poblamiento casi permanente en zonas serranas. En Fuentes Carrionas la colonización de la cabecera del Carrión es más reciente y no alcanza las mismas cotas elevadas. Por el contrario en Pirineos la presencia del mustélido se circunscribió a los tramos medios y bajos de los valles principales, sin rastros positivos en los humedales por encima de 1.500 msm, aunque se conoce su presencia puntual a mayores cotas. En general no se encontró la presencia del mustélido por encima de la cota 2.000 msm en la Sierra de Gredos, por encima de 1.800 en Sanabria y en Fuentes Carrionas; ni por encima de 1.600 en Pirineos.*

A lo largo de los dos periodos de estudio (1995-2000 y 2014) en el NO de Zamora se obtuvieron resultados positivos de presencia de *Lutra lutra* en un 65,7% de los 407 recorridos realizados en una red de 69 estaciones de seguimiento, de longitud variable; incluyendo un conjunto de 53 humedales y arroyos situados a altitud superior a 1.500 msm (en adelante, zonas altas), donde se hicieron 118 recorridos, el 69% positivos. La repetición de los recorridos abarcó una longitud 128 km en las zonas serranas (altitud > 1.000 msm; 48% de positivos) de Sierra Segundera y Cabrera (SSC) y 137 km en el valle principal del Tera (altitud < 1.000 msm; > 80% de positivos). Todas las estaciones fueron positivas al menos una vez. En la Sierra de Gredos (SG) también se localizó la presencia de la especie (periodo 1994-1996) al menos una vez en cada tramo de seguimiento (30 estaciones) en el valle y la base de las gargantas. En el caso de los humedales de zonas altas (15 lagunas) el porcentaje de éxito se redujo a la mitad.

Para la Sierra de Fuentes Carrionas (FC) la tasa de éxito en 12 estaciones de seguimiento (8 humedales de zonas altas y 4 tramos del Alto Carrión) resultó del 62,5% en 2014. Por su parte en una amplia región subalpina de los Pirineos Centrales (PC) se obtuvo en 1998 a lo largo de una red de 66 estaciones un éxito de prospección primaveral más bajo que en las otras áreas; a pesar de su presencia en los tramos medios de los valles principales hacía más de 5 años.

En Gredos en el 88% de las visitas de primavera-verano cotas >1.900 msm se detectó la presencia de nutrias; valores muy similares al valle principal y la base de las gargantas (92%). Para Sanabria los valores del valle fueron superiores a los de zonas altas, para una mayor cantidad de muestreos. En concreto se localizó indicios de presencia de nutrias en más de la mitad de los muestreos (50 y 52%, respectivamente) realizados en los intervalos altitudinales correspondientes a los cañones fluviales dan acceso (1.000-1.500) a los complejos lacustres de la penillanura glaciar de Sierra Segundera y los valles colgados de la Sierra Cabrera (rango 1.500 - 2.000 msm). Se resalta la escasa utilización por parte de las nutrias de un ecosistema de grandes dimensiones, potencial trófico y orillas con elevada cobertura, el lago de Sanabria; en relación a su intenso uso turístico y la su baja productividad como sistema oligotrófico.

Conclusión 1 *Los datos parecen indicar que las nutrias utilizan habitualmente, al menos una buena parte del año cuando existen condiciones aptas para ascender, los territorios oromediterráneos de estas zonas montañosas. Las zonas serranas permiten a las nutrias durante la fase en la que los ecosistemas acuáticos permanecen descongelados, y las comunidades biológicas activas, ampliar sus territorios habituales y las áreas de campeo del valle, explotando unos recursos diferentes.*

Resumen 2 *La accesibilidad a suficientes presas en los humedales supone un parámetro más relevante para explicar el acceso de las nutrias a cotas elevadas, y fuera de su rango vital habitual por altitud y temperatura del agua, que las dificultades orográficas del acceso y las presiones antrópicas sobre las masas de agua. Es suficiente la ventaja ecológica que suponen las abundantes poblaciones de anfibios para compensar el esfuerzo de acceso primaveral desde los valles. La naturaleza de las orillas del humedal, similar a un río con suficientes elementos para desarrollar su actividad de caza (rocas en orillas, talleres, etc.), supone la variable más explicativa en cuanto a los tipos de masas de agua que seleccionan las nutrias.*

Se consideró el análisis de 35 factores de tipo fisiográfico, biocenótico, ambiental y de presiones antrópicas en relación con la utilización de 91 lagunas y embalses de zonas altas (en adelante humedales). Siendo los dos primeros grupos los que representaron más poder explicativo, en especial la composición de las comunidades de presas, la dificultad orográfica del acceso (desnivel, pendiente y distancia) y la tipología de las orillas. No fueron relevantes en el proceso de selección la intensidad de los usos, las características del hábitat del entorno y las dimensiones de la masa de agua. Los humedales con medianas inferiores a 10° de pendiente del cauce de acceso, con desniveles totales menores de 800 m y distancias desde la cota 1.500 msnm menores de 4 km fueron ocupados con preferencia *Lutra lutra*.

Las diferencias de actividad a lo largo de los ciclos estacionales climáticos plurianuales son marcadas en el ámbito mediterráneo, debido a la gran variabilidad de los caudales y la estacionalidad de los recursos tróficos. En zonas serranas existe una mayor estabilidad en las masas de agua, sin embargo los ritmos climáticos producen una estacionalidad muy acusada de los recursos tróficos, que además son escasos en altitud. Las medianas de los valores estacionales de tasa de frecuentación (TF) de las nutrias en las estaciones de seguimiento resultaron diferentes en ambos periodos de trabajo en SSC; y se encontró que esto es independiente del esfuerzo del muestreo. Este parámetro TF se mostró sensible para detectar diferencias entre zonas altas y bajas, y entre zonas líticas y leníticas, con valores absolutos mayores en SG y FC, y algo menores en SSC. Aquí los valores de zonas altas resultaron similares a los encontrados en el valle, e incluso puntualmente más elevados en algunas de las lagunas; y por lo general en las gargantas de acceso presentaron valores intermedios.

Las nutrias utilizaron en SSC el sustrato rocoso de forma predominante (seguido de raíces y el propio suelo) durante todo el ciclo estacional para dejar su marcas fecales, y en la mayoría de los casos se corresponde con zonas de orilla; aunque en los humedales no rechazaron la utilización de macollas herbáceas para esta función. La similitud de las orillas de los humedales a los tramos fluviales resultó decisiva en la intensidad del marcaje realizado en altitud. No fue habitual la utilización de letrinas, y se encontraron pocos acúmulos a más de 5 m del borde del agua.

Conclusión 2 *Parece existir un límite altitudinal (1.600-1.800 msm) en el uso de los ríos ibéricos por parte de las nutrias, probablemente como consecuencia de la disminución de los recursos tróficos y la simplificación de las comunidades y los hábitats; sin embargo la presencia de complejos lacustres de altitud superior introduce una mayor disponibilidad de recursos. En especial poblaciones de presas fáciles de capturar y estacionalmente abundantes como los anfibios. La selección de los lugares donde las nutrias depositan las señales de su actividad no responde a un patrón aleatorio, sino que tiene una intencionalidad comunicativa y se pueden encontrar patrones de variación mensual y estacional en su número.*

Resumen 3 *Las áreas montañosas periféricas de la Cuenca del Duero, donde en los momentos de declive se mantuvieron buenas poblaciones, han servido de núcleos estables para la recuperación de la especie cumpliendo una función de "fuente". En otros casos han cumplido la función de "sumideros" de ejemplares dispersantes desde los tramos medios, como es el caso de las áreas subalpinas de Pirineos. A pesar de su escasa productividad las zonas altas suponen en muchos casos un medio adecuado para la especie, que estacionalmente utiliza los recursos abundantes de presas que tras el deshielo quedan a su alcance. La estancia en altitud de las nutrias, aunque estacional, puede ser prolongada.*

Se considera la presencia de una especie en zonas subóptimas o al límite de rango ecológico como un estado "no favorable" de conservación. Cuando remiten las presiones que han inducido el declive se produce la re-colonización de nuevas zonas y recursos. Este podría ser el caso de las nutrias en las zonas de piedemonte de las zonas montañosas en Castilla y León y en los Pirineos Centrales, donde se han mantenido pequeños núcleos estables recluidos en zonas bien conservadas, aunque en condiciones subóptimas por la escasa productividad de los ecosistemas fluviales (oligotróficos y de aguas frías). A través del análisis de cuadrículas con resultados positivos en los tres sucesivos sondeos nacionales realizados por el Grupo Nutria-SECEM podemos observar un patrón de mejora secuencial del poblamiento lutrino basado en la conservación en las cuatro zonas montañosas estudiadas.

Se detectaron dos patrones de expansión reciente según los sondeos en áreas montañosas. En un caso han servido como reservorio de ejemplares, aguas arriba de una zona de una gran barrera o grupo de embalses, que utilizaban las zonas más altas al inicio del periodo de estudio; y otro patrón, en que las altas ahora son receptoras de ejemplares de poblaciones del curso medio que se podrían haber conservado en tramos bloqueados entre obstáculos pero con buen estado de conservación general y que les permitió salir adelante. En todos los casos la velocidad de expansión y colonización ha sido resaltable, en especial en PC.

Las densidades de marcaje (indicios/200 m) encontradas en las zonas altas de SSC, en relación con los sitios positivos del sondeo, se sitúan en torno a los valores promedio encontrados en España para los sondeos nacionales, mientras que los valores de SSC se sitúan en el entorno de los encontrados en las poblaciones de Gales en promedio. Los mejores tramos del río incluso se acercan a los valores encontrados para las mejores poblaciones europeas como Portugal o Grecia.

Conclusión 3 *Las zonas serranas a pesar de su aparente baja productividad tienen la capacidad de poder albergar poblaciones estables y aparentemente numerosas de nutrias, debido a una mayor estabilidad de los ecosistemas y a la presencia suplementaria de los conjuntos lacustres de zonas altas. Por lo tanto las zonas montañosas pueden actuar como refugio en las épocas de presiones de conservación para luego ser el núcleo de expansión de los efectivos por territorios más amplios de menor elevación y por lo tanto más óptimos en condiciones de hábitat y de recursos tróficos.*

12.2. LAS POBLACIONES DE ANFIBIOS EN LA ALTA MONTAÑA.

Resumen 4 *Las comunidades altimontanas de anfibios resultaron ricas en especies en los rangos altitudinales y abundantes en algunos de los humedales estudiados. Aunque se han detectado variaciones de dominancia de las especies a lo largo de 15 años de estudio, y los datos cuantitativos indican reducciones de entre 3 y 10 de la densidad de sapos comunes en la Laguna de Peces (SSC). Por otro en varios ecosistemas se detectó un cambio cuantitativo significativo de mayor abundancia durante 2014 de Pper en hábitats antes dominados por Ribe..*

Se detectó una relación inversa de la complejidad de las comunidades de anfibios en relación con la altitud en el intervalo 1.000 - 2.400 msm, y una riqueza máxima de 7 taxones/humedal; con una mayor dispersión de datos en PC, que junto con SG obtuvieron la máxima mediana, con 5. Es destacable en SG la presencia de comunidades relativamente diversas de anfibios por encima de 2.000 msm, donde se constató la presencia de ranas verdes (Pper); siendo ésta la especie más habitual en los humedales junto con sapos comunes (Bspi) y/o ranas patilargas (Ribe). Los puntos (15 humedales) de altitud superior a 1.500 msm presentaron una riqueza en el intervalo 1-5, que resultó el valor más habitual. Cinco especies fue el valor máximo en los 8 humedales de FC con un máximo de 5 en sintopía; aquí la combinación más habitual fue Bspi y rana bermeja y/o tritón alpino.

En SSC con datos cuantitativos de 78 itinerarios de censado de especies durante la época de deshielo en 13 humedales (3.629 citas) se encontró un riqueza máxima de 7 especies, aunque lo habitual fueron 4. Las especies más abundantes resultaron Bspi y Pper, y en mucho menor grado Ribe, y las restantes seis especies. Los citas de urodelos resultaron mucho más escasas, y con esta metodología no se detectó la presencia de salamandra común. A pesar de muestrear humedales y arroyos de zonas oromediterráneas Ribe resultó escasa en todos los puntos de trabajo, y representaron únicamente el 3,8% de los ejemplares. Bspi apenas utilizan en SSC las turberas y los arroyos asociados, dejando estos ecosistemas libres para su ocupación por otros integrantes de la comunidad. La población de Pper durante la época de freza de Bspi está compuesta mayoritariamente por adultos (>75%), mientras que en el caso de Ribe los juveniles suponen casi el 60% de los efectivos en la laguna.

La dominancia entre Pper y Bspi resultó complementaria; en 7 humedales entre ambas sumaron más del 80%, y únicamente en 2 sumaron menos del 50% de las citas. Hay humedales en los que existe una clara preferencia para los sapos (orillas mejor conservadas, litoral muy rocoso, régimen hidrológico inalterado o casi) y otros en los que las ranas verdes son más competitivas (orillas sin vegetación y pocas rocas, presencia de banda árida y/o proliferación de macrofitas). Para los 11 humedales de lámina de agua abierta (sin turbera asociada) la prevalencia de Pper se hace más patente por debajo de la cota 1.700 msm, aunque la especie se cita hasta casi el nivel de cumbres en la Laguna de Patos.

Conclusión 4 *Existe una tendencia a la reducción de la cantidad de anfibios que habitan en los humedales oromediterráneos, en especial del sapo común, provocado en gran medida por presiones generales como las enfermedades y el cambio climático y otras locales como las alteraciones del entorno, y puede que la presión predatoria por las nutrias. Dado que estos vertebrados desarrollan un papel importante como presas este podría ser un factor negativo en el medio plazo para las poblaciones de áreas montañosas. Además se detectan cambios en la dominancia de las especies que favorecen la presencia hasta niveles de 1.800 msm de ranas verdes, en ecosistemas antes únicamente poblados por las ranas patilargas.*

Resumen 5 *A lo largo de un periodo de 15 de datos de censo de sapos comunes en Laguna de Peces se ha detectado un importante descenso del nivel poblacional de esta especie. Se calculó una población en el entorno del humedal en 1997 de algunos miles de individuos, y densidades lineales en las orillas de 13-15 sapos /km durante la estación de freza; valores que en 2014 eran 14 veces menores. Asimismo se detecta un progresivo descenso del tamaño de las hembras, que es algo menor en los machos, fue también detectado en Laguna Grande de Gredos, incluso más mayor intensidad.*

En total se recontaron 1.440 sapos en las orillas de la Laguna de los Peces (SSC, 1.707 msm) en 39 itinerarios completos a lo largo de siete periodos de reproducción; siendo 1997 en el que más ejemplares se pudieron encontrar y durante una mayor cantidad de quincenas. A partir de 1999 se han encontrado cantidades sensiblemente menores de Bspi en la época reproductora y un mínimo de 14 ejemplares en 2014 (1 amplexus). Se detectaron animales en reproducción entre el día 100 (8 de abril) y el 163 del año, con una densidad lineal de ejemplares en las orillas esperando la formación de amplexus en el intervalo 0,12 (en 2014) y 38,6 Bspi/km (en 1997). El censo con técnicas de marcaje y recaptura permitió en 1997 estimar un población en torno a 3.570 ± 2.770 Bspi en este ecosistema.

La razón de sexos promedio fue de 20,5 M:H, con resultados muy dispares entre años; en las 8 noches en las que se pudieron observar amplexus formados la razón fue de 18,4 M:H, y en ellas se concentraron el 80,6% de los datos de machos observados ($n=1.440$). Únicamente el 16% de los machos se detectaron sumergidos en la banda de recuento, por lo general a menos de 0,74 del borde del agua y en zonas someras de menos de 30 cm de calado. La actividad parece desencadenarse cuando la temperatura del agua alcanza 6-8 °C, y la presencia masiva de sapos coincide con el intervalo 8-10 °C.

En Laguna de Peces los machos miden 83 mm ($\pm 7,18\%$) y las hembras 114 mm ($\pm 12,5\%$), lo que suponen tamaños relativamente grandes, y superiores a los encontrados en Laguna Grande de Gredos ($77,2 \pm 6,4$ mm y $89,36 \pm 12$ mm, respectivamente). Estas mismas diferencias se detectaron en cuanto al peso de los sapos, con machos de 66,8 g ($\pm 16,8\%$) y hembras de mucha masa debido a su gravidez con 188 g ($\pm 25,8\%$). Los machos de SG sufrieron una variación promedio de -15,4% de su peso y las hembras -36%; mientras que en SSC fueron de -6,5 y -11,5% , respectivamente.

A lo largo de los periodos de estudio se pudo calcular a través del análisis de las pirámides de talla y peso una reducción del tamaño promedio de los sapos en ambas lagunas, con especial incidencia negativa sobre las hembras. La moda de la distribución de pesos de las hembras estuvo en SG en el intervalo 50-60 g, mientras que en SSC de encontraron una buena cantidad de más de 150 g, y hasta 300 g de peso "in vivo". Eso permite afirmar que el dimorfismo sexual es apenas inexistente en la población de Laguna Grande, mientras que es muy patente para los sapos del NO de Zamora; al igual que en la mayoría de las poblaciones del resto de la Península Ibérica.

Conclusión 5 *Se detectaron cambios cuantitativos en las poblaciones de anfibios en Laguna de Peces, y otros ecosistemas del entorno, y también cambios de dominancia en las comunidades. Aunque la condición corporal de los sapos comunes no se vio menguada a lo largo del periodo de estudio, sí se detectaron importantes cambios en los tamaños de los adultos durante la estación de freza, un parámetro decisivo para el éxito reproductor.*

12.3. ECOLOGÍA TRÓFICA DE LA NUTRIA EN ZONAS MONTAÑOSAS.

Resumen 6 *La dieta en SG se basó en el consumo de truchas, complementada con bogas y escallos; mientras que en SSC la parte fundamental de la dieta fueron los ciprínidos, sobre todo bermejuelas y escallos, complementada con truchas y anfibios. En ambos lugares los barbos fueron muy poco consumidos. Los anfibios fueron el segundo grupo importante en la dieta de las zonas altimontanas, con importancia creciente para los humedales frente a las zonas del valle, y de las muestras de primavera frente el resto de épocas y de los tramos lóticos frente a las aguas estancadas. El resto de grupos de vertebrados resultó muy escaso, con valores conjuntos inferiores a 0,3%N y 2%P.*

En su conjunto los peces forman el principal grupos de presas en tres sistemas montañosos. Entre los herpetos los anfibios son las presas más abundantes y capturadas de forma extensiva por todos los territorios, mientras que los reptiles son muy escasos en la dieta. Aves y mamíferos dada su escasa representación, tanto numérica como porcentual se pueden agrupar en único bloque minoritario.

Dada su condición de peces reófilos las truchas fueron más abundantes en las muestras de los tramos de dinámica lótica, mientras que en los leníticos fueron ciprínidos y anfibios las presas más habituales; incluido en el lago de Sanabria. Es muy resaltable la casi ausencia de truchas en las partes altas de SSC, mientras que representó la presa mayoritaria (casi única) en las partes altas de las gargantas de SG y en los humedales de los circos glaciares.

Los valores de mayor riqueza y diversidad H' se obtuvieron para SSC, en donde se analizaron muchas más muestras que en el resto. Aunque sin embargo en FC en donde se utilizaron pocas se encontraron valores más elevados que en SG, donde la dieta presenta un patrón monótono, tanto en el gradiente altitudinal como en las variaciones estacionales; fundamentalmente debido a la especialización sobre las truchas.

El conjunto de localidades con una dieta global más ictiófaga resultó ser SSC (77,6%N), luego SG (75,6%N) por delante de FC (66,7%N); y en ese mismo sentido se encontró la importancia de los herpetos, con un valor mínimo en SSC (22,2%N), debido a la gran cantidad de muestras del valle con respecto a las zonas elevadas. En estas destacaron los valores para humedales (12 ecosistemas) de la penillanura de Sierra Segundera con valores de 15%N y 50%P para los anfibios, y únicamente 13%N y 25% para los salmónidos.

En SSC las presas de tipología terrestre representaron un promedio de 2-3%, mientras que para las semiacuáticas se encontró una variación estacional muy marcada (rango: 8-28 %N) entre la estación seca del año y la húmeda (invierno-primavera). Diferencia mucho más marcada se encontró en SG (rango: 2-36%N) para el conjunto de semiacuáticas, en función de la presencia muy habitual de ranas en las muestras recogidas en las gargantas y arroyos. En SSC únicamente aparecieron con presencia importante sapos comunes en los humedales, mientras que en las cañones fluviales y el valle apenas se detectaron. Por el contrario aquí fueron las culebras de agua y las ranas el complemento a los peces.

Del análisis de valores mensuales del índice de amplitud trófica estandarizado (B_s) podemos concluir que en ambos sistemas montañosos se comportan como generalistas ($B_s > 0,6$ durante 6 meses en SSC y 3 en SG) que aprovechan todos los recursos sin preferencia; y también como especialistas de tipo oportunista en aprovechar los recursos locales gran parte del año. Únicamente durante dos meses en ambas áreas de

▷ RESUMEN Y CONCLUSIONES

muestreo se comportan como especialistas extremos, en un caso por el acceso a gran cantidad de poblaciones de anfibios en freza en las zonas de montaña (SSC) y en el otro debido a una superespecialización en la captura de truchas (SG) en los momentos del año en los que el clima no permite la accesibilidad a otras presas.

El análisis comparado en SSC para un periodo de tiempo largo nos permitió comprobar que las truchas aoriris han desaparecido de las capturas en el río Tera, dado que ha cesado su suelta en los cotos y los escapes de piscifactoría; y que las anguilas liberadas en programas de reintroducción de esta especie en el valle tampoco han sido detectadas. De manera que ambas especies aparecen muy poco representadas en las comunidades ictiológica o han desaparecido del río.

Conclusión 6 *La variación estacional en la disponibilidad de los grupos de presas según sus ritmos vitales, fenología y la climatología local se reflejo en el espectro trófico de las nutrias, debido a su condición de generalista y oportunista en determinados ambientes. En gran medida se mantiene en las zonas montañosas su condición ictiófago, ya que la captura de peces (salmónidos + ciprínidos) supera el 60%N durante todo el ciclo anual. Resulta relevante el reflejo en la dieta de estas zonas la presencia exclusiva de fauna autóctona entre las presas.*

Resumen 7 *Para el consumo de sapos comunes, una presa potencial estacionalmente muy abundante en los humedales, las nutrias proceden a su laceración ventral y posterior vaciado de las partes blandas sin hacer incisiones en la epidermis. La presencia concentrada de sapos en reproducción en las orillas de muchos humedales durante la fase de deshielo es aprovechado como recurso efímero por las nutrias del valle. La depredación selectiva, e intensiva, de machos en las orillas en espera de formación de amplexus se detectó en los cuatro sistemas montañosos; siendo especialmente intenso en Laguna de Peces y en Laguna Grande de Gredos. Se desconoce el impacto final que tiene la muerte de las hembras que llagan al humedal antes de reproducirse, por lo que se discute acerca del papel de esta interacción ecológica en el declive poblacional detectado en ambos ecosistemas.*

A lo largo del tiempo de estudio se han producido cambios importantes en la población de Bspi en esta laguna; tanto en las cantidades como las proporciones de sapos muertos respecto de la cantidad total de reproductores activos. Por ejemplo, en 1998 la proporción entre sapos vivos y pellejos fue s/p: 0,99 pero con unos valores absolutos muy elevados (665 individuos). Mientras que otros años resultó mucho mayor (año 2000: s/p: 5,23) pero con muchos menos ejemplares (81 sapos); y también por ejemplo en el año 1997 cuando la relación fue aun mayor (s/p: 10,75). Los test de independencia entre tallas disponibles para la depredación y la frecuencia de los tamaños de cadáveres resultaron altamente significativos para la comparación entre machos y también para las hembras; de manera que el comportamiento de estos animales o el momento de la reproducción en que interactúan con las nutrias parece importante.

En el conjunto de datos de ambas lagunas la talla más frecuente de machos disponibles como presa (75-80 mm) supuso el 25,8% de los ejemplares, y esa misma clase supuso el 39,5% de los muertos. La clase más abundante de hembras por el contrario no fue la más atacada, sino que otras de mayor tamaño parecen ser selectivamente depredadas; en especial la clase 85-90 mm que suponen el 25,6% de las hembras adultas muertas, mientras que son el 13,9% de las vivas.

Conclusión 7 *La disminución de las poblaciones de sapos comunes detectadas en estos dos humedales implican tanto la gravedad de la presión de las nutrias sobre ellos, como para el depredador la posibilidad de pérdida de los recursos tróficos en zonas altas que les permite ocupar este territorio de una estacional, si el declive es agravado por terceras causas como las enfermedades o el cambio climático.*