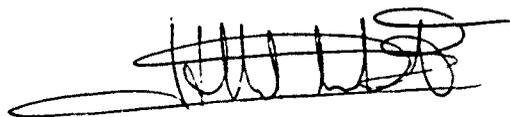


043
UB
MON
est

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

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

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



Barcelona, a

de

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



de 1988.

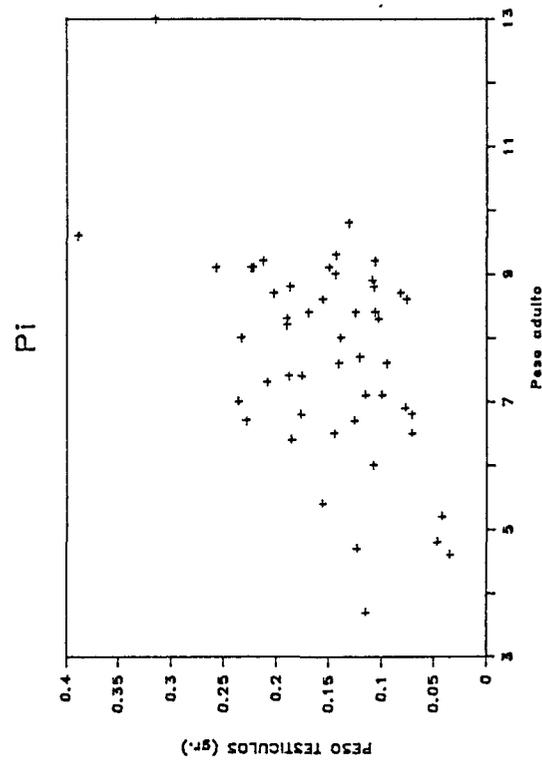
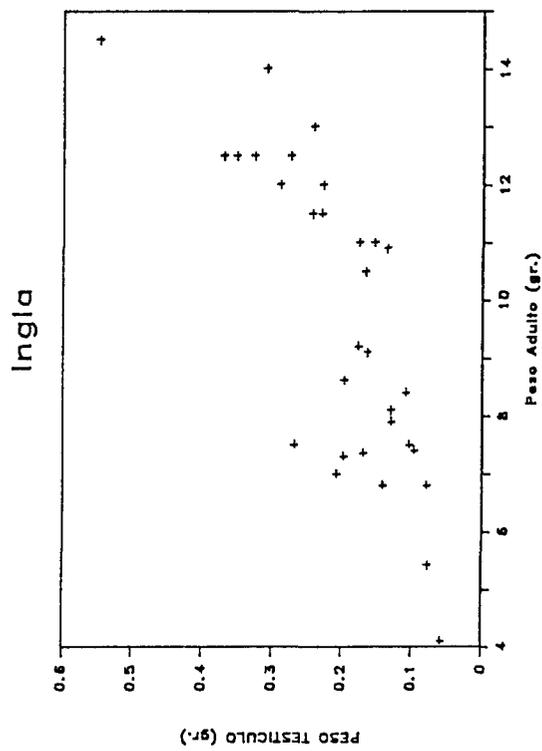
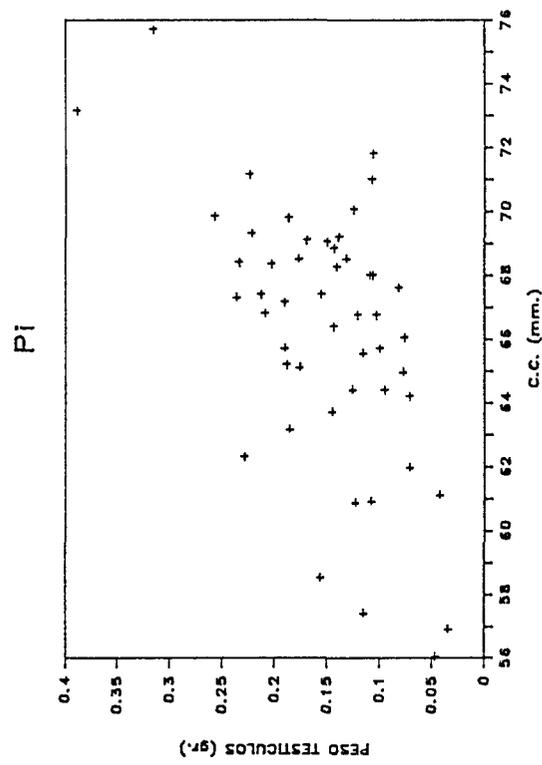
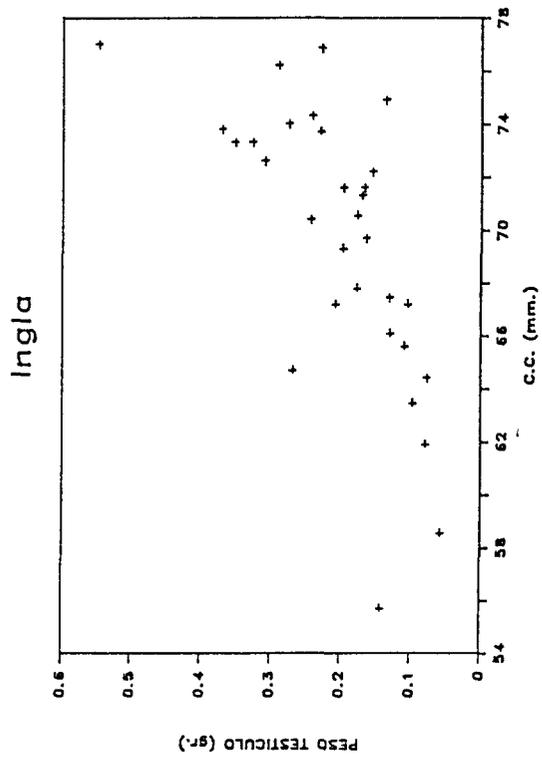


Figura 4.5

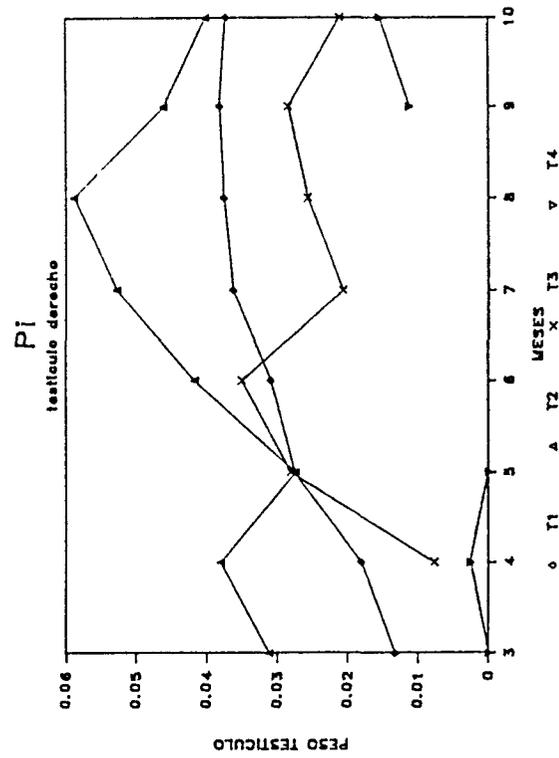
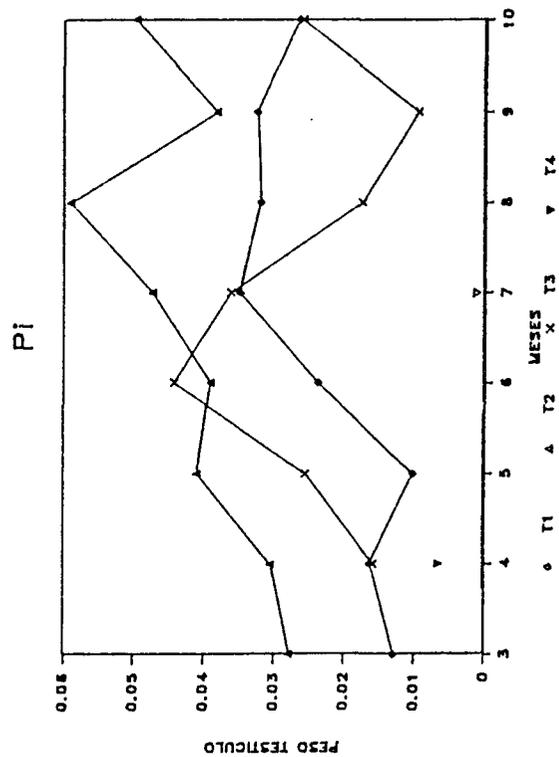
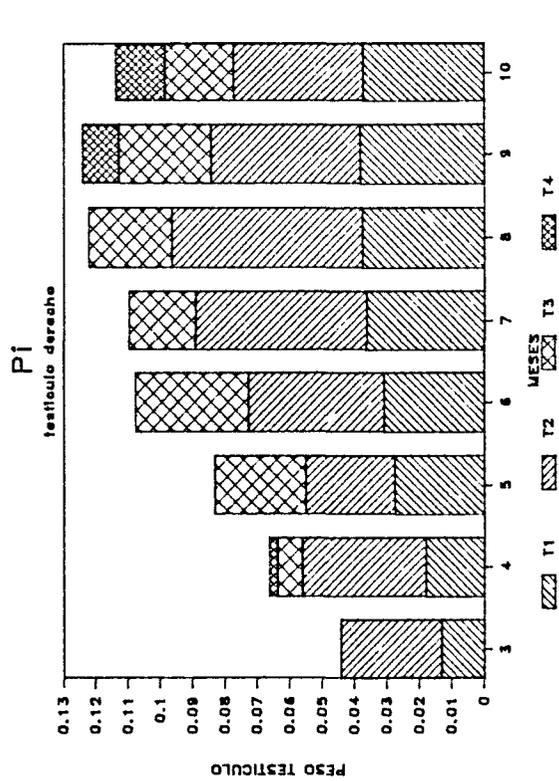
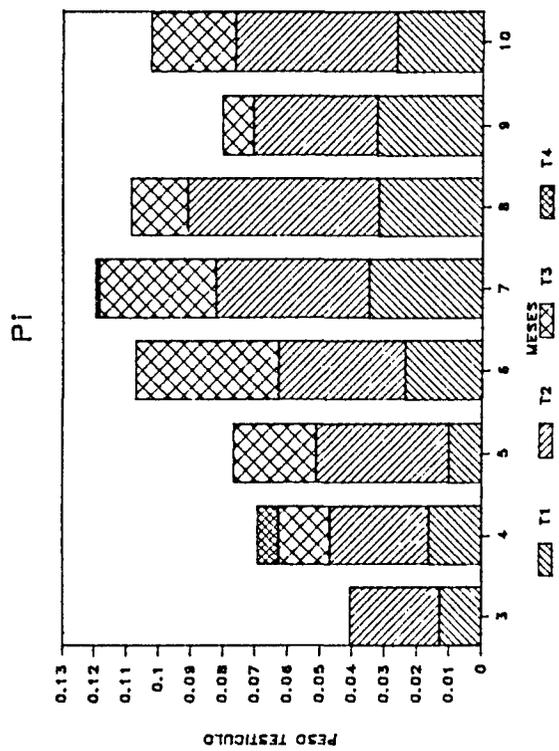


Figura 4.6a

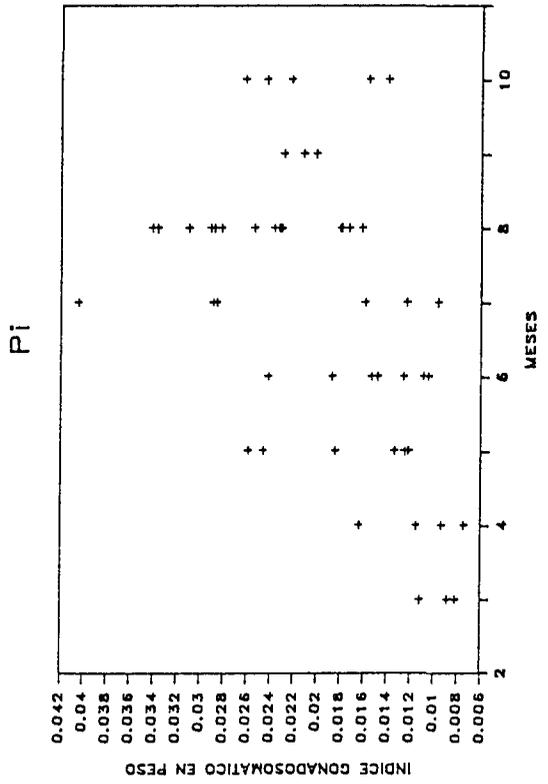
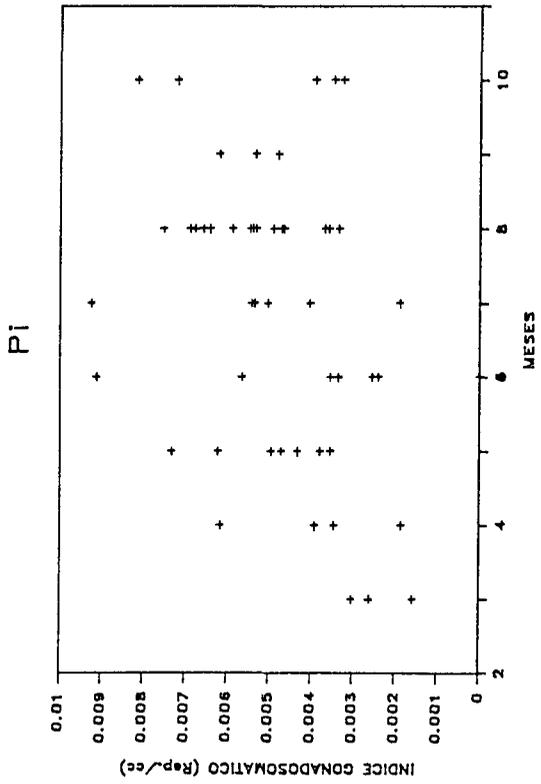
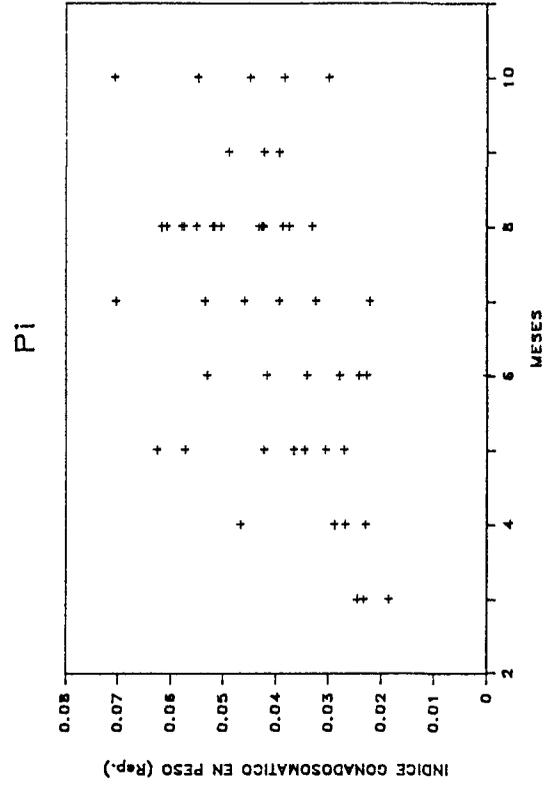
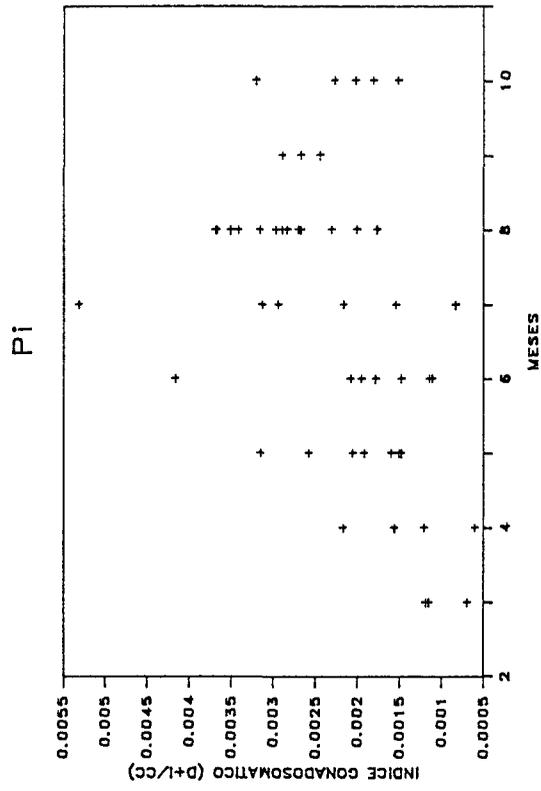
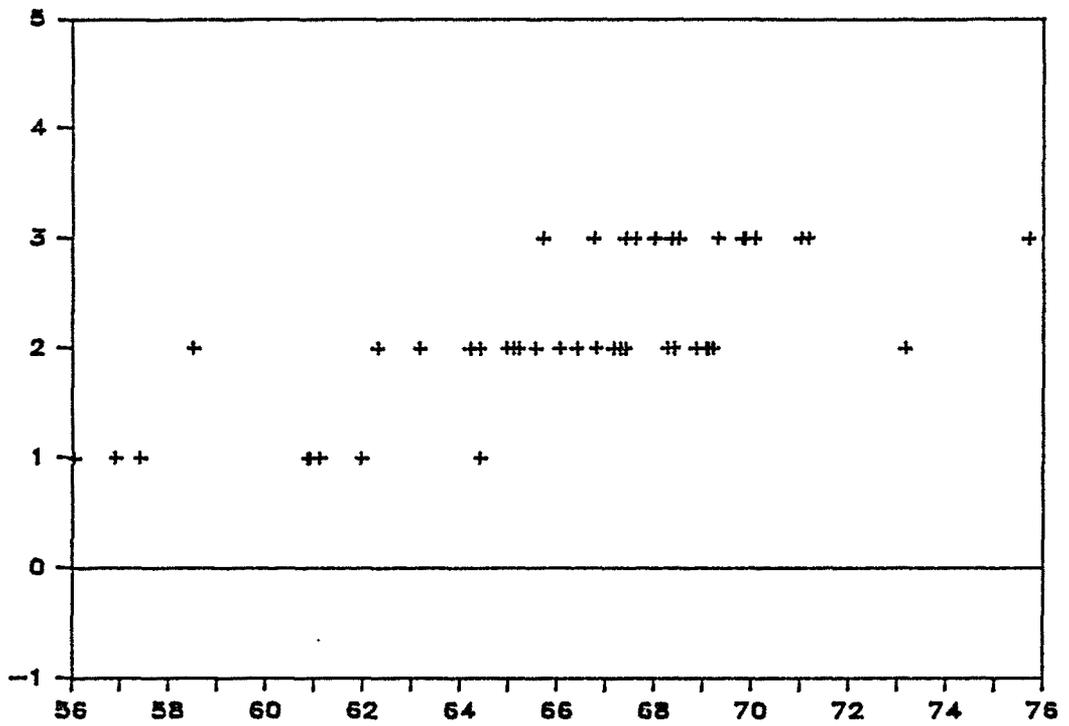


Figura 4.6b



Inglá

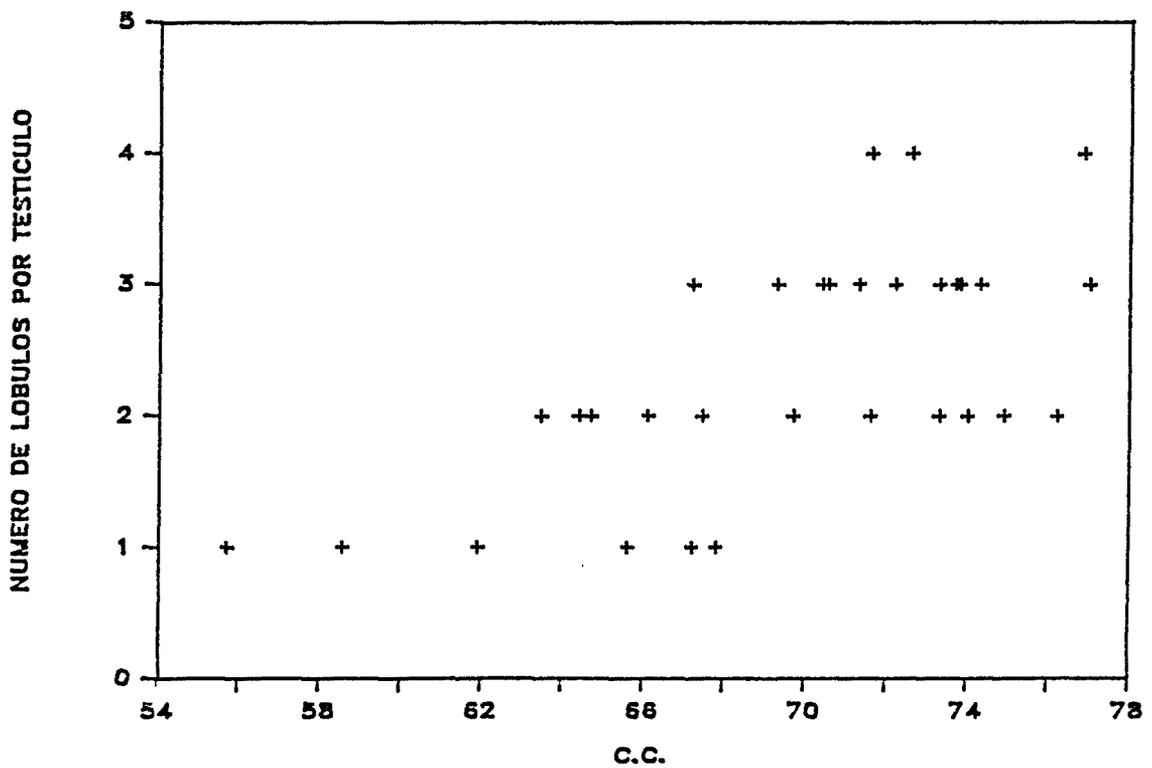


Figura 4.7

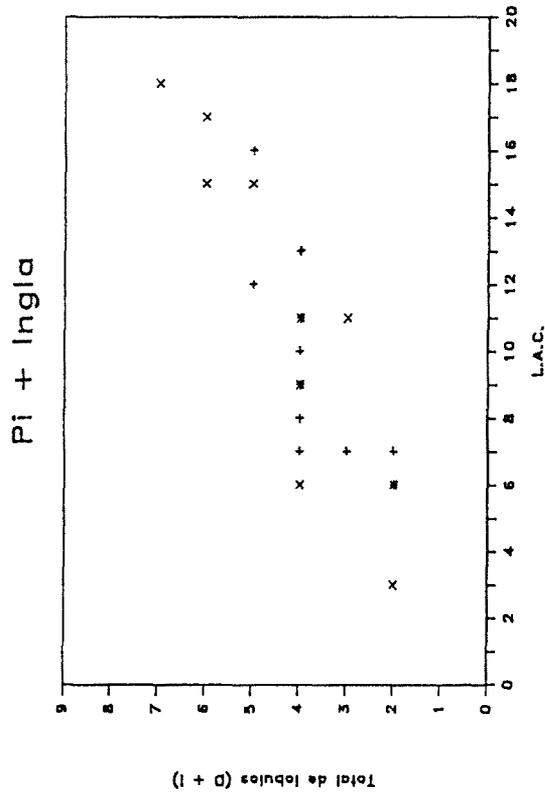
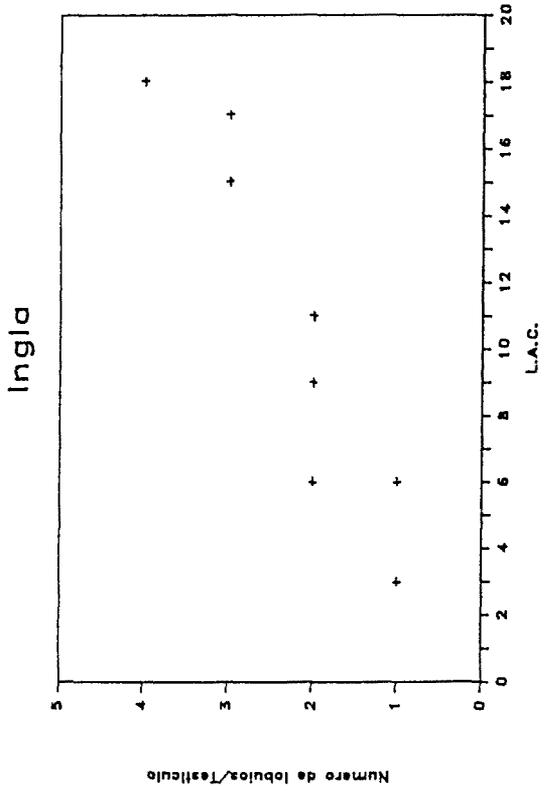
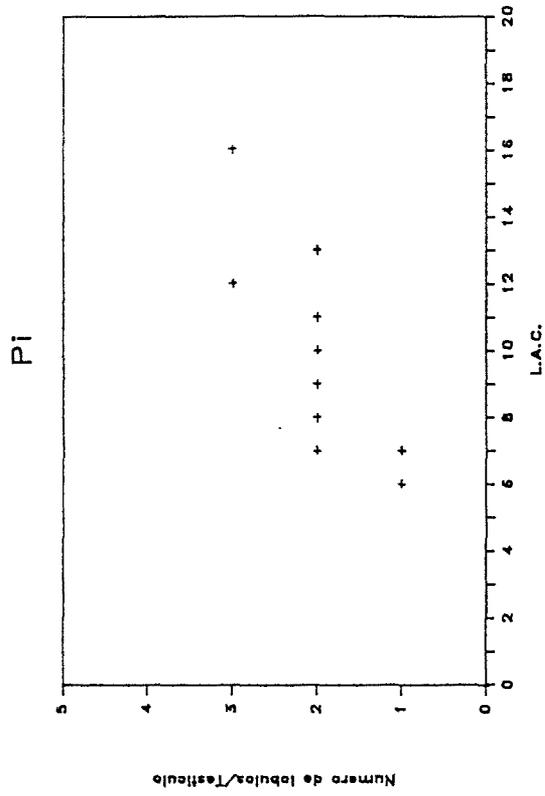
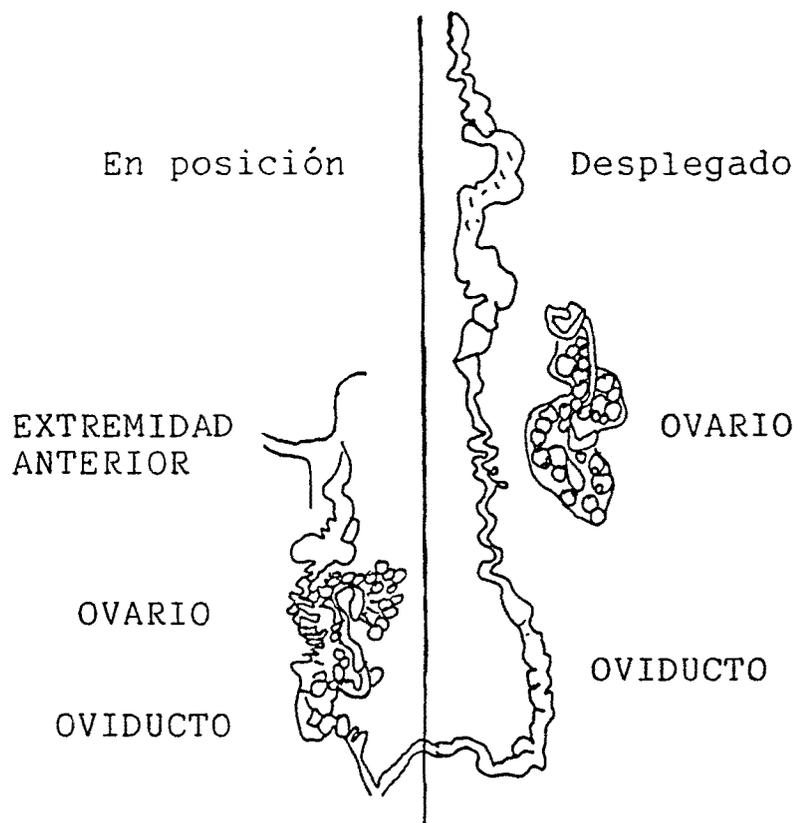


Figura 4.8



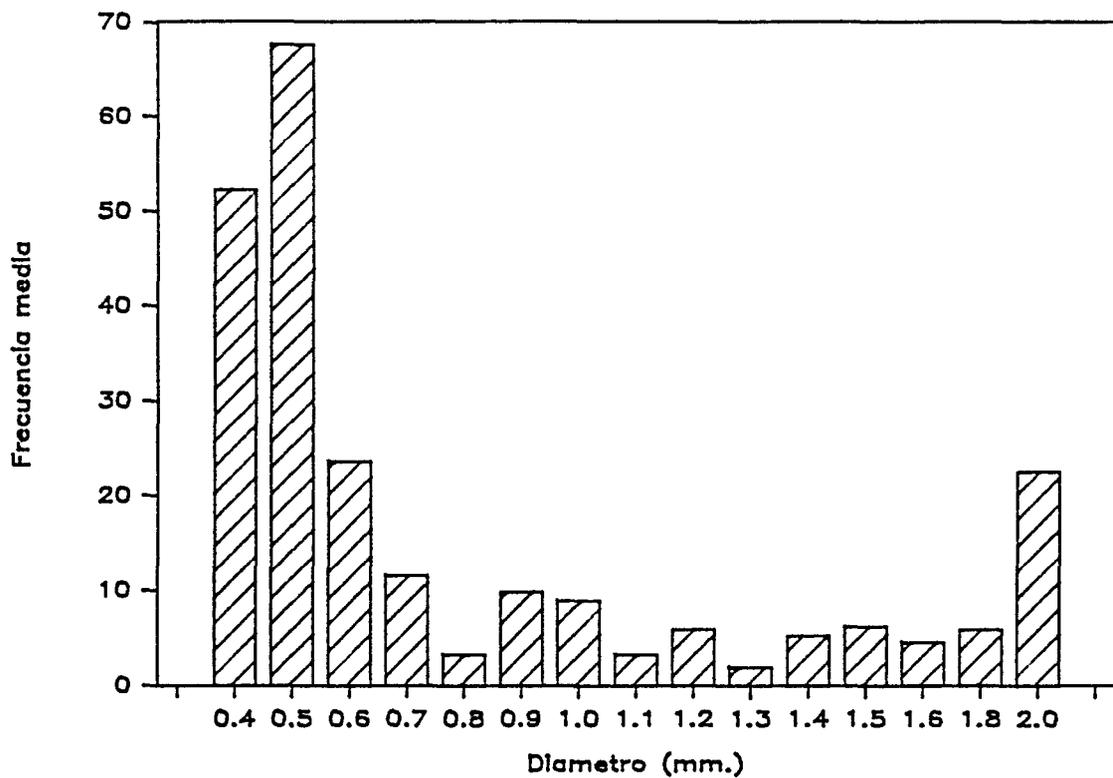
APARATO REPRODUCTOR DE LA HEMBRA

DE *E. asper*

(Según CLERGUE-GAZEAU 1971)

Figura 4.9

Pi (Septiembre D+I)



Pi (Octubre D+I)

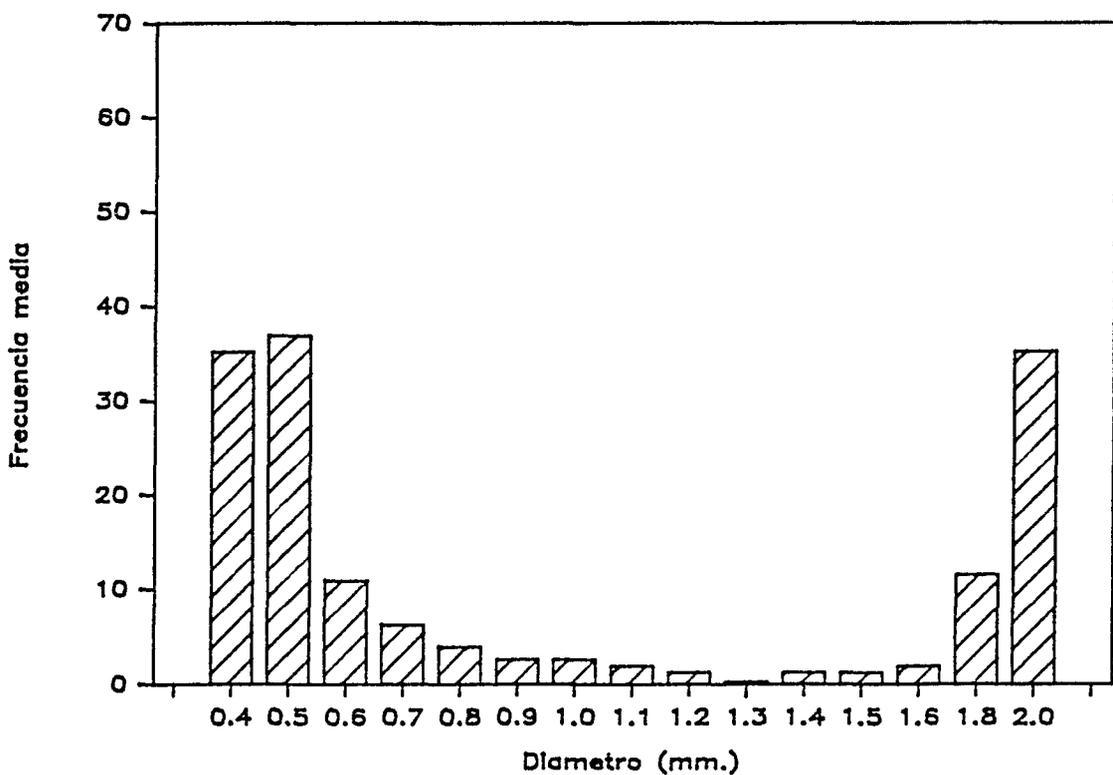


Figura 4.10

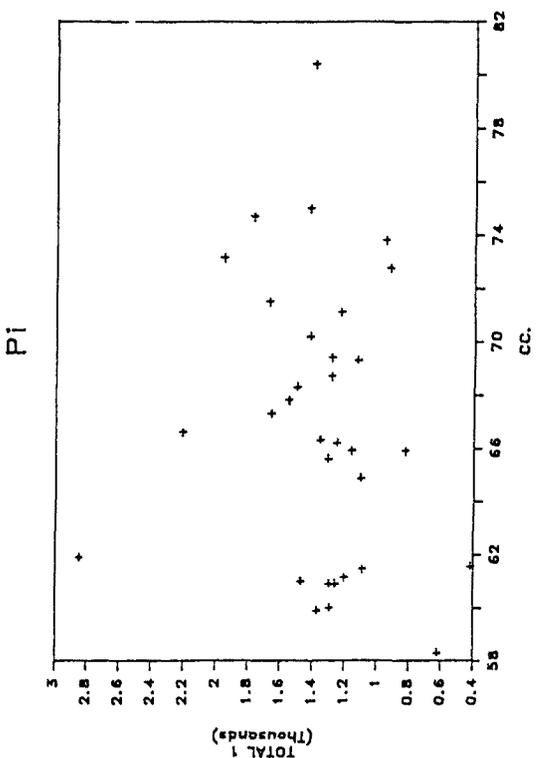
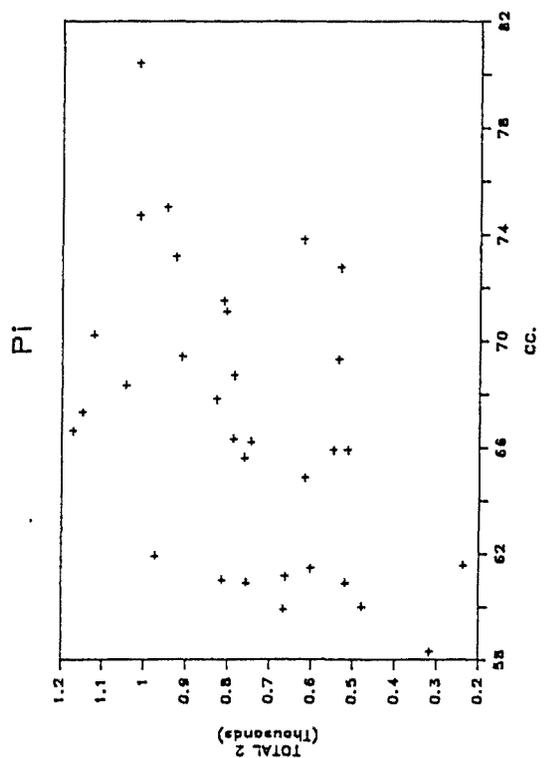
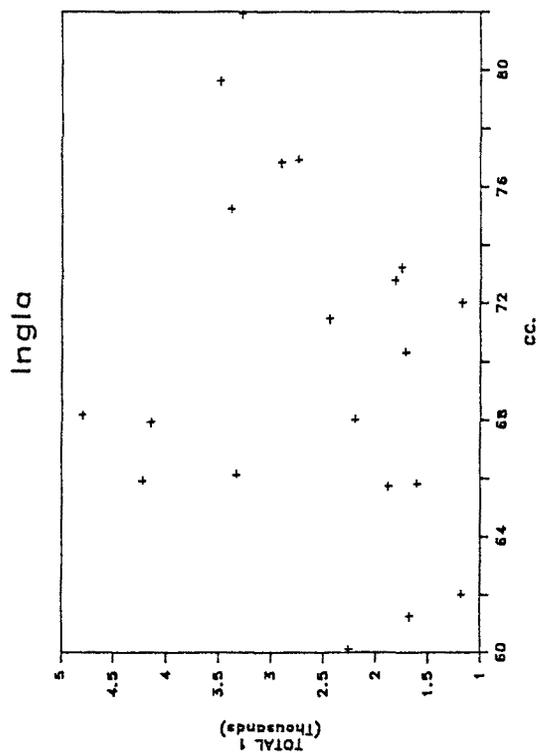
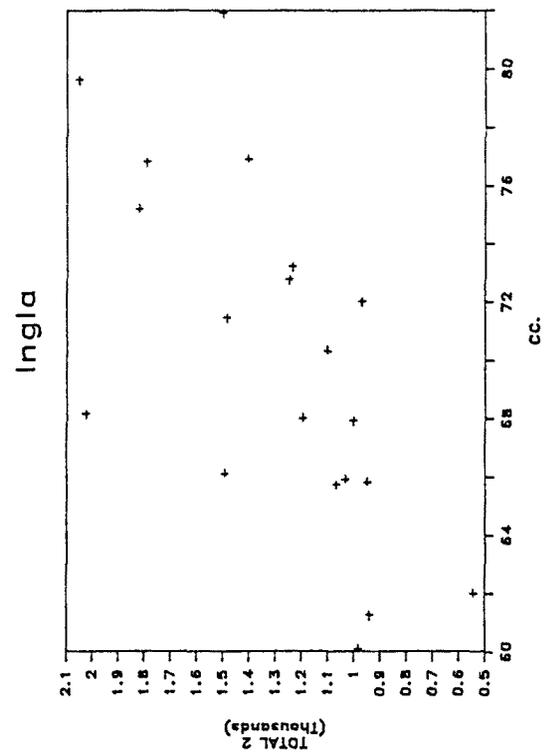
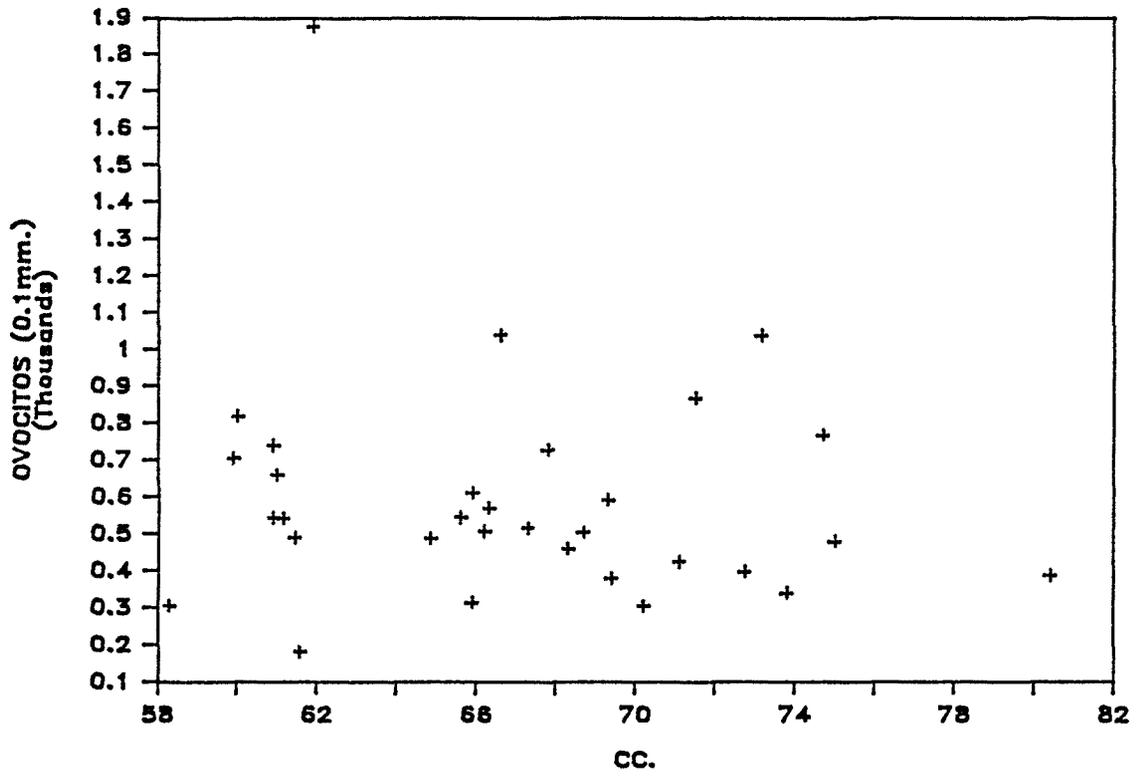


Figura 4.11

Pi



Inglá

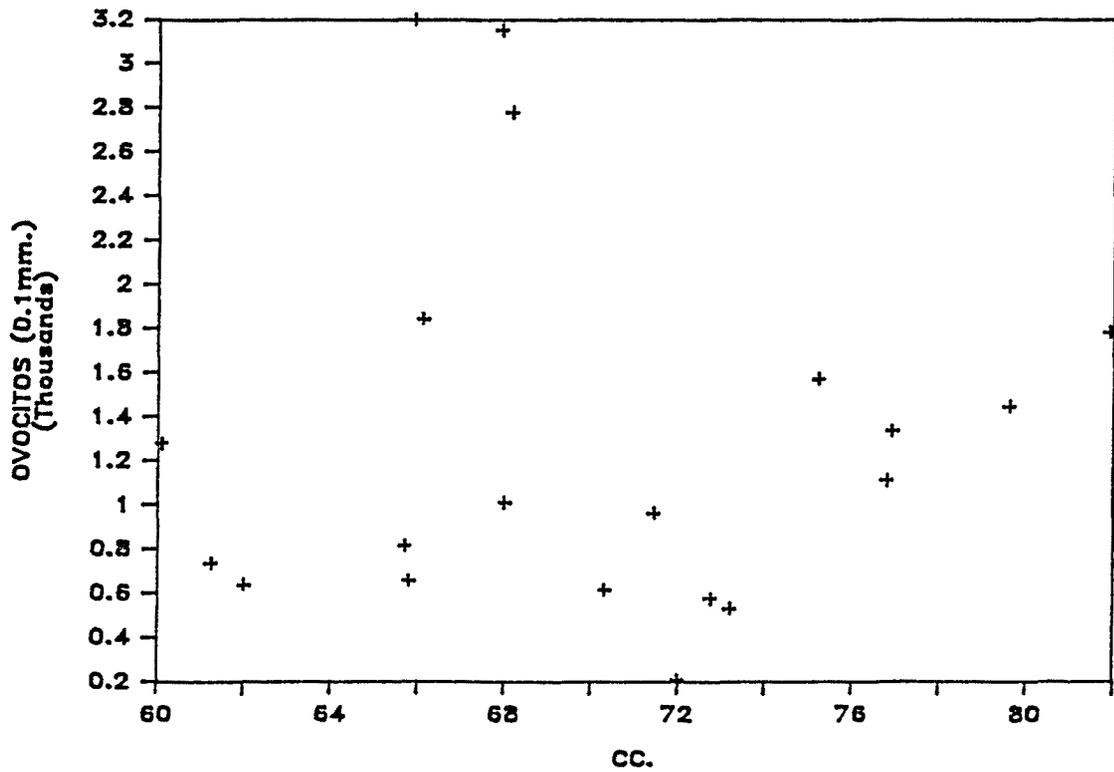


Figura 4.12

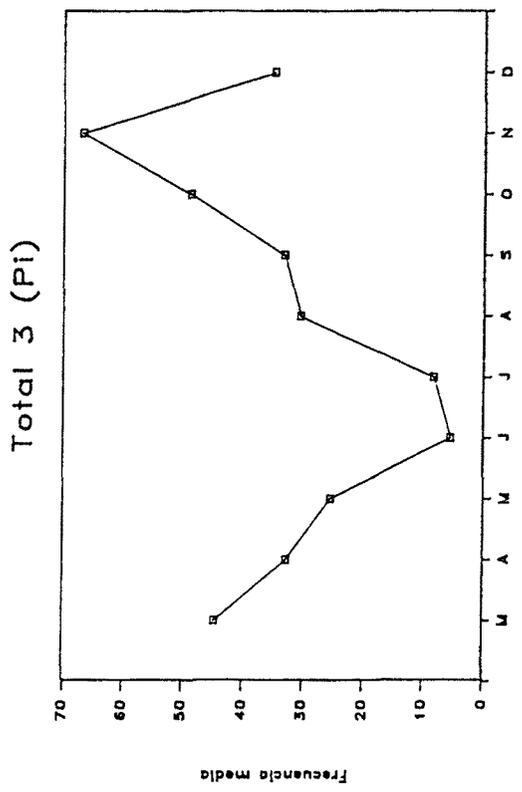
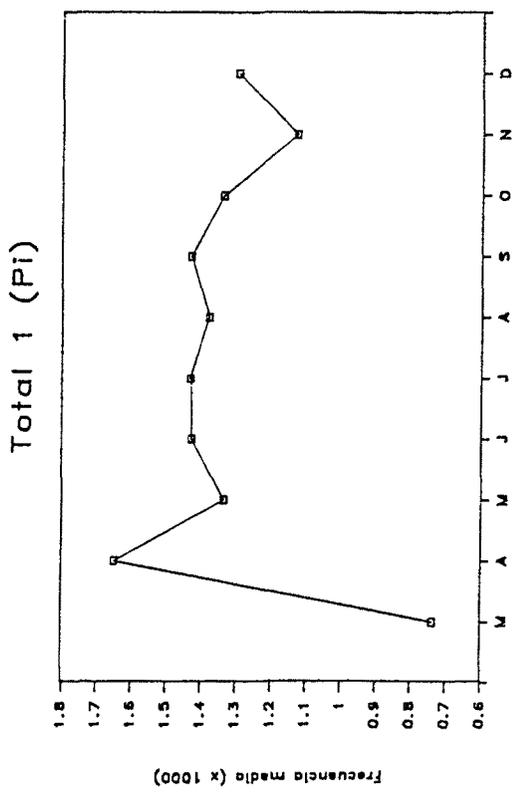
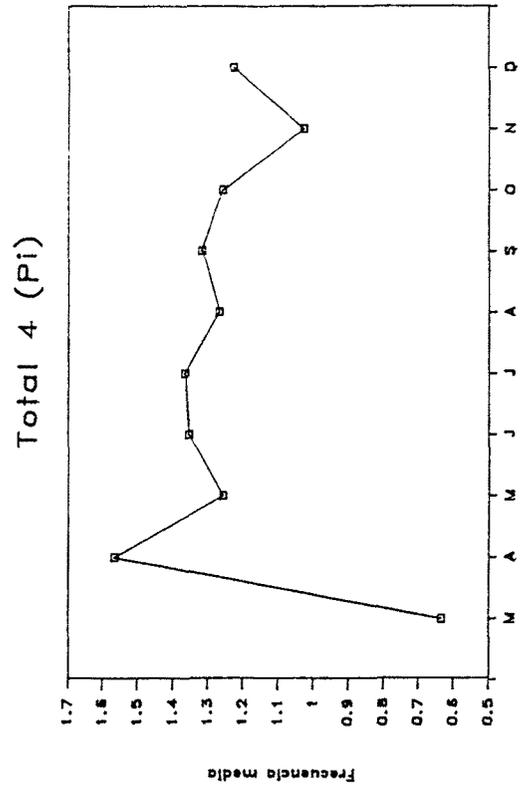
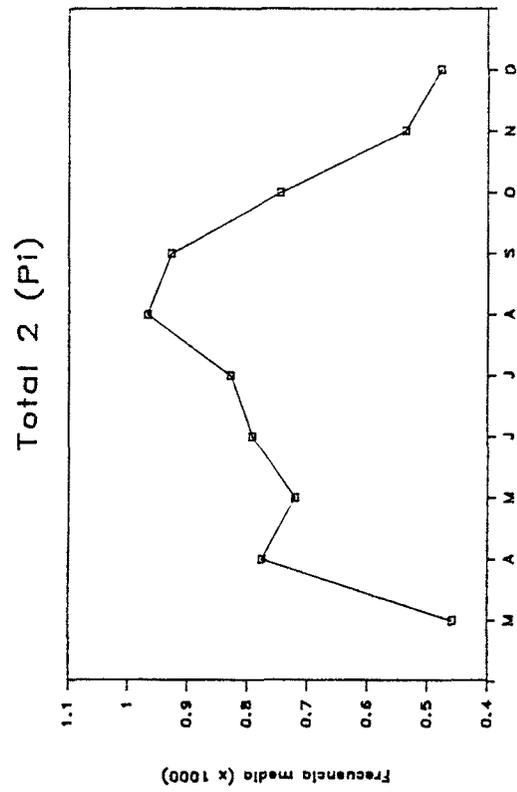


Figura 4.13a

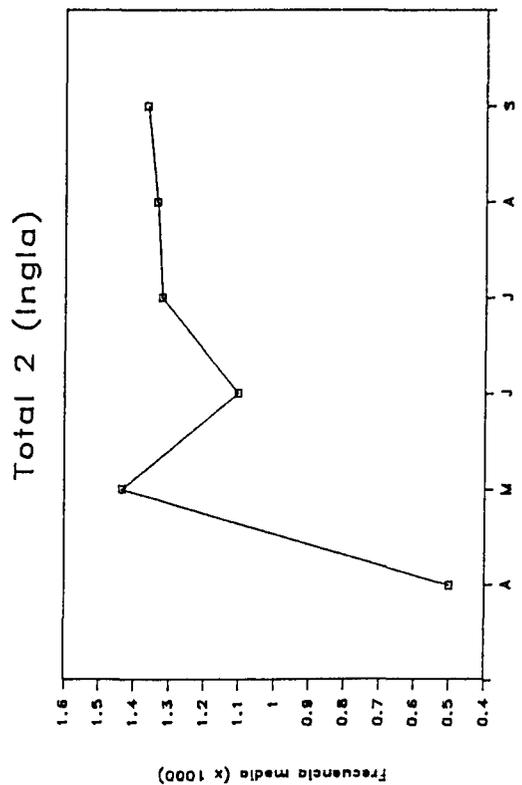
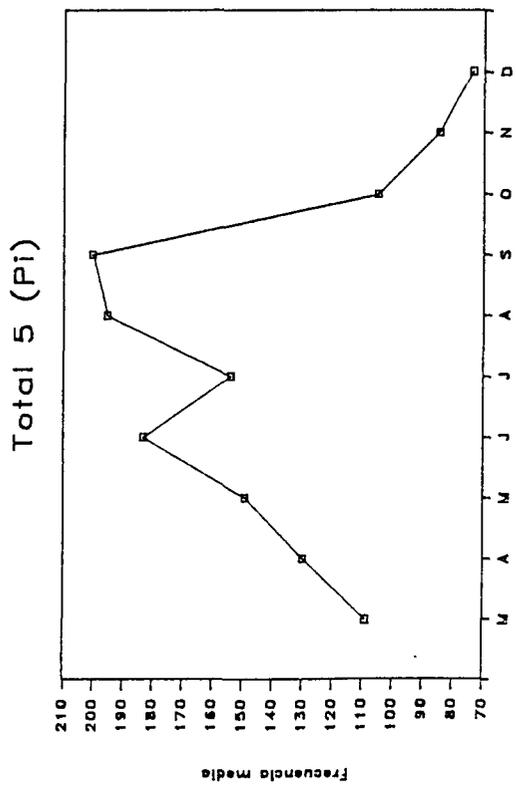
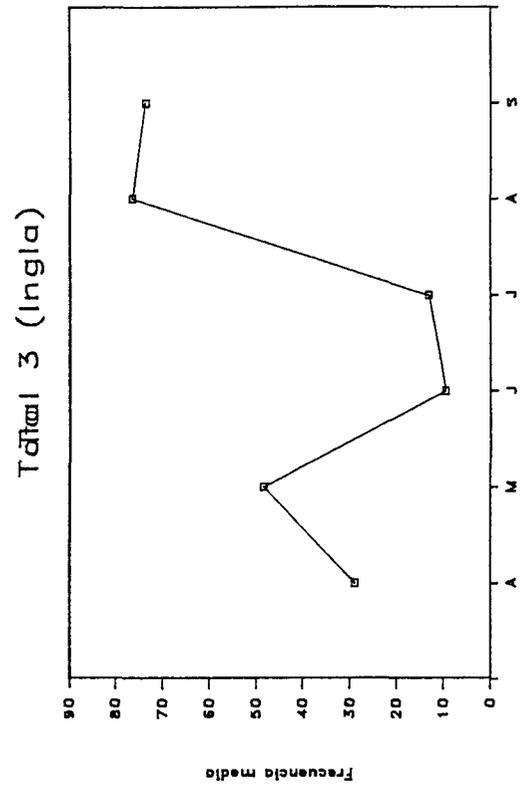
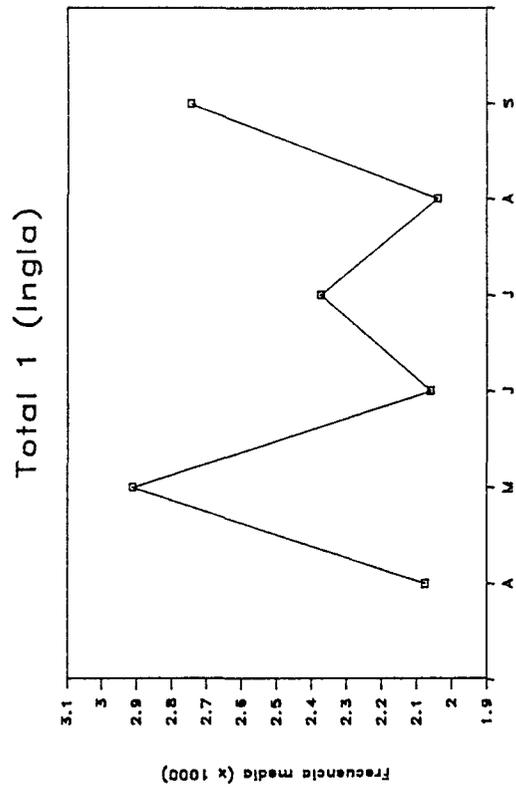


Figura 4.13b

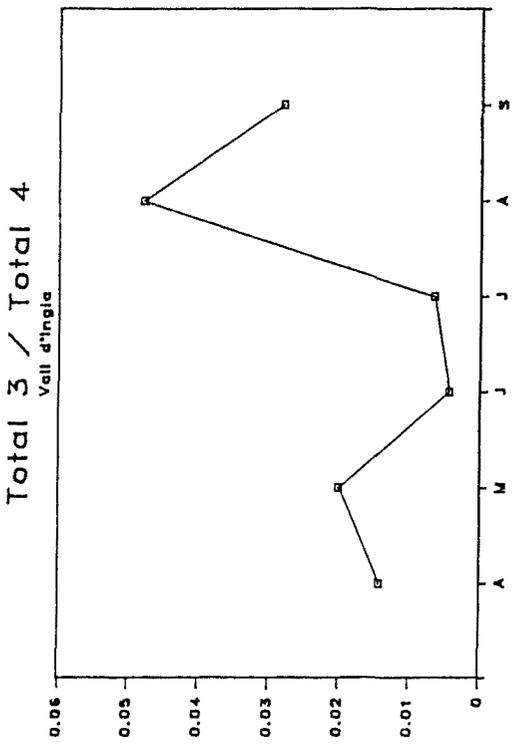
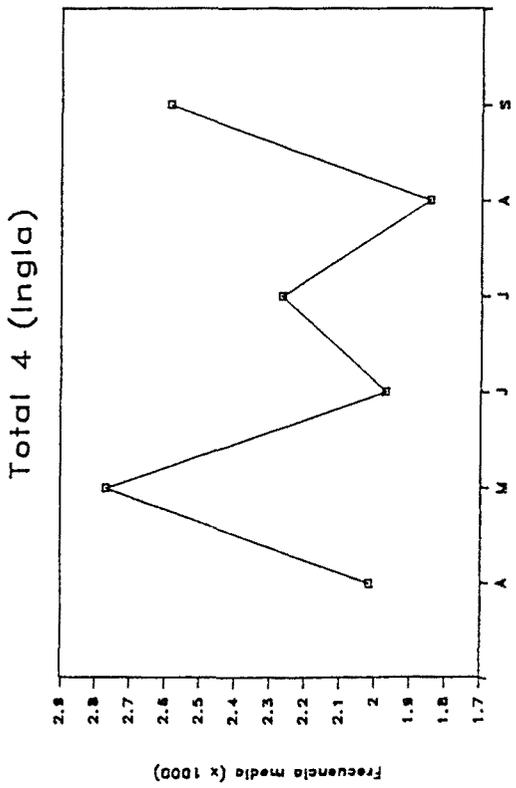
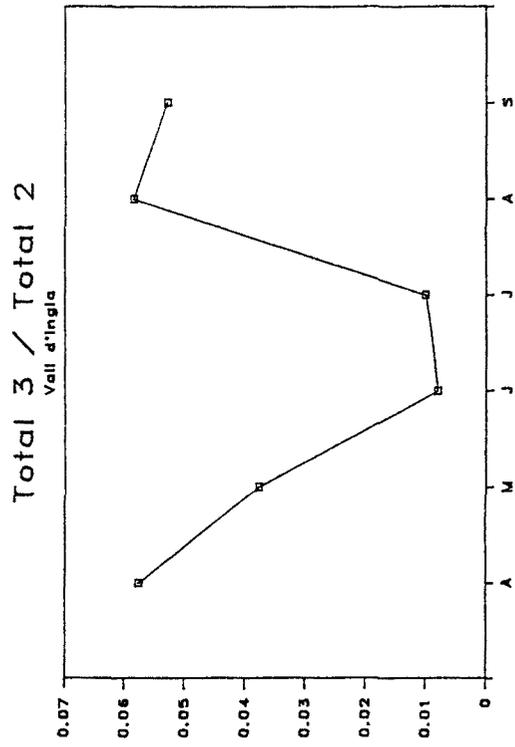
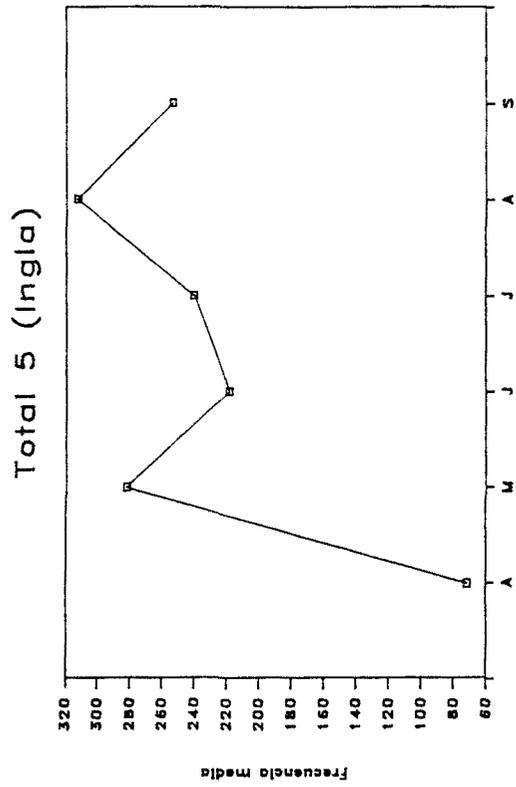


Figura 4.13c

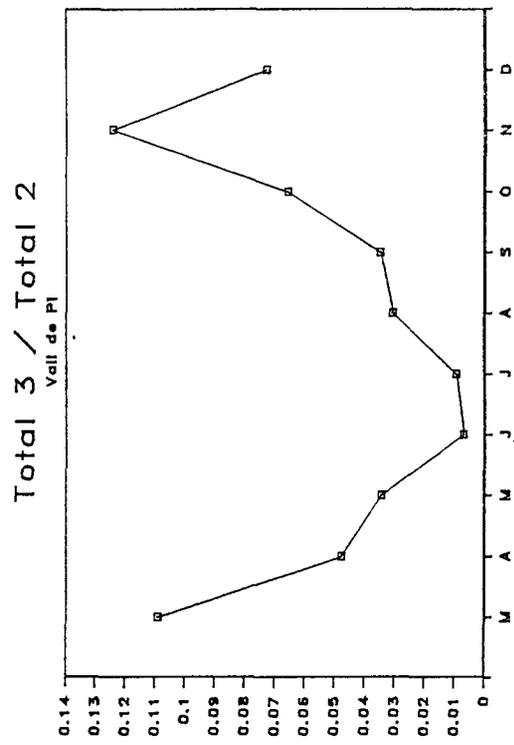
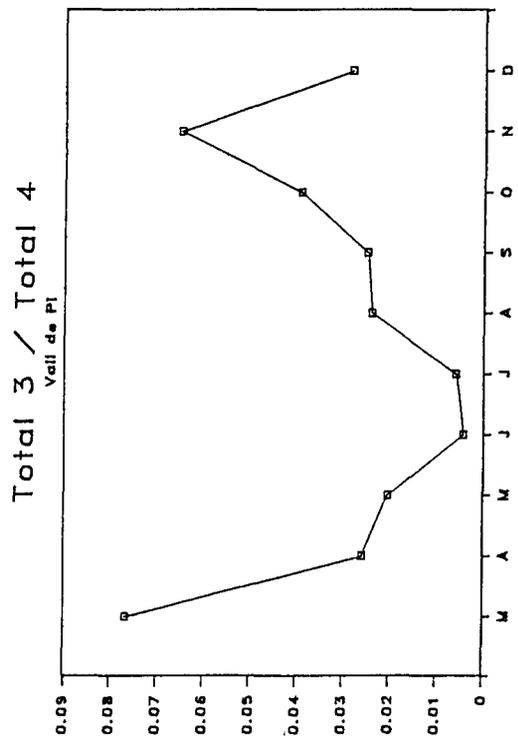
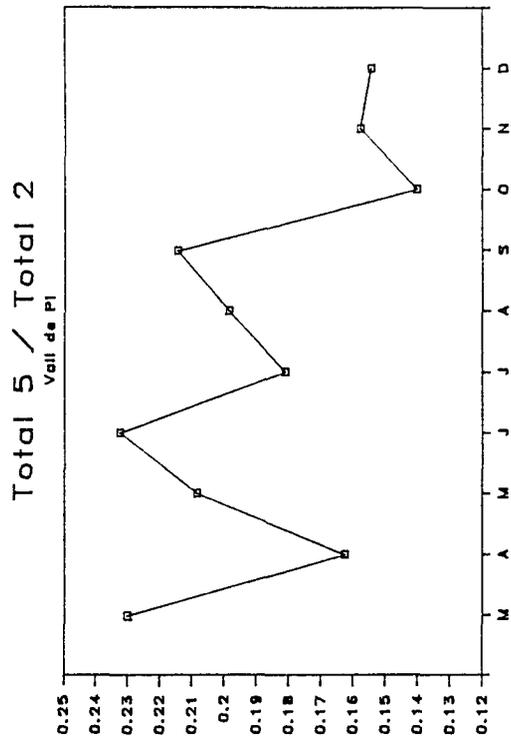
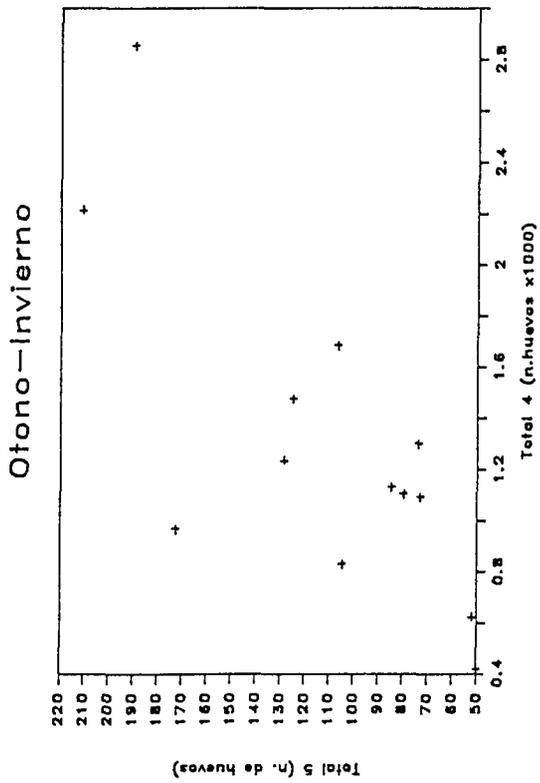


Figura 4.14

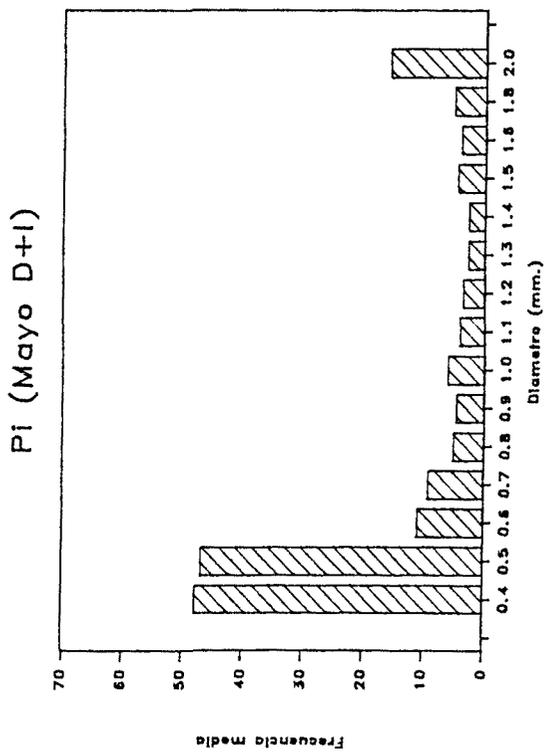
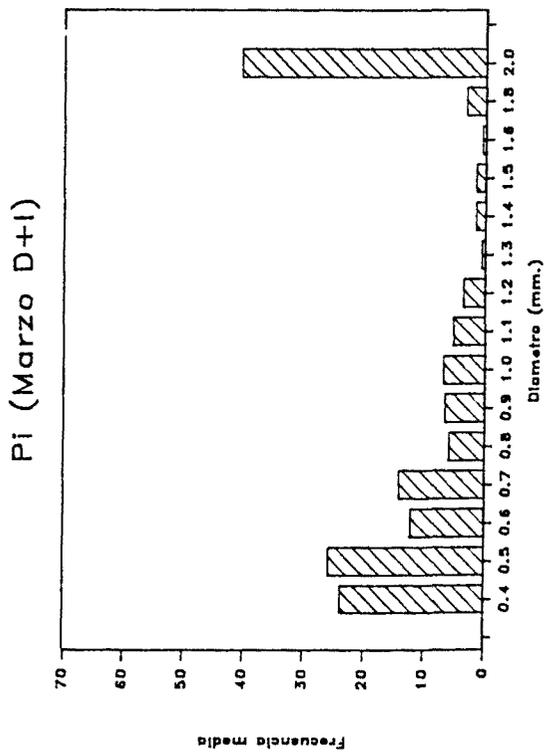
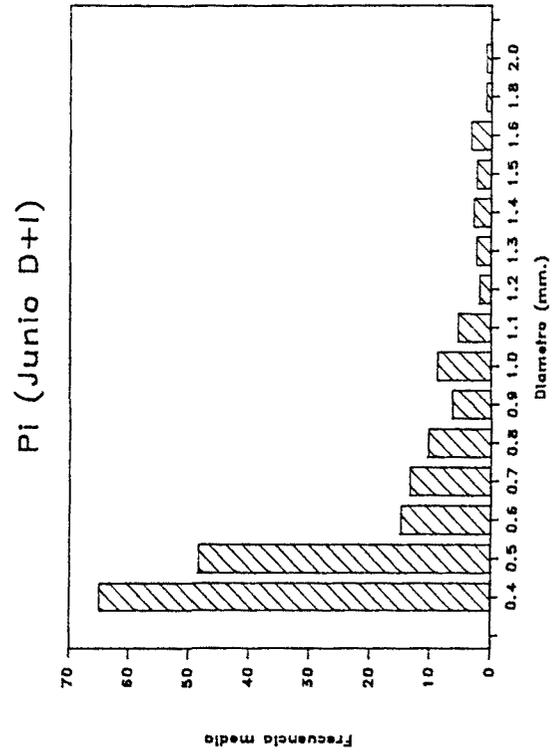
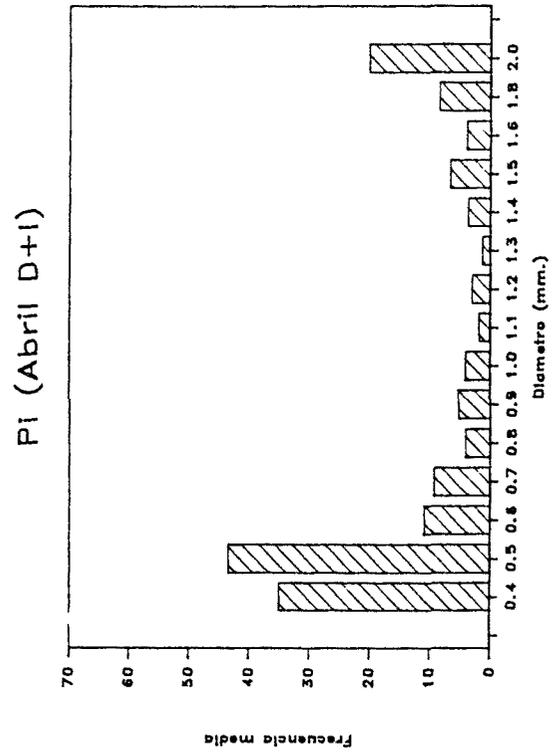


Figura 4.15a

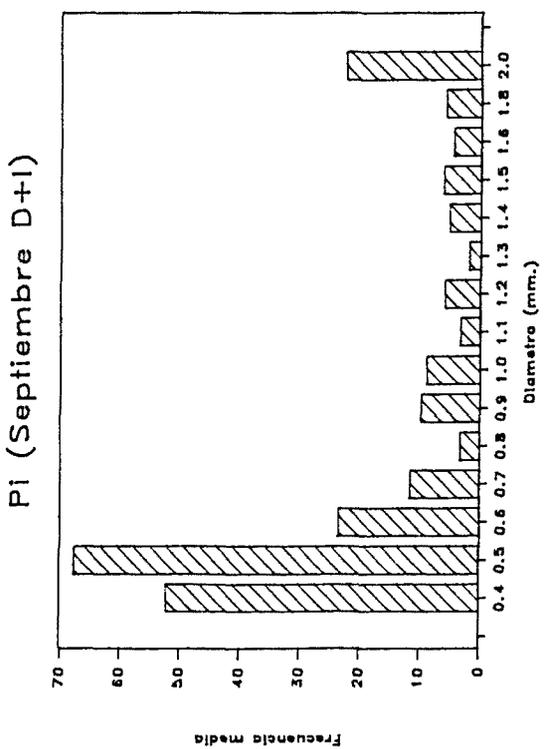
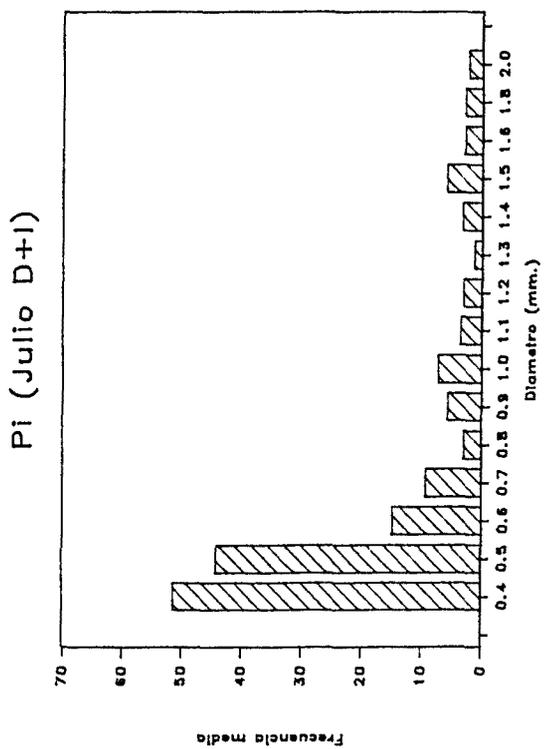
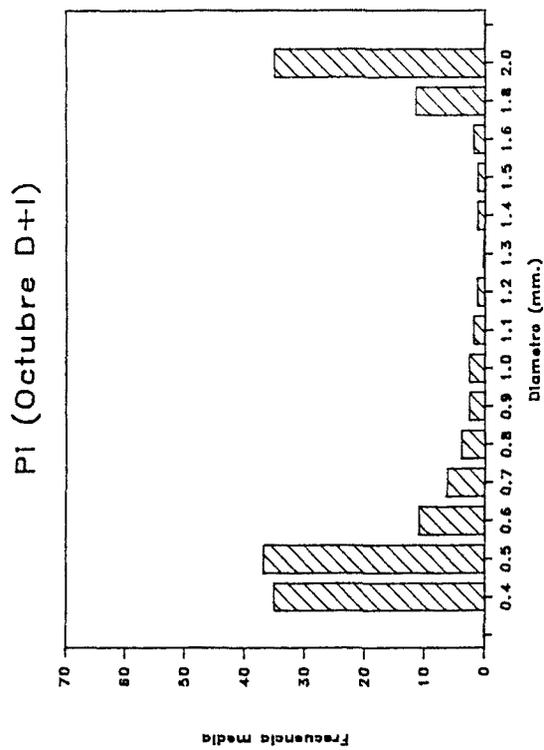
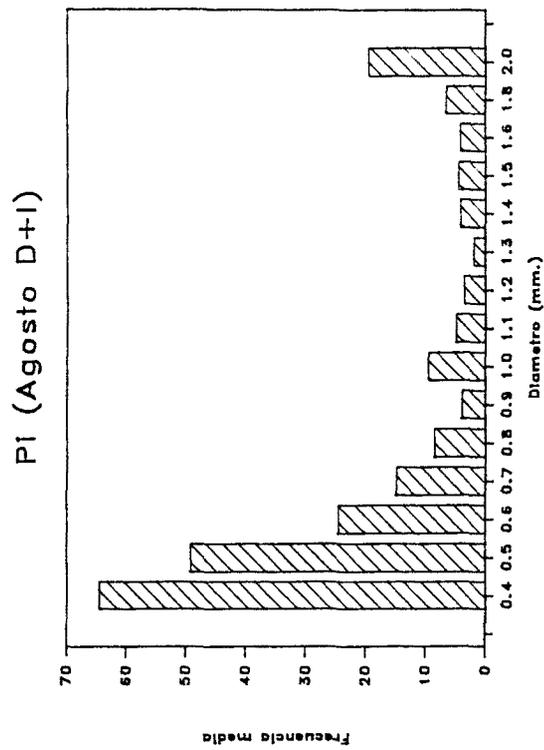


Figura 4.15b

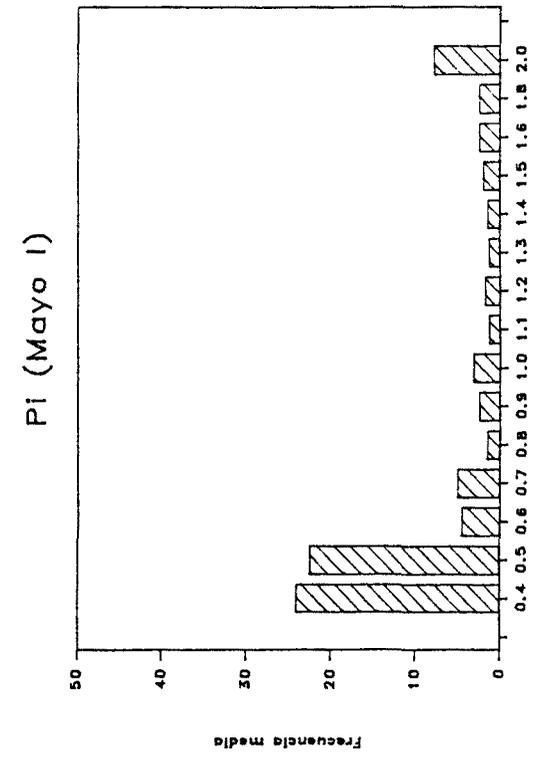
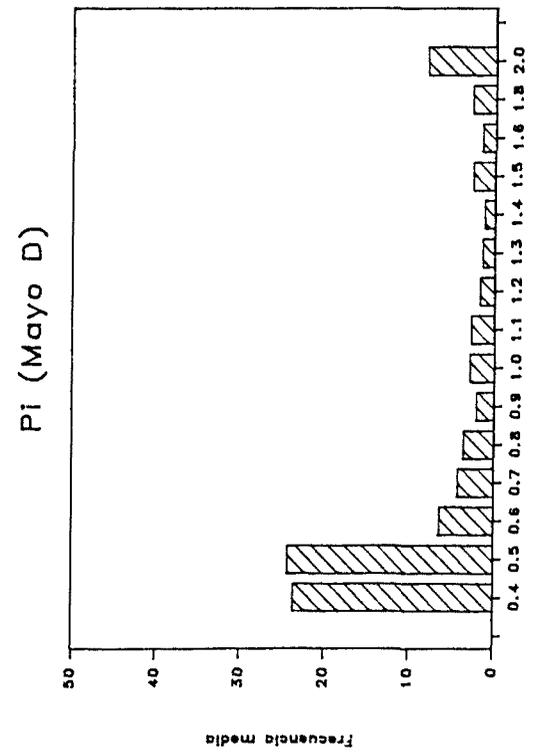
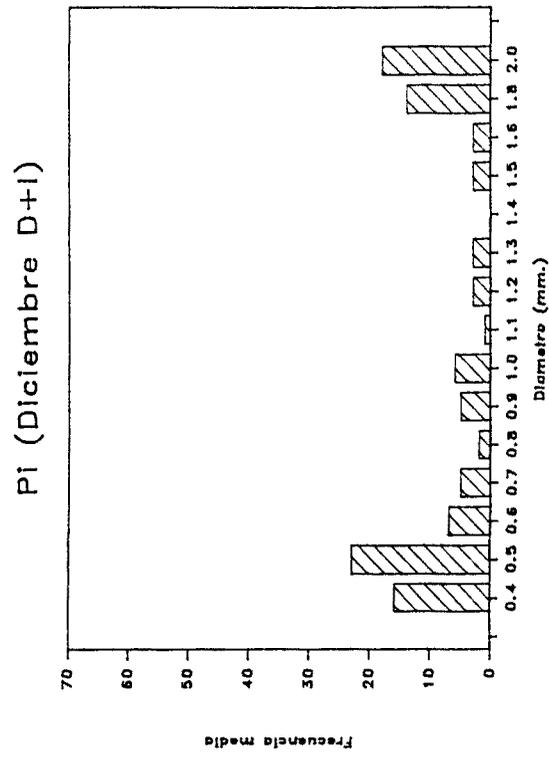
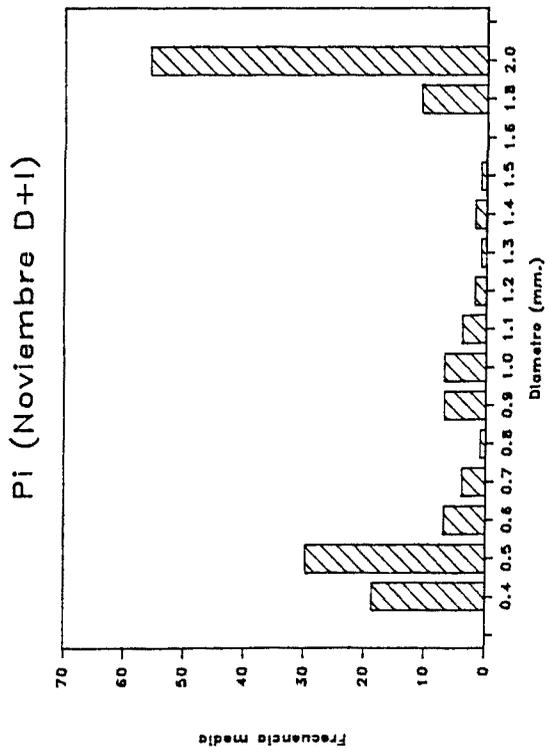
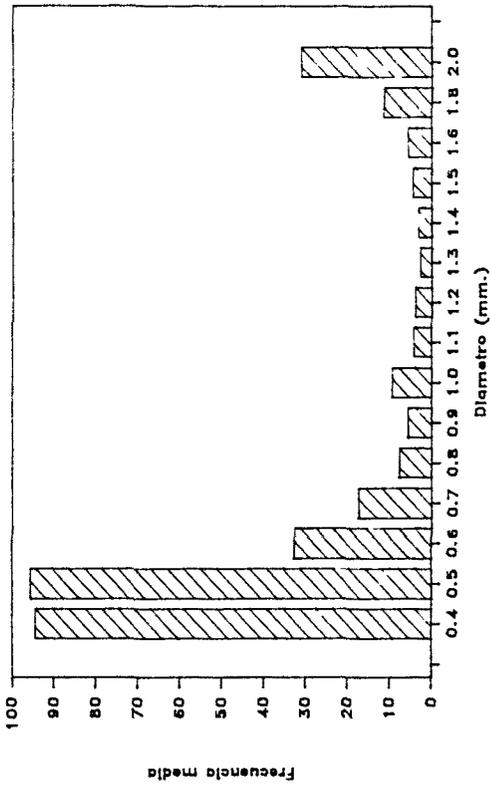
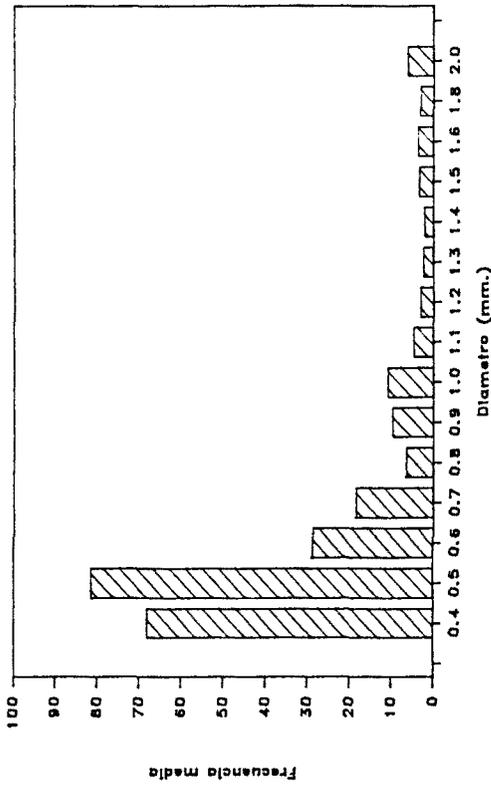


Figura 4.15c

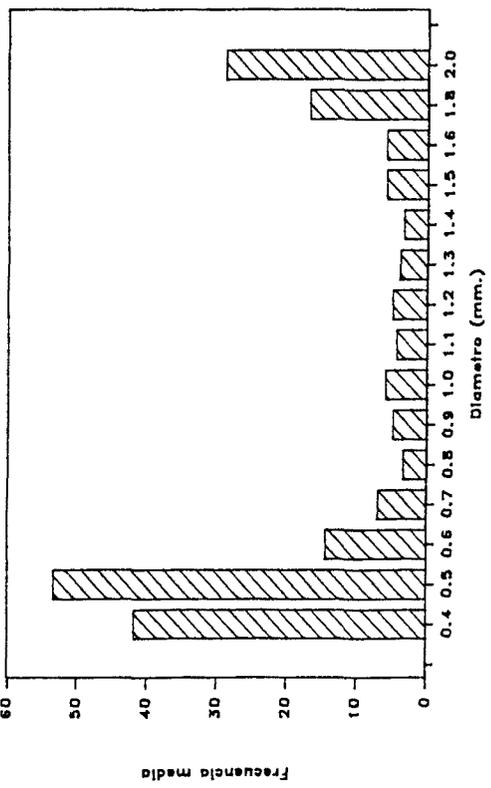
Ingla (Mayo D+I)



Ingla (Julio D+I)



Ingla (Abril D+I)



Ingla (Junio D+I)

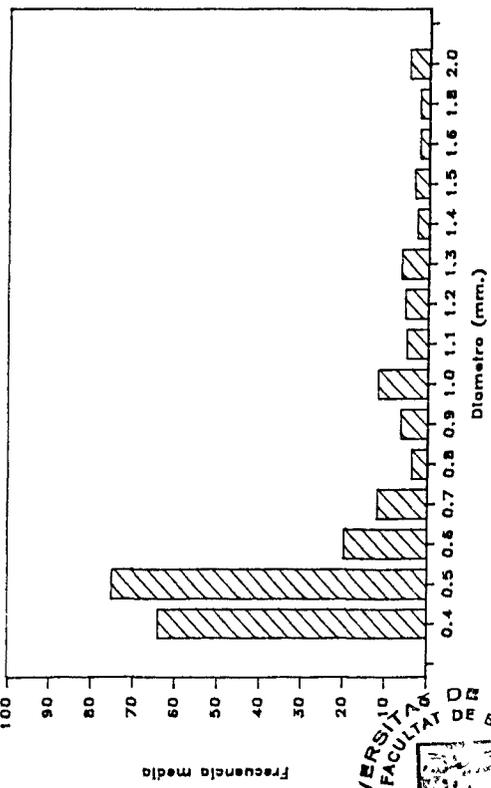
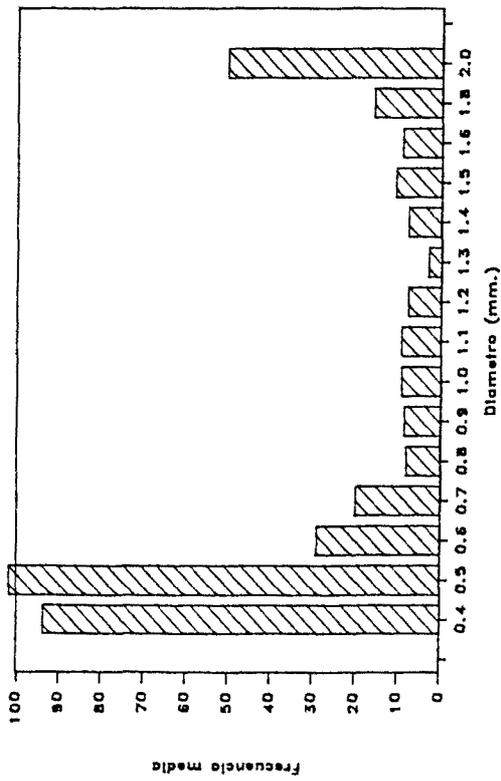


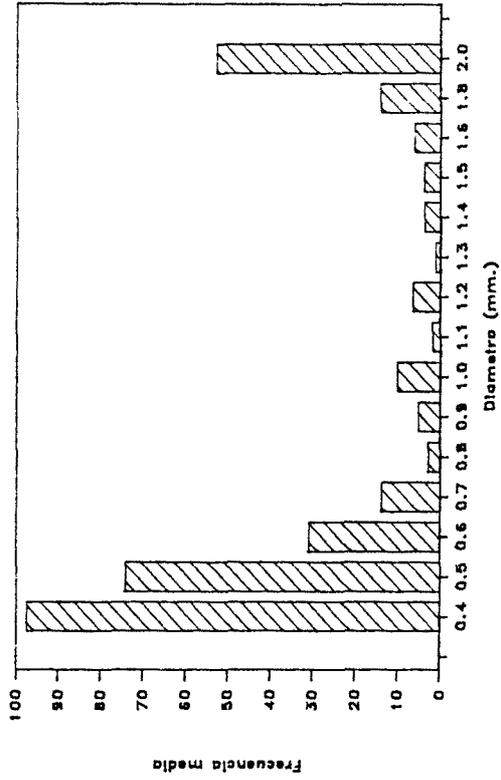
Figura 4.16a



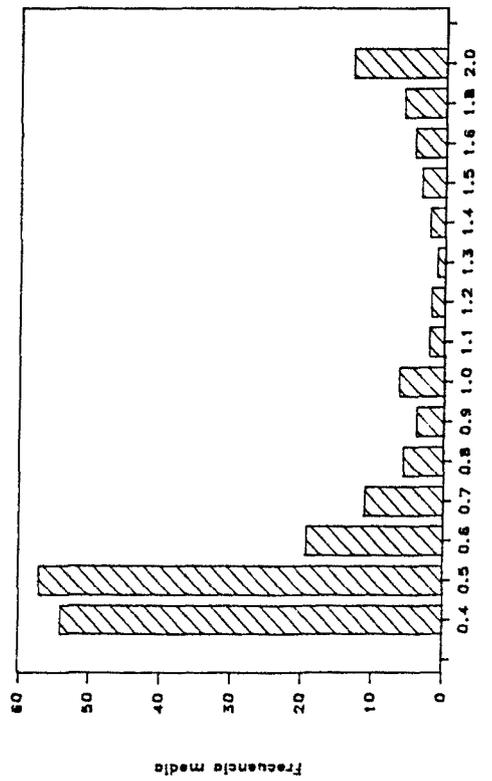
Inгла (Agosto D+I)



Inгла (Septiembre D+I)



Inгла (Mayo D)



Inгла (Mayo I)

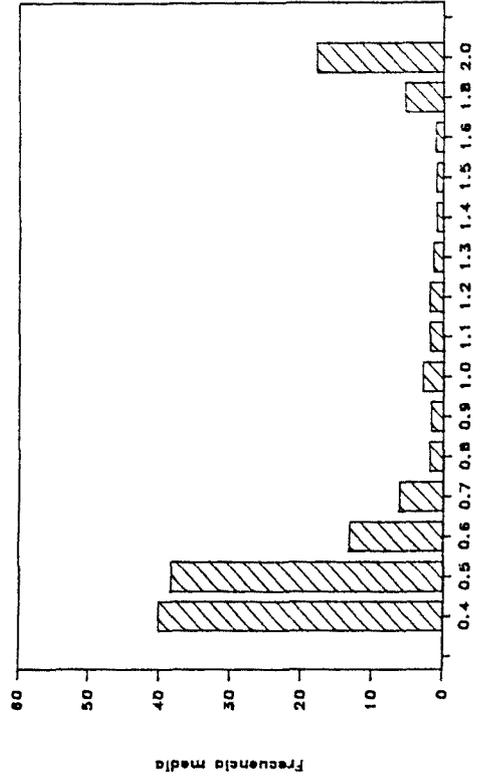


Figura 4.16b

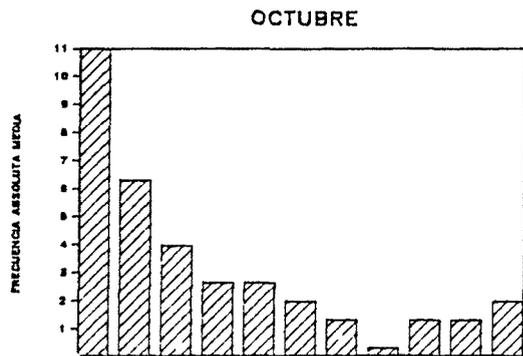
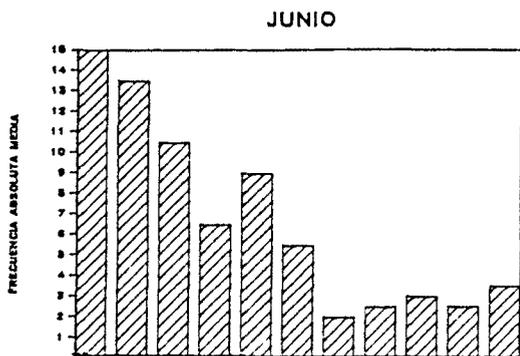
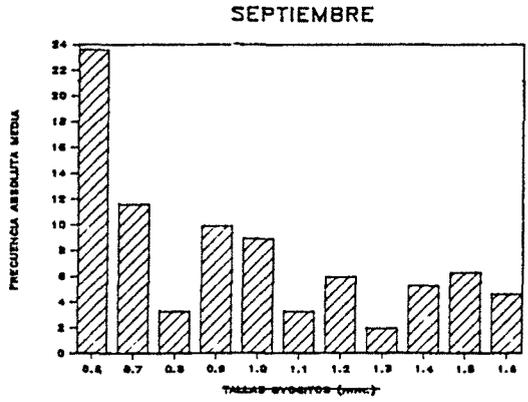
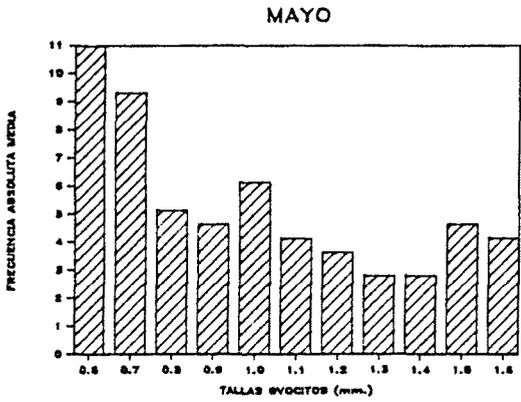
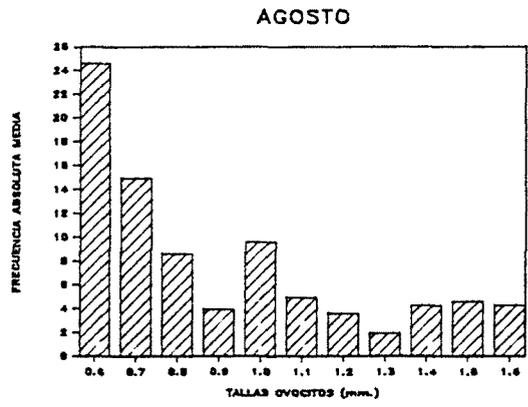
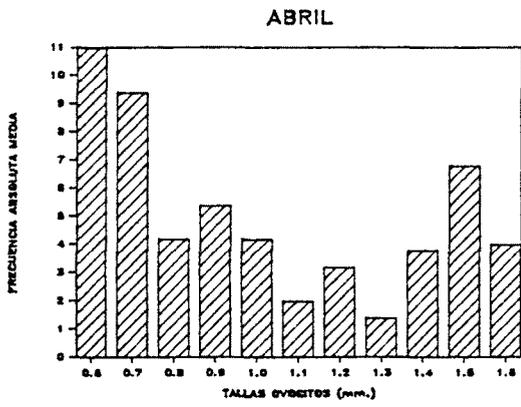
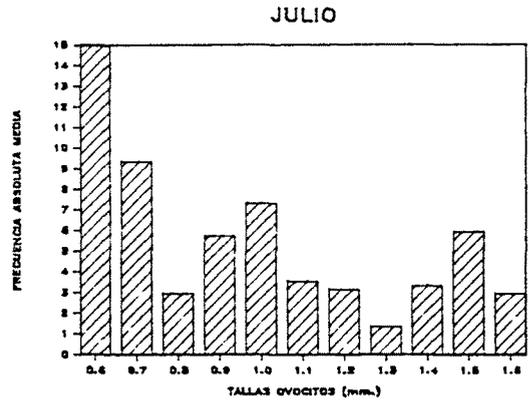
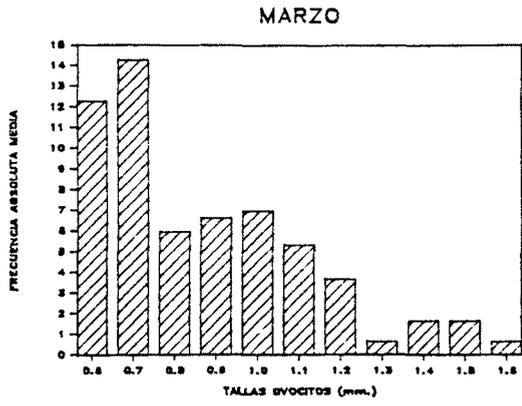


Figura 4.16c

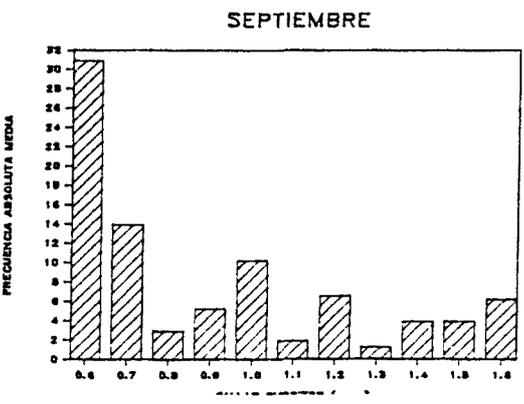
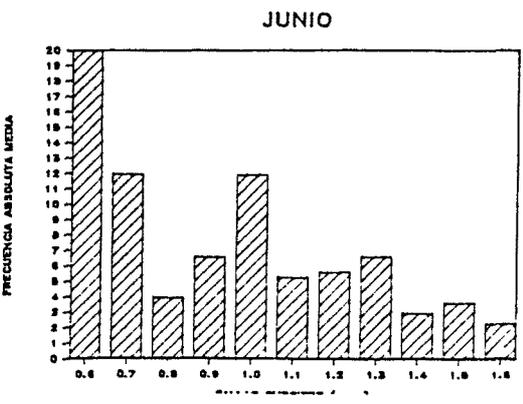
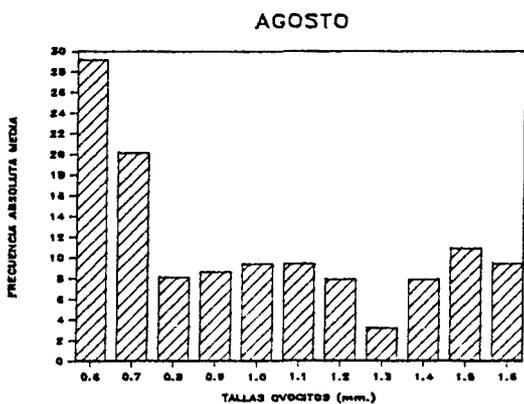
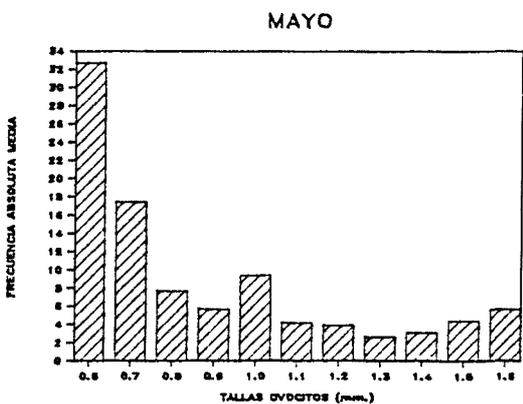
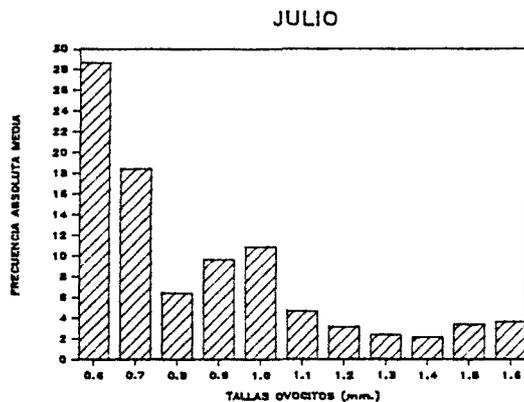
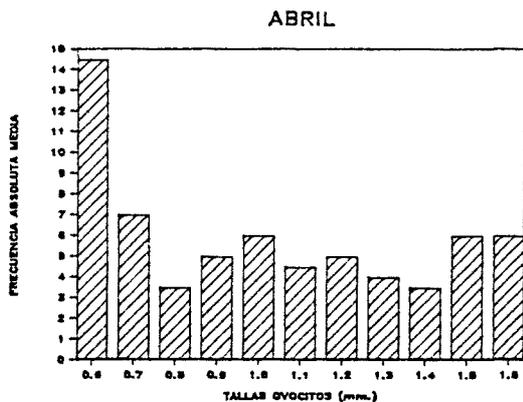
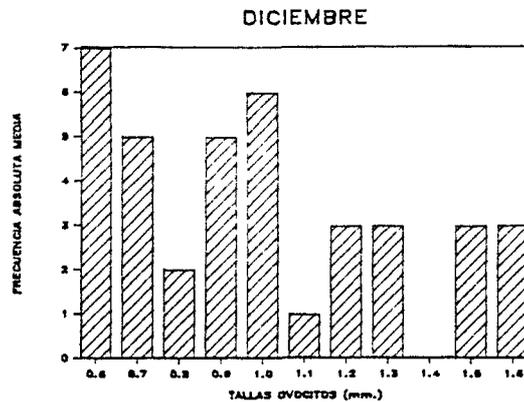
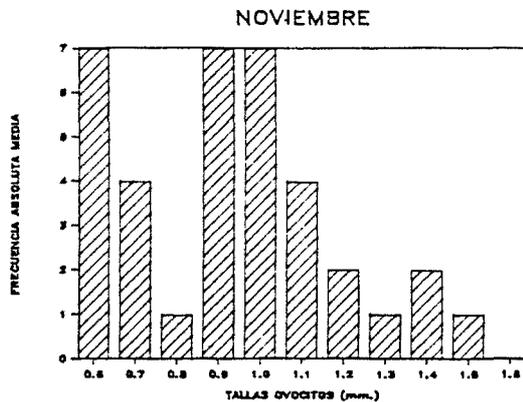
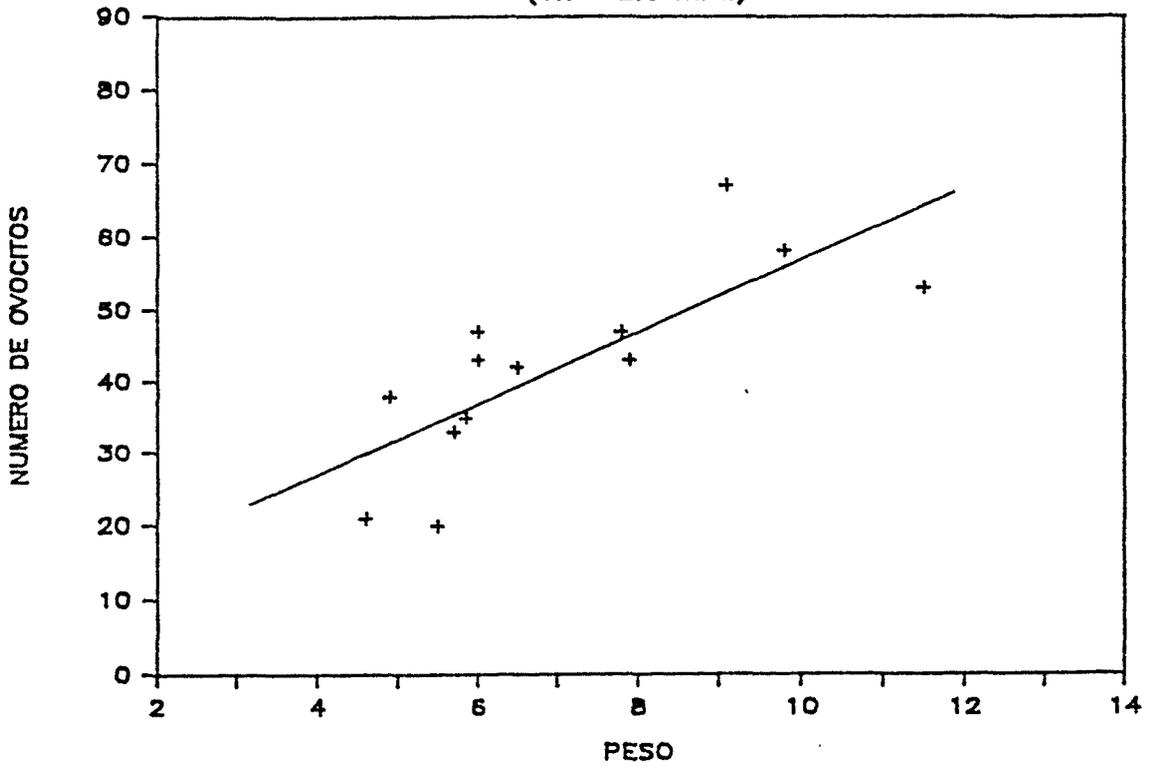


Figura 4.16d

Euproctus asper
(1.7 -2.0 mm.)



Euproctus asper
(1.7 -2.0 mm.)

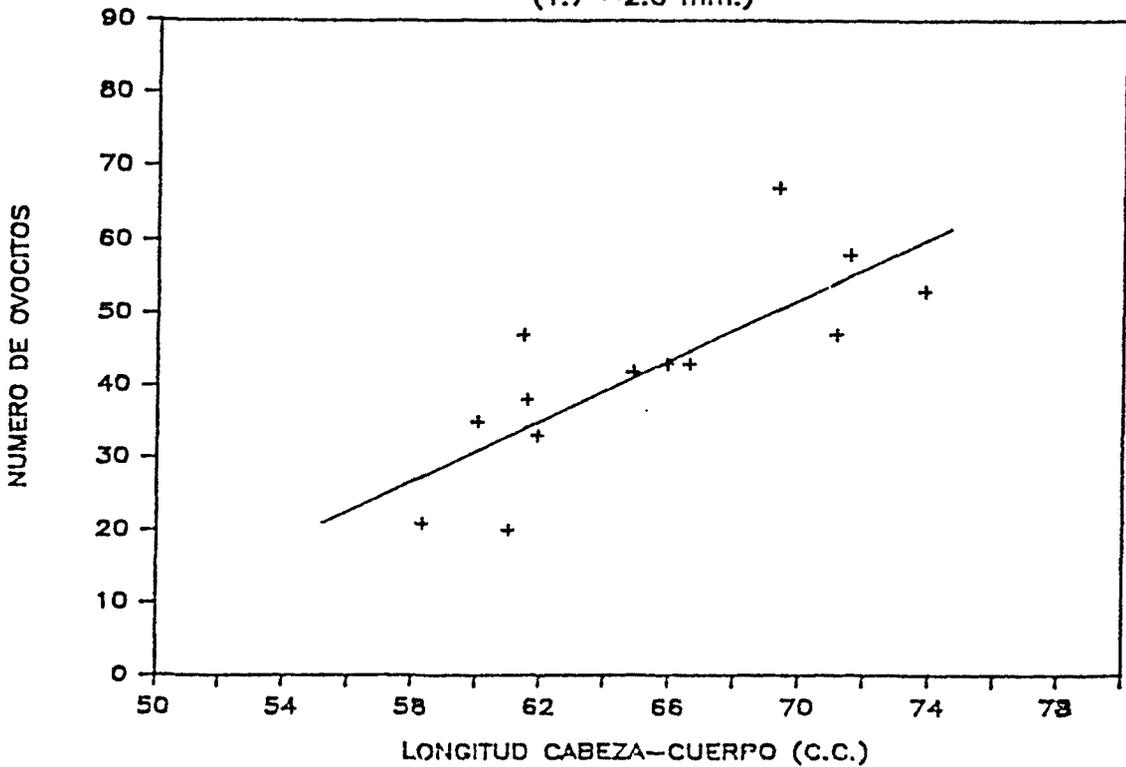


Figura 4.18

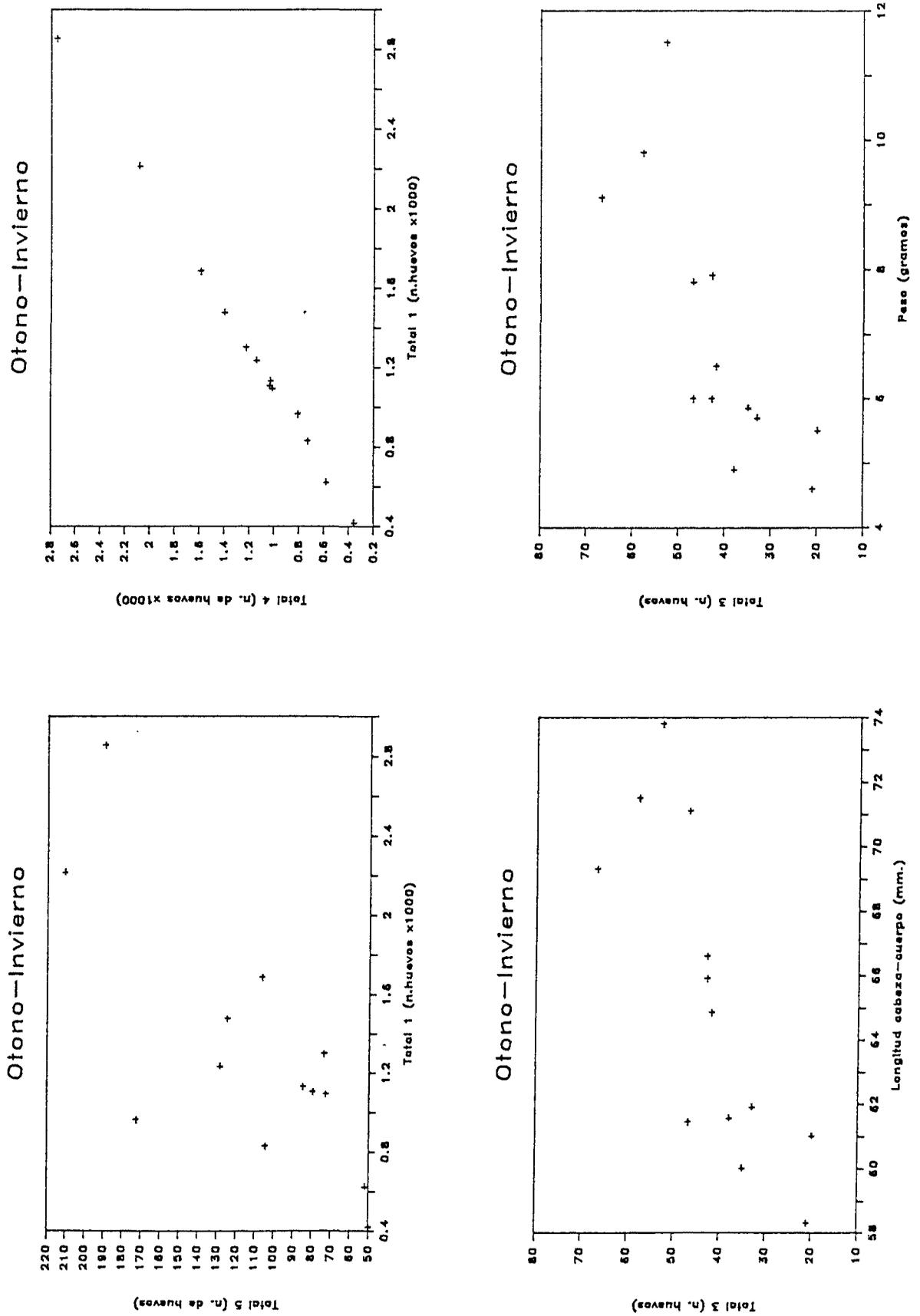
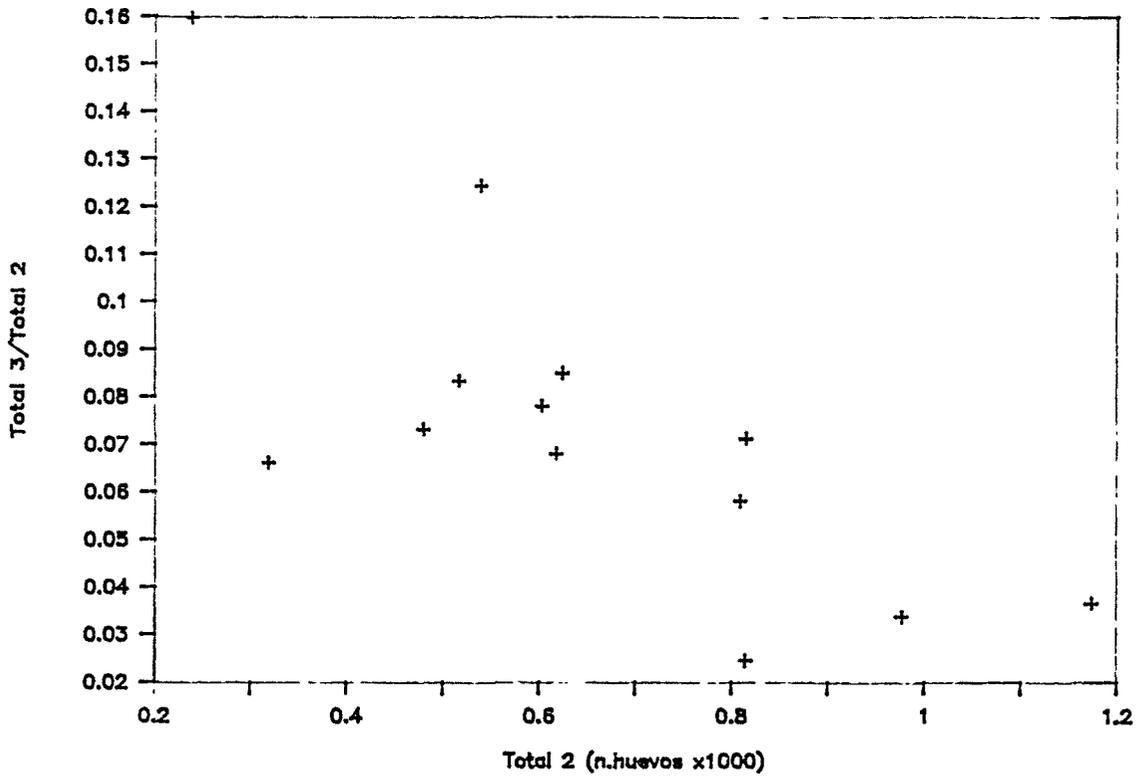


Figura 4.18b

Otono—Invierno



Otono—Invierno

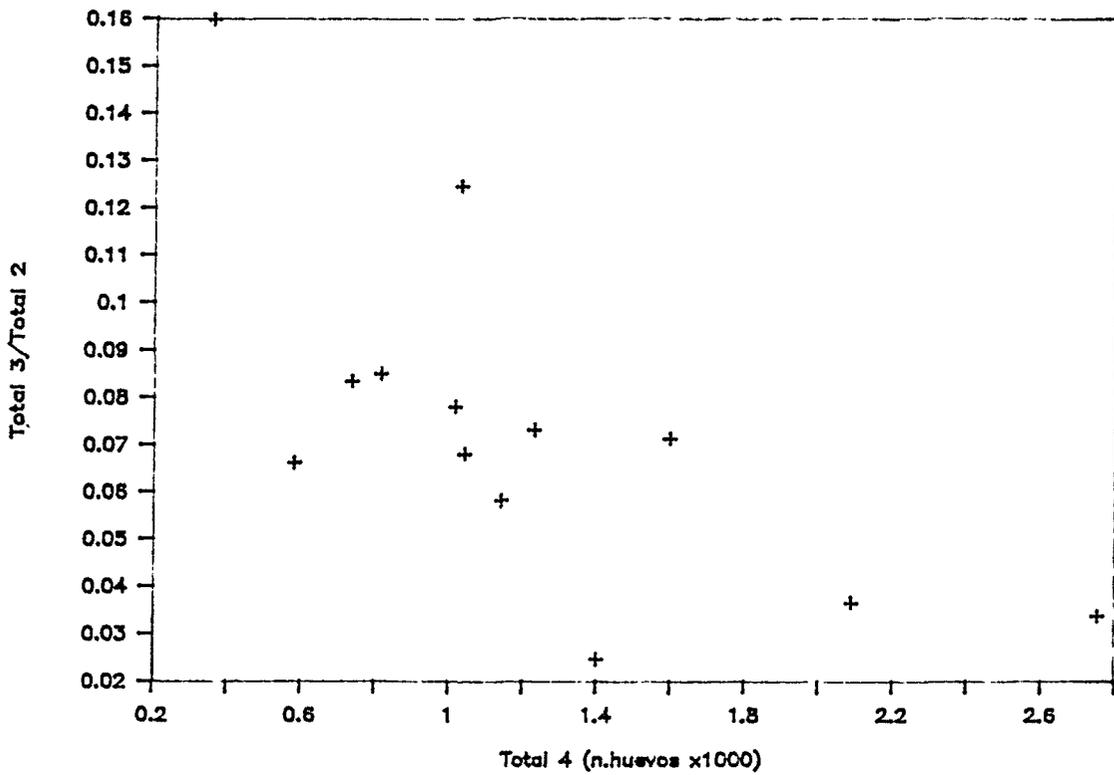
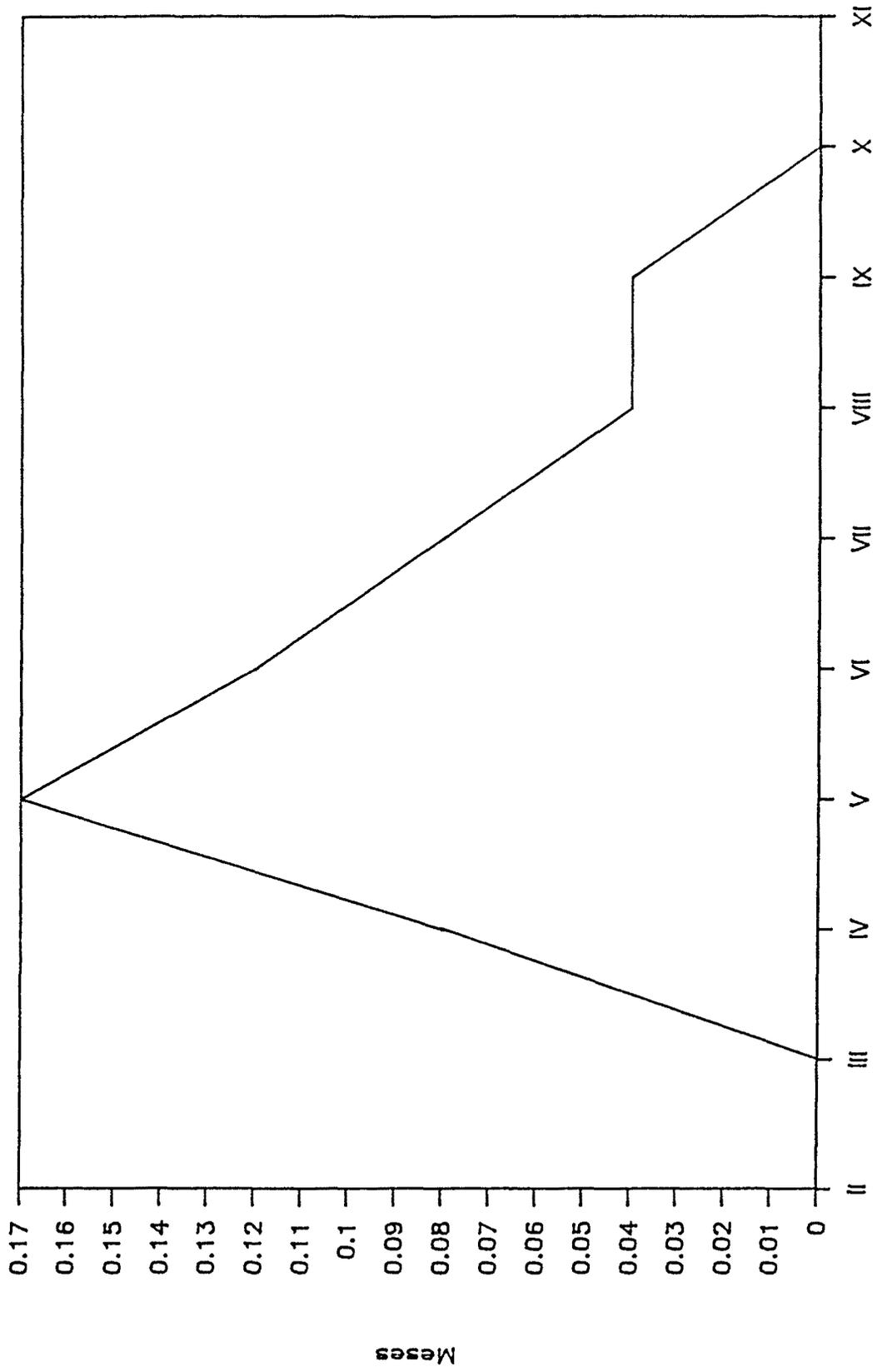


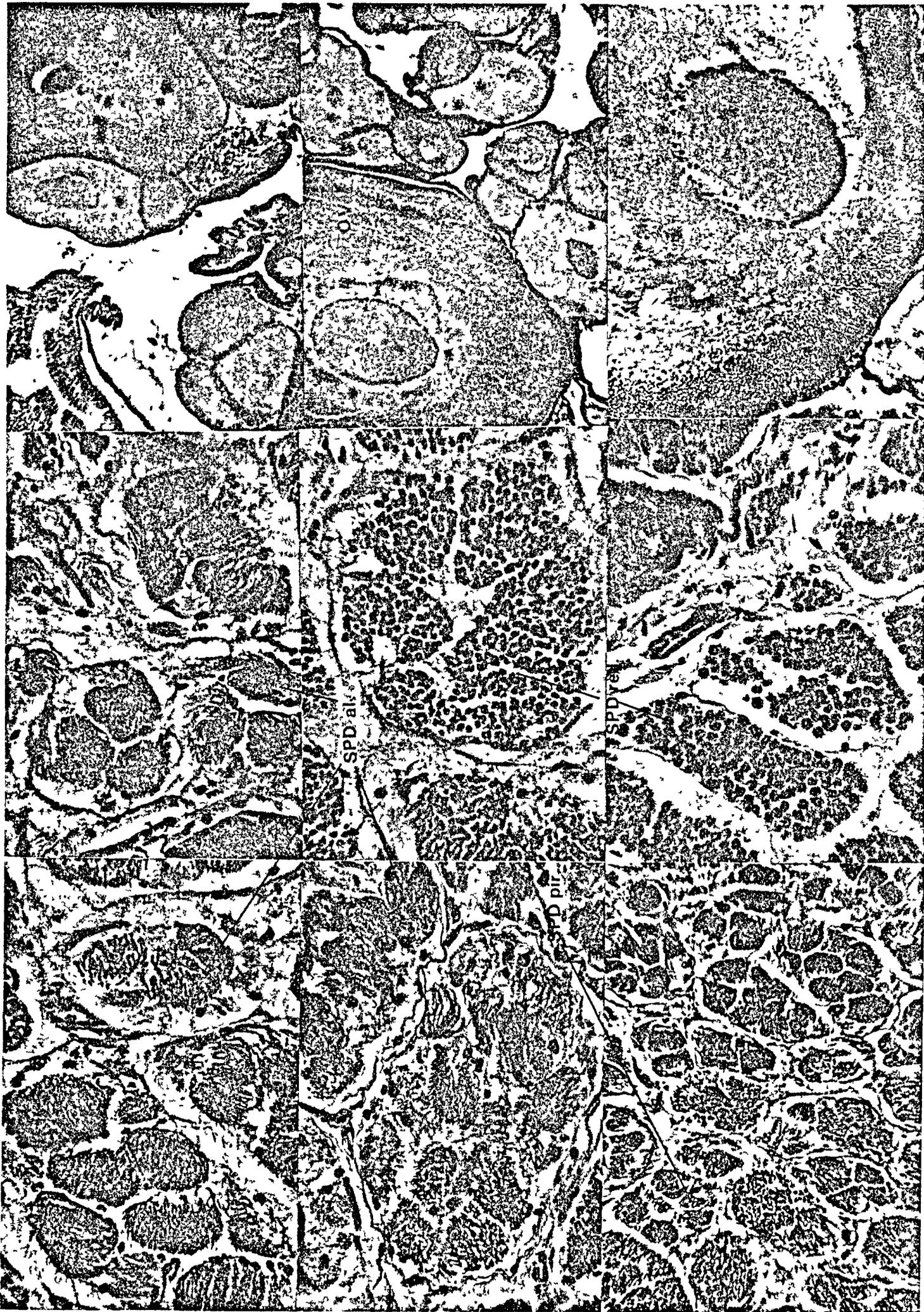
Figura 4.19

E. asper (Pi)



Numero de amplexus/Capturas

Figura 4.20

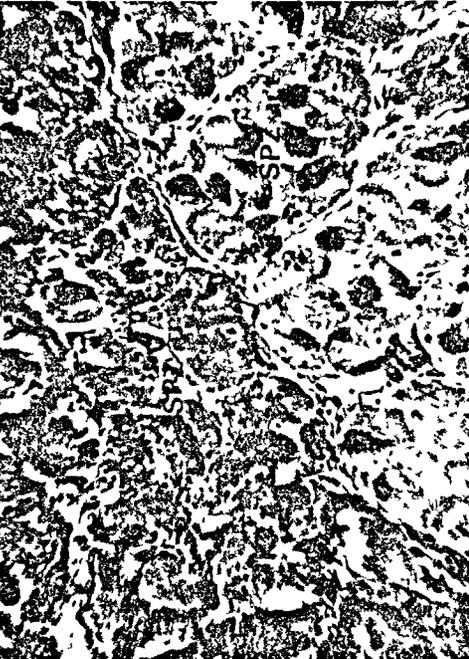
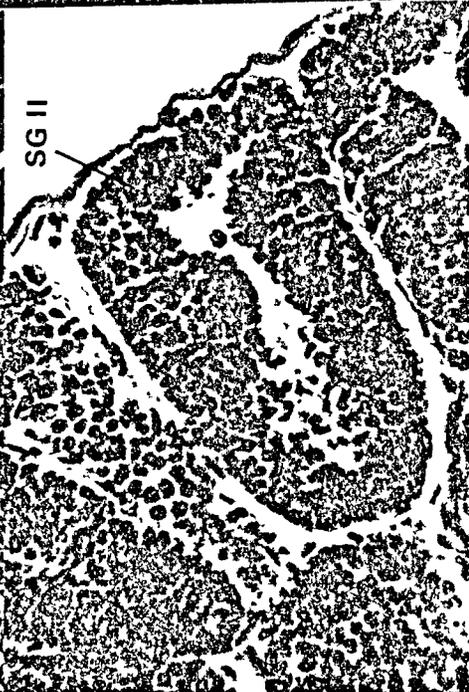
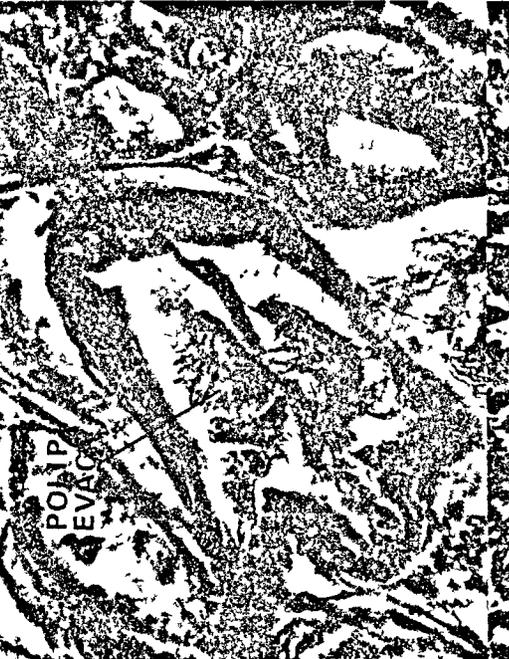
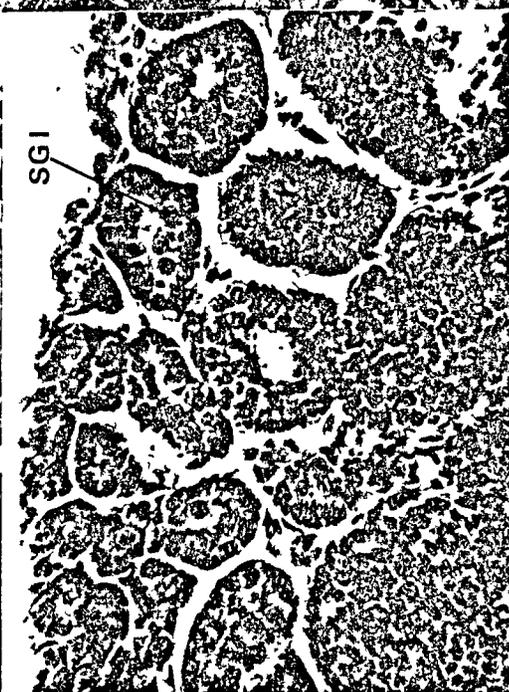


SPD ak

SPD v

D pir

SPD v



5 CRECIMIENTO Y DEMOGRAFIA:

En este capítulo únicamente se presentan los resultados de la población del Valle de Pi, debido a que la escasa representación de la muestra del Valle de Ingla nos impide abordar su estudio con un mínimo de garantías. Así pues, todos los resultados y las conclusiones que de ellos se extraen se refieren únicamente al torrente de Pi. Esto no obstante no impide hacer alguna consideración al respecto de la vecina población en algunos apartados muy concretos.

5.1 Crecimiento larvario de E. asper:

El crecimiento larvario del tritón pirenaico (E. asper), considerado desde la eclosión hasta la metamorfosis, ha sido ya abordado con anterioridad por varios autores (DESPAX 1923, GASSER 1964, CLERGUE-GAZEAU 1971). Estos estudios se refieren a crecimiento bajo condiciones controladas en laboratorio, y únicamente algunos de ellos aportan algunos datos acerca del desarrollo larvario en condiciones naturales (DESPAX 1923, CLERGUE-GAZEAU 1971, CLERGUE-GAZEAU et BEETSCHEN 1966). Sin embargo, ningún estudio analiza al completo el desarrollo larvario en condiciones naturales, debido principalmente al sinfín de dificultades tanto de recolección como de análisis que ello comporta.

5.1.1 Material y métodos:

En la tabla 5.1 se muestran el número de ejemplares controlados por mes en todo el conjunto del estudio. En la observación de esta tabla ya puede verse que la muestra adolece de falta de uniformidad. Esta desigualdad se debe a factores diversos a lo largo de todo el año.

Durante los meses de invierno, se hace prácticamente imposible localizar a estos ejemplares debido a que en esta estación las larvas se esconden profundamente entre los bloques y el limo, permaneciendo prácticamente inactivas. Además, normalmente a partir de diciembre en el valle de Pi se alcanzan temperaturas muy bajas, quedando cubierto el torrente de una gruesa capa de hielo y nieve que impide el acceso al curso. En los meses de primavera, es el gran caudal fruto de las constantes crecidas lo que impide la localización de estos ejemplares.

5.1.1.1 Determinación de la edad y desvíos de la muestra:

La determinación de la edad en individuos larvarios procedentes de poblaciones salvajes es uno de los principales problemas a solventar en cualquier estudio de crecimiento. La dispersión temporal de la fecha de puesta y

la importancia que puede adquirir el microhabitat son los principales factores de distorsión de la muestra.

Debido a que los métodos clásicos de cálculo de la edad no pueden aplicarse a los ejemplares larvarios, la datación de esta clase de edad se ha realizado considerando como edad cero el 1 de mayo, mes en que teóricamente se producirían todas las puestas. La edad teórica estimada para cada ejemplar se obtendría calculando la distancia en días, desde la fecha de la captura hasta el 1 de mayo.

Esta edad cero no se ha escogido aleatoriamente, sino que para su elección se ha considerado tanto el período de puesta real como la talla de las larvas observada en el torrente. En la fig. 5.2 puede observarse como las primeras larvas de talla superior a 20 mm aparecen en agosto. Esta talla corresponde al momento en que las jóvenes larvas finalizan su alimentación vitelina e inician la búsqueda y captura activa de alimento. En este momento, estas larvas poseen una edad aproximada de 95-100 días según las tablas de desarrollo de GASSER (1964), tablas que se han asumido completamente, ya que aunque hayan sido realizadas a 12 grados centígrados en condiciones experimentales, la temperatura del torrente durante esta fase es muy similar (fig. 1.6). Consecuentemente, bajo esta asunción estas larvas del mes de agosto cuya longitud aproximada oscila entre los 17 y 25 mm, deberían haber iniciado su desarrollo embrionario en los primeros días de mayo, es decir, que la puesta se habría realizado en esos días.

Ahora bien, en el momento de asignar una estima de edad a un ejemplar de talla claramente superior a 30 mm, hay que tener en consideración la duración total del período larvario, ya que esta especie puede permanecer en forma larvaria más de 1 año (DESPAX 1923, 1924; ANGEL 1946; CLERGUE-GAZEAU et BEETSCHEN 1966).

En la población de Pi, la duración de este período se ha esclarecido analizando la distribución de las tallas observadas en el torrente a lo largo de todo el año (fig. 5.1). En esta figura se observa claramente como en los meses de agosto y septiembre únicamente hay dos intervalos de talla en el torrente. Estas dos clases corresponden a los individuos eclosionados en ese año por una parte, y a aquellos que van a realizar o ya han iniciado la metamorfosis.

Por tanto, a tenor de los resultados puede concluirse que en esta población la metamorfosis se produce en el verano siguiente al primer y único invierno tras la puesta.

No obstante, existen algunos ejemplares de tallas próximas a la metamorfosis o recién metamorfoseadas ya en marzo y abril (fig.5.1). Estos pequeños tritones lógicamente deben haber sufrido dos períodos invernales en el torrente, y deben ser el resultado de puestas tardías, ya que como puede observarse en el mes de noviembre existen en el

torrente ejemplares que aún no han iniciado su alimentación libre. Por tanto, parece lógico pensar que aunque por lo general el período larvario dure aproximadamente de 16 a 17 meses, en algunos casos algunos ejemplares procedentes de puestas tardías pueden pasar en el torrente dos inviernos y alargar su período larvario unos 4 ó 5 meses más.

Este hecho que con grandes diferencias temporales es muy evidente, y por tanto fácilmente sesgado en el momento de calcular la curva de crecimiento, produce una importante distorsión en la asignación de las edades individuales cuando se trata de intervalos pequeños de tiempo, que se hacen indetectables.

Es evidente que existe un error de base en la adjudicación de una edad cero a una fecha determinada, que se manifiesta en un aumento de la dispersión de las tallas para una edad determinada; es decir, que a la ya elevada variabilidad individual que debe existir para una edad determinada, consecuencia de las diferentes condiciones en las que se desarrollan las larvas y a las distintas tasas de crecimiento que presentan individualmente (CLERGUE-GAZEAU 1972b), debe sumarse la variabilidad introducida por la sub o sobreestimación de la edad individual, aunque tanto la sub como la sobreestimación podrían ser a priori similares y por tanto soslayables en el momento del ajuste.

Una vez asignada una edad en días desde la puesta, las larvas se ordenan por edades (fig. 5.2), observándose que existe un intervalo de aproximadamente 100 días en los que no existe ninguna captura y cuyos extremos parecen presentar tallas similares. Este intervalo sin ninguna observación o captura corresponde al período invernal, que corta en dos subperíodos la fase larvaria, separados entre sí por una hibernación.

Esta hibernación produce una clara discontinuidad en la linealidad del crecimiento, e introduce un nuevo desvío a tener en cuenta en el momento de ajustar la curva de crecimiento.

Otro factor de distorsión de la muestra, aparece en las tallas de metamorfosis o próximas a ella. Como es lógico, no existe una talla fija a partir de la cual pueda considerarse que un determinado ejemplar ya ha iniciado o finalizado la metamorfosis. Son un conjunto de caracteres los que deben ponderarse para determinar si un individuo ha de iniciar la metamorfosis, está en ella o la ha finalizado ya (DESPAX 1923, CLERGUE-GAZEAU 1971). Más si tenemos en cuenta que el crecimiento continúa sin detenerse durante la metamorfosis.

5.1.1.2 Ajuste de la curva de crecimiento

En el momento de ajustar e interpretar la curva de crecimiento mediante uno u otro método, deben estar completamente asumidos los desvíos de la muestra antes

comentados.

La principal dificultad del ajuste deriva de la forzosa interrupción del crecimiento en los meses invernales. Este intervalo sin crecimiento, que en definitiva es la causa fundamental de que hasta la fecha todos los estudios de crecimiento larvario se hayan realizado bajo condiciones controladas en acuarios (DESPAX 1923, CLERGUE-GAZEAU 1971, 1972, 1976), nos ha obligado a considerar la fase larvaria subdividida en dos fases, una prehibernante y otra posthibernante.

En realidad, al analizar las dos fases por separado, no estamos sino realizando un ajuste mucho más preciso, ya que si se considerara todo el período larvario en conjunto la función que se obtendría no representaría la situación real. MARGALEF (1974) ya describe esta situación al observar que en muchos casos el crecimiento de los animales presenta frecuentemente discontinuidades ligadas a acontecimiento del ciclo biológico (en nuestro caso la hibernación), de forma que raramente una curva única nos describe el crecimiento de toda una vida.

Por tanto, se ha creído aconsejable dividir el crecimiento larvario en dos subperíodos: uno correspondiente al intervalo eclosión-invernación, y otro de la invernación a la metamorfosis.

Otro problema radica en la elección del método de ajuste de las dos curvas de crecimiento. En los adultos, podemos asumir directamente un ajuste para el modelo de Von Bertalanffy, debido a que el continuo crecimiento de esta especie y en general de cualquier poiquiloterma provoca un alargamiento de la cola de la curva, característico de este modelo.

Sin embargo, en las fases larvarias la situación no es tan clara. No podemos asignar un modelo determinado a priori ya que en un intervalo tan acotado como es el período larvario puede darse cualquier modelo. Más si pensamos lo seleccionado que se encuentra este período en cualquier anfibio, y la importancia que adquiere en la supervivencia de una población. Por tanto, al ser un período en el que la especie apuesta por su existencia, cualquier estrategia - en este caso, modelo de crecimiento - puede ser viable. Claro está, que para que ello sea posible el período larvario debe presentar un carácter ciertamente flexible y adaptativo, dependiendo en muchos casos del grado de adaptabilidad de esta fase en una especie el que una población sobreviva o no en un área determinada.

Para los dos subperíodos larvarios se ha utilizado el método de RICKLEFS (1967), que da ajustes bastante precisos para períodos de crecimiento muy acotados. Este método reemplaza los datos de crecimiento por unos factores de conversión logarítmicos que transforman las curvas de crecimiento en líneas rectas, pudiéndose entonces ajustar a

uno de los tres modelos de crecimiento usados habitualmente como marco de referencia (Logístico, Gompertz o Von Bertalanffy)(RICKLEFS, op. cit.). Los dos últimos modelos difieren del modelo logístico en un marcado descenso de la tasa de crecimiento (mayor en Von Bertalanffy que en Gompertz) en estadios tardíos del crecimiento (RUIZ 1982), lo que provoca un alargamiento notable del período de crecimiento total.

Las ecuaciones que definen estos tres modelos son:

$$\begin{aligned} \text{Logística} \quad y &= A * \frac{1}{1 + e^{-k(x - T_i)}} \\ \text{Gompertz} \quad y &= A * e^{-e^{-k(x - T_i)}} \\ \text{Von Bertalanffy} \quad y &= A \left(1 - \frac{1}{e^{k(x - T_i)}} \right) \end{aligned}$$

Donde A es el valor de la asíntota del crecimiento, k es la constante de crecimiento y T_i es el tiempo del punto de inflexión.

Estas ecuaciones pueden ser descritas de muchas otras formas (MARGALEF, 1974), tal y como se verá más adelante para el caso del modelo de Von Bertalanffy.

5.1.2 Resultados y discusión:

5.1.2.1 Crecimiento de los ejemplares larvarios preinvernantes de E.asper:

Como se ha comentado anteriormente, esta fase comprende desde el inicio de la alimentación activa hasta la hibernación. Se produce por lo general de agosto a noviembre, y dura aproximadamente unos 110 días (fig.5.2).

En la tabla 5.2 se recogen los resultados obtenidos en el ajuste de la curva de crecimiento para esta fase. El mejor ajuste se obtiene para el modelo de Von Bertalanffy, con un coeficiente de correlación de 0,993 y una desviación no explicada (d^2_{xy}) de 0,262.

Este modelo debe ser con toda probabilidad la consecuencia del alargamiento y ralentización del crecimiento en los días próximos a la hibernación. Obsérvese además que la curvatura de la función es positiva (fig. 5.3), lo que favorece este modelo.

Para esta fase se ha obtenido un crecimiento medio de 0,127 mm/día, valor superior al obtenido por CLERGUE-GAZEAU (1972) en cautividad a 12 grados (0,08 mm/día de crecimiento

medio entre los 50 y 100 días aprox.). Durante este período, esta autora observa no obstante importantes variaciones en la tasa de crecimiento, con una fuerte tasa en las primeras fases del crecimiento y una posterior ralentización del mismo hacia los 100 días.

Esta ralentización ya fue descrita por DESPAX (1923), y confirmada de nuevo por CLERGUE-GAZEAU (1971) en cautividad, y fue en principio asignada a un teórico ritmo hereditario de crecimiento, aunque CLERGUE-GAZEAU (1971) comenta la no causalidad genética del fenómeno, apuntando sus observaciones más hacia una influencia del fotoperíodo o a la existencia de períodos críticos del desarrollo larvario, en las que determinadas modificaciones externas podrían actuar de forma sensible.

5.1.2.2 Crecimiento de los ejemplares larvarios postinvernantes:

Después de la diapausa invernal obligada por las bajas temperaturas, se inicia el segundo período de crecimiento larvario, que finalizará ese año, al menos para la mayor parte de los ejemplares.

Este período se extiende desde febrero a agosto-septiembre, y tiene una duración aproximada de 210 días. En la tabla 5.2 se recogen los resultados obtenidos en el ajuste de la curva de crecimiento para esta fase.

El mejor ajuste obtenido corresponde al modelo de Von Bertalanffy, con un coeficiente de correlación de 0,994 y una desviación no explicada (d^2_{xy}) de 0,262. Al igual que sucede con la fase prehibernante, este modelo debe ser consecuencia de períodos larvarios largos con colas muy prolongadas, típicas de un crecimiento tipo Von Bertalanffy.

El crecimiento medio obtenido para estos ejemplares es de 0,095 mm/día, substancialmente menor a la obtenida para los prehibernantes, y debe ser consecuencia de las menores temperaturas en que se produce la mayor parte de esta segunda etapa (ver fig. 1.6).

Para esta fase, CLERGUE-GAZEAU (1971) de tasas de crecimiento muy variables, que oscilan entre los 0,06 mm/día y los 0,16 mm/día, no pudiéndose calcular ninguna tasa media comparable. Esta misma autora, para los ejemplares cavernícolas obtiene tasas entre 0,13 y 0,07 mm/día aproximadamente, tasas todas ellas que incluyen dentro de su rango a las obtenidas para la población de Pi.

El crecimiento larvario finaliza con la metamorfosis (que suele prolongarse 1 mes, (CLERGUE-GAZEAU 1969b)), a los 210 días de la salida de hibernación (fig. 5.2), con una longitud total aproximada de 50 mm.

Por tanto, puede observarse que en conjunto el

desarrollo embrionario, postembrionario y larvario posee una duración aproximada de 500 días (16,6 meses) (fig. 5.4), produciéndose la metamorfosis en el segundo verano de vida larvaria acuática (fig. 5.4).

CLERGUE-GAZEAU (1971) obtiene desarrollos de 14/15 meses para E. asper a 12 grados, ajustándose bastante este dato a nuestros resultados, más si pensamos que en las condiciones experimentales de esta autora los tritones no sufrían un período de hibernación.

Si comparamos gráficamente los crecimientos experimentales obtenidos por CLERGUE-GAZEAU (op. cit.) y los de la población de Pi, puede observarse (fig. 5.5) como por lo general ambos siguen una tónica similar, más si eliminamos el período de hibernación y consideramos todo el crecimiento como un continuo (fig. 5.6).

Existe, aun así, una pequeña separación en la segunda fase de crecimiento larvario entre nuestros datos y los de CLERGUE-GAZEAU (1971). Esto es consecuencia de una menor tasa de crecimiento y de una talla de metamorfosis menor, ya que CLERGUE-GAZEAU (1971) obtiene valores de 55,5 mm para la metamorfosis, mientras que para nuestra población la metamorfosis se produce con 50 mm de longitud total.

5.2 Crecimiento larvario de S. salamandra:

S. salamandra, en su fase larvaria, es la única especie de urodelo que cohabita con E. asper en el valle de Pi e Inгла. Es por ello interesante analizar el crecimiento larvario de esta especie en relación a su solapamiento con E. asper. Recuérdese que en el capítulo de dimensión trófica del nicho ya se observaron interesantes resultados por lo que hace referencia a competencia interespecífica.

Como ya se comentó en el apartado de distribución espacial, la salamandra común es escasa en el torrente, y únicamente en las zonas donde E. asper se rarifica o no se encuentra puede habitar S. salamandra. Este hecho conlleva a que se posean pocos ejemplares de S. salamandra.

El ajuste de la curva se ha realizado mediante el método de RICKLEFS (1967) (tabla 5.2, fig. 5.7), obteniéndose el mejor ajuste para el modelo de Von Bertalanffy, con un coeficiente de correlación de 0,997 y una desviación no explicada de 0,042.

Se ha obtenido una tasa de crecimiento media de 0,243 mm/día, valor muy superior al hallado para E. asper, presentando una progresión de tasas de crecimiento de curvatura positiva (fig. 5.7).

De esta forma, S. salamandra alcanza con mucha mayor celeridad la talla de metamorfosis (55-60 mm), permaneciendo en el torrente únicamente durante 3-4 meses, y apostando con

mayor probabilidad de éxito por completar el período larvario, ya que como se comentó en el capítulo de alimentación, esta especie es presa de los adultos del tritón pirenaico.

Además, durante el período de vida acuática, la salamandra común no sólo está sometida a una predación por parte de E. asper, sino que debe competir alimentariamente con las larvas de esta especie, aunque esta cuestión ya fue comentada en el análisis trófico, y en ningún caso se produce un solapamiento total de las dietas.

5.3 Crecimiento postmetamórfico de E. asper:

El desarrollo postmetamórfico del tritón pirenaico es la fase más longeva de esta especie, e incluye dos subperíodos bien diferenciados entre sí, tanto biológicamente como ecológicamente.

El intervalo comprendido entre la metamorfosis y la madurez sexual constituye el primer subperíodo, que se caracteriza por tener una duración aproximada de 3 años, variables según la climatología, y porque los jóvenes tritones presentan unos hábitos casi exclusivamente terrestres (DESPAX 1923, ANGEL 1946). A estos ejemplares aún inmaduros se les denomina subadultos a todo lo largo de esta memoria. El segundo subperíodo, comprendido entre la madurez sexual y la muerte del animal, tiene lugar dentro del agua, y es la fase más longeva de E. asper. Se inicia a la edad de 4 años en poblaciones de similar altitud (CLERGUE-GAZEAU 1971), siendo característico de los ejemplares adultos la existencia de un marcado dimorfismo sexual, inapreciable en la fase anterior.

Se han individualizado los tratamientos para machos y hembras, utilizando los mismos subadultos en los dos análisis realizados dada la imposibilidad de diferenciar el sexo en los ejemplares sin actividad reproductora (CLERGUE-GAZEAU 1971, 1972; CLERGUE-GAZEAU et BONNET 1979).

Con anterioridad, el crecimiento postmetamórfico como tal no ha sido estudiado por ningún autor, y únicamente CLERGUE-GAZEAU (1971, 1972b) analiza el crecimiento de esta especie hasta la madurez sexual.

5.3.1 Determinación de la edad:

En los estudios de ecología en general y de dinámica de poblaciones en particular, uno de los aspectos de mayor interés es la posibilidad de llegar a conocer la edad individual.

En nuestro caso, los clásicos métodos de estima de la edad por captura-recaptura o distribución de frecuencias de tallas (BAGENAL 1978, entre otros) no se pudieron aplicar,

optándose como mejor solución por la utilización del peso del cristalino y las técnicas de esqueletocronología clásicas.

Posteriormente, se desestimó la utilización del peso del cristalino como testador de la edad, debido a impedimentos metodológicos y a los buenos resultados ofrecidos por la esqueletocronología.

Estas técnicas, puestas a punto en los últimos años por el equipo de investigaciones esqueletocronológicas de la Universidad de París VI (CASTANET 1973, 1974, 1975, 1978, 1979, 1981, 1982), tienen ya sus precedentes a mediados de siglo, cuando SENNING (1940) observa por primera vez marcas de crecimiento en el paraesfenoides de Necturus maculosus.

A partir de 1950 (WILLIS 1954; PEABODY 1961; SCHROEDER 1968; SCHROEDER BASKETT 1968, entre otros) se suceden una serie de trabajos importantes, a pesar que GRIFFITHS (1962) intenta desacreditar el método esqueletocronológico.

Con la publicación por parte de SMIRINA (1972) del artículo donde pone de manifiesto en Rana temporaria el carácter anual de las líneas de crecimiento óseas, se produce el segundo y definitivo relanzamiento de estas técnicas, hecho que se pone de manifiesto con el gran número de trabajos que aparecen al respecto (KLEJNENBERG SMIRINA 1969; CASTANET et al. 1970, 1977; CASTANET 1973, 1974, 1975, 1978, 1979, 1981, 1982; SMIRINA 1974, 1983; CASTANET et NAULLEAU 1974; AVERY 1975; SMIRINA ROCEK 1976; HAGSTRÖM 1977, 1980; BARBAULT et al. 1979, 1980; FRANCILLON 1979, 1980, 1981; CASTANET et PILORGE 1980; HEMELAAR VAN GELDER 1980; CASTANET et ROCHE 1981; HEMELAAR 1981, 1983, 1985; PIELORGE et CASTANET 1981; BUSACK JACKSIC 1982; DOLMEN 1982; GITTINS et al. 1982; GIBBONS et MCCARTHY 1983; y CAETANO et al. 1985, entre otros).

Como consecuencia, existen en la actualidad gran número de variantes metodológicas adaptadas a cada caso particular. En la presente memoria se escogió la descrita por CASTANET (1973), y cuyo desglose metodológico ajustado para E. asper es como sigue:

- Extracción del hueso.
- Conservación en A-70° (opcional)
- Lavado con agua corriente (12 horas)
- Descalcificación con H₂NO₃ al 3 % (3-6 horas)
- Lavado con agua corriente (6-12 horas)
- Lavado con agua destilada (15 minutos)
- Microtomía de congelación a 15 micras de grosor
- Tinción con Hematoxilina de Ehrlich (20-30 min.)
- Virado con agua corriente (5 minutos)
- Lavados con agua corriente (repetitivos)
- Elección de los cortes bajo la lupa
- Montaje en resina acuosa (Aquamont. Gurr)
- Secado al aire (mínimo 24 horas)

En este punto, es muy interesante comentar algunos aspectos prácticos de gran utilidad.

En primer lugar, es aconsejable descarnar correctamente el hueso antes de descalcificarlo, aunque si la talla del hueso elegido es inferior a 3-4 mm, es preferible realizar todo el proceso con el segmento de la extremidad o dedo completo.

Si el hueso se conserva en alcohol de 70 grados, es de suma importancia que la hidratación se realice correctamente, ya que si quedan restos de alcohol en el hueso, en el momento de congelar con CO₂ se forma una mezcla altamente crioscópica en determinadas zonas, que provoca la desorganización del tejido conjuntivo por congelación diferencial.

También es sumamente importante lavar bien el hueso después de descalcificarlo, ya que los restos de ácido nítrico decoloran la hematoxilina con mucha mayor celeridad.

Para la estima de la edad del tritón pirenaico (E. asper) mediante esta técnica, se testaron 3 huesos distintos: falanges, húmero y fémur, eligiéndose finalmente el fémur como elemento de trabajo. Las falanges fueron desestimadas debido a su pequeño tamaño, mientras que se prefirió utilizar el fémur en lugar del húmero por su mayor circularidad en la zona diafisaria (fig. 5.8). No obstante, los dos huesos se comportan de forma similar, y por tanto ambos son válidos para la estima de la edad.

En la elección de los ejemplares a estudiar se intentó tener una muestra no muy grande en la que por sexos se encontraran representadas todas las tallas de una forma más o menos uniforme.

La extracción del fémur se realizó con los animales conservados en congelador, fijando posteriormente el hueso en alcohol de 70. La observación de las secciones ya teñidas se realizó en un microscopio de luz blanca marca Zeiss, con una cámara fotográfica de exposición automática acoplada a él.

5.3.2 Resultados e interpretación esqueletocronológica:

Se analizaron 17 machos, 17 hembras y 9 inmaduros procedentes del Valle de Pi. En estos 43 ejemplares únicamente no se pudo estimar la edad individual en dos casos (1 hembra y 1 inmaduro), que por tanto se eliminaron en el posterior tratamiento de los resultados.

En una primera observación de las preparaciones realizadas, destaca la acusada cromatofilia que muestran los L.A.C. (lignes d'arrêt de croissance) en esta especie. Esta cromatofilia disminuye con la edad, especialmente a partir del año 10^o a 12^{avo} L.A.C. Muy probablemente la fuerte

coloración de estas líneas sea consecuencia de los duros inviernos a los que se ve sometida esta población

La determinación, contaje e interpretación de los L.A.C. se realizó en dos ocasiones, una sobre fotografía en blanco y negro a 9 x 13, y otra sobre diapositiva mediante una pantalla de retroproyección. Todas las transparencias y fotografías se realizaron al mismo aumento, analizando al unísono toda la serie fotográfica de inmaduros, machos y hembras, ordenada según tallas.

De esta forma, al tener una progresión temporal de individuos por tallas, puede determinarse con mayor facilidad el carácter anual de las L.A.C.

Sin embargo, para obtener una mayor seguridad en la datación de los tritones, se prepararon los fémures de varios animales de edad conocida. Con esta finalidad se analizaron las muestras del 1 al 8 (tabla 5.3), formadas todas ellas por recién metamorfoseados, larvas premetamórficas y subadultos cuya edad se conocía gracias a su talla.

Como edad cero se ha considerado el inicio de la alimentación activa, es decir, lo que sería el final del período lecitotrófico posterior a la eclosión. Esta edad cero se ha localizado en el mes de agosto, ya que es en estas fechas cuando aparecen en el torrente las primeras larvas con estas características (fig. 5.1).

Tal y como puede observarse en la fig. 5.9, el ejemplar no. 1 (superior, izquierda), sólo posee una L.A.C. Este individuo (LT = 46,9 mm), próximo a iniciar la metamorfosis, sólo habría pasado un invierno en el torrente desde su nacimiento, y por tanto, su edad a tenor de la fecha de captura (junio) se acercaría al año (0,9 años).

El ejemplar no. 2 (fig. 5.9, superior derecha) es un recién metamorfoseado (LT = 53,75 mm), capturado en septiembre. Presenta dos líneas hematoxilínófilas a pesar de haber pasado únicamente un invierno. La proximidad de la segunda línea a la periferia del hueso no deja otra opción que no sea pensar que se trate de la línea de metamorfosis (L.M.), descrita ya para otras especies de anfibios (CASTANET 1975; MEMELAAR 1985). La edad estimada para este ejemplar es de 1 año.

La lámina no. 3 (fig. 5.9, inferior izquierda), muestra la sección de un húmero de un ejemplar de 72,1 mm, capturado en el mes de mayo. En ella se observan 3 líneas, de las que tan sólo 2 teóricamente deben ser L.A.C. de invierno. Este ejemplar se encontraría en su segundo verano de vida terrestre después de la metamorfosis, siendo la 2ª línea (la intermedia) la línea de la metamorfosis.

En la fig. 5.9 se observa la preparación del fémur de un ejemplar de 97,3 mm. Este tritón capturado en el mes de

julio es ya maduro sexualmente, y a tenor de su talla debe haber llegado a la actividad sexual hace 1 o 2 años. Como puede verse (fig. 5.9), presenta 6 líneas hematoxilínófilas que presumiblemente, comparando los diámetros relativos de las primeras líneas y su situación, corresponden a 5 L.A.C., siendo la 2a. línea una L.M. Según esto, este ejemplar tendría una edad aproximada de 5 años.

Como puede deducirse a partir de estos ejemplos, el carácter anual de los L.A.C. parece claro. Ahora bien, en algunos casos aparecen L.A.C. suplementarios que no son L.M., y cuya situación intermedia nos hace pensar en los dobles L.A.C. descritos ya en la bibliografía para otras especies (DOLMEN 1982; CAETANO et al 1985; FRANCILLON et PASCAL 1985), y que en nuestro caso pueden interpretarse como períodos de estivación. Así es, si observamos en la fig. 5.10 (inferior derecha), ésta representa a un ejemplar inmaduro de 85,85 mm de longitud total, que como tal no puede tener una edad superior a 4 años. Sin embargo, presenta un total de 6 líneas hematoxilínófilas, que descontando la 2a. (= L.M.) se reducen a 5, número coincidente con el del anterior ejemplar comentado. La única solución lógica por tanto es que existan líneas suplementarias, siendo posible que existan períodos de estivación. Si tenemos en cuenta que estos ejemplares subadultos viven en tierra, es muy probable que pueda darse esta situación durante los meses de verano, cuando se alcancen temperaturas excesivamente elevadas. Sin embargo, esta interpretación es especulativa, y aunque se asuma el L.A.C. como suplementario, su motivación ecológica o fisiológica queda en el aire para una posterior investigación. Claro está que a partir de que el individuo ya maduro regresa al agua, desaparecen estas dobles líneas (fig. 5.11).

Se han localizado líneas dobles en 14 de los 43 ejemplares seleccionados, lo que representa un 32,56 % del total, siempre en los L.A.C. que corresponden a los períodos de vida terrestre.

Por lo que hace referencia a la línea de metamorfosis, ésta se presenta en casi todos los ejemplares, haciéndose menos aparente con la edad. En los ejemplares muy longevos puede llegar a no visualizarse, bien porque se destruya por reabsorción endotelial (fig. 5.11), bien porque pierda hematoxilínofilia. Sin embargo, estas situaciones son raras y de forma habitual se observa y puede localizarse.

Destaca asimismo la escasa o prácticamente nula reabsorción endotelial en el fémur de E. asper. La no existencia de esta reabsorción facilita la lectura del hueso y permite una más precisa datación de los ejemplares. No es frecuente esta situación en los anfibios, pues lo más habitual es que la destrucción de L.A.C. debido a este fenómeno sea muy importante, dificultando en gran medida la determinación de la edad (CASTANET 1975; SMIRINA 1972; BARBAULT et al. 1979; MEMELAAR 1985).

En la tabla 5.3 se muestran las edades estimadas para cada uno de los ejemplares estudiados, así como su sexo, longitud total y corporal.

5.3.3 Ajuste de la curva de crecimiento:

A diferencia de la situación que se presenta en las larvas, en los adultos, debido fundamentalmente a su elevada longevidad y al continuo crecimiento que presentan, podemos asumir directamente un modelo de crecimiento del tipo de Von Bertalanffy.

5.3.3.1 Material y métodos:

El modelo de Von Bertalanffy (1938) ha sido totalmente asimilado y desarrollado en pesquerías, siendo asumido en general como modelo de crecimiento para cualquier poiquiloterma.

La expresión matemática de Von Bertalanffy puede expresarse de la siguiente forma:

$$L_t = L_{\infty} (1 - e^{-k(t - t_0)})$$

donde L_t = talla en la edad t
 L_{∞} = tamaño máximo hipotético que alcanza la especie en la población estudiada (= asíntota).
 k = constante o tasa de crecimiento.
 t_0 = edad hipotética en la que la talla sería cero.

No obstante, existen muchas expresiones de este modelo (RICKER 1975; MARGALEF 1974).

El gran desarrollo de la investigación en pesquerías, hace que existan bastantes métodos de ajuste de la curva teórica de crecimiento para este modelo. Así, habitualmente éste suele realizarse mediante la técnica de mínimos cuadrados (STEVENS 1951; TOMLINSON y ABRAHAMSON 1961; ALLEN 1966), o a partir de métodos gráficos derivados del procedimiento de WALFORD (1946) (BEVERTON HOLT, 1957; GULLAND 1964; RICKLEFS 1967).

Los métodos gráficos son rápidos, pero aparte de dar unos resultados tan sólo aproximados, cuentan en general con una serie de inconvenientes como el necesitar que los intervalos de tiempo entre las edades sean constantes y que el tamaño de muestra de cada clase de edad sea semejante o, en caso de no ser así, el peso que se da a los datos de cada clase es desigual.

Como la muestra presenta una cierta falta de homogeneidad, se ha creído más oportuno utilizar el ajuste por mínimos cuadrados.

Los métodos de STEVENS (1951) y TOMLINSON y ABRAHAMSON (1961) conservan aún varias de las desventajas de los procedimientos gráficos, aunque ofrecen un ajuste mucho más

preciso. El método de ALLEN (1966), elegido en la presente memoria, deriva de los anteriores y da un ajuste excelente con los datos que se poseen.

Este método (ALLEN, 1966) ajusta una curva de crecimiento del tipo de Von Bertalanffy sin que haya limitación en los intervalos entre las clases de edad, sin necesidad de trabajar con valores medios como en el caso de STEVENS (1951), dando igual peso a cada una de las observaciones, y sin que exista un límite en el número de éstas. Además este método permite la estima de los límites de confianza de cada una de las constantes.

En nuestro caso, y debido a que este método ofrece valores de t_0 a veces negativos y por tanto biológicamente imposibles, únicamente se ha estimado el intervalo de confianza para L_∞ .

El método se ha aplicado para machos y hembras por separado, utilizando los juveniles y subadultos en ambos ajustes. Se ha obtenido la curva de crecimiento para longitud total, longitud corporal y de la cola respecto a la edad, descartándose el análisis del crecimiento en peso por la menor homogeneidad estacional de esta variable.

Para comparar el crecimiento de machos y hembras se utilizaron varios estimadores temporales (tabla 5.4), ya que las constantes de crecimiento obtenidas no son comparables al ser distinta L_∞ en ambas curvas. Únicamente para CC podrían considerarse similares L_∞ y por tanto compararse ambas k , aunque siempre considerando que son constantes y no tasas de crecimiento.

Para obtener una visión más global del crecimiento se han estimado $T_{10\%}$, $T_{25\%}$, $T_{50\%}$, $T_{75\%}$ y $T_{90\%}$, entendiéndose como $T_{n\%}$ el tiempo que tardan en alcanzar el $n\%$ de la asíntota. También se ha estimado el $T_{10-90\%}$ (RICKLEFS 1967), para evitar en lo posible el error originado por las colas de las curvas, y que se define como el tiempo que se tarda en crecer del 10 al 90 % de la asíntota.

Sin embargo, $T_{n\%}$ depende en gran medida de la asíntota, y por ello se ha estimado también T_y , siendo T_y el tiempo que se tarda en alcanzar la talla y . En este caso se creyó conveniente estimar T_{80} , T_{110} y T_{120} mm para la longitud total, T_{50} , T_{60} y T_{70} para C.C., y T_{30} , T_{40} y T_{50} para la cola.

También se han estimado las tasas de crecimiento absolutas, relativas e instantáneas, que se definen como:

$$TA = L_2 - L_1$$

$$TR = (L_2 - L_1) / L_1$$

$$TI = \ln L_2 - \ln L_1$$

Siendo L1 la talla en la edad 1 y L2 la talla en la edad 2.

5.3.3.2 Resultados y discusión:

En la tabla 5.4 se presentan los resultados obtenidos en el ajuste de las curvas según el método de ALLEN (1966). Las ecuaciones de Von Bertalanffy ajustadas se muestran en la tabla 5.2, y están representadas en las fig. 5.7. En la tabla 5.5 se presentan los distintos estimadores del crecimiento calculados.

5.3.3.2.1 Madurez sexual:

Esta especie alcanza la madurez sexual en el tercer a sexto año desde la eclosión, dependiendo siempre de la altitud, es decir, de la temperatura a la que se produzca su desarrollo (DESPAX 1923; CLERGUE-GAZEAU 1971).

En ese momento, la longitud total alcanzada por E. asper se sitúa entre los 80 y 90 mm. Para la población de Pi, la talla de 80 mm se alcanza a los 3,21 y 3,41 años, para machos y hembras respectivamente (ver tabla 4.4). Estos datos se ajustan totalmente a los reflejados en la bibliografía citada. Según estos autores, a 1000 m (DESPAX 1923) la madurez sexual se alcanza a los 4 años como máximo, adquiriéndose ésta al sexto año a 2400 m (CLERGUE-GAZEAU 1972).

En la población estudiada (situada entre los 1100 y 1500 m. s. m.), la madurez se alcanza a partir del tercer año, situándose este resultado en una posición intermedia tal y como cabría esperar. Como consecuencia los inmaduros deben permanecer en tierra al menos dos inviernos, tal y como ponía de manifiesto la lectura de los L.A.C. de los subadultos analizados.

5.3.3.2.2 Longevidad y tasa de crecimiento:

Se deduce a partir de los resultados obtenidos de la estima de la edad individual, que las hembras son claramente más longevas que los machos, siendo la edad máxima estimada para las hembras de 26 años, y de 20 para los machos (tabla 5.3). Estas observaciones contrastan con las reflejadas en la bibliografía, ya que DESPAX (1923), aun considerando a esta especie como longeva, supone únicamente que sobrepasa con toda probabilidad los siete años de vida. CLERGUE-GAZEAU (1972), sin embargo, estima una duración de 20 años para la vida de esta especie, sin especificar sexo, pero en ejemplares cautivos y en un medio cavernícola, siendo ésta la única referencia que se ajusta a los resultados obtenidos en la presente memoria. Claro está que en condiciones artificiales la longevidad puede ser mucho mayor.

Como consecuencia de la mayor longevidad de las hembras, cabría suponer que la mayor longitud total observada en este sexo fuera la consecuencia de un período mayor de crecimiento. Sin embargo esto no es así, pues tal y como puede observarse en la tabla 5.4, la mayor longitud total alcanzada en las hembras es consecuencia de una talla final de la cola mucho menor en los machos, ya que la asíntota alcanzada para la longitud del cuerpo es similar en ambos sexos. Existe, o debe existir por tanto, una clara alometría sexual en el crecimiento de la cola. Esta alometría se debe principalmente a una ralentización prematura del crecimiento de la cola de los machos, que hace que el porcentaje que ésta representa respecto a la longitud total se aparte de la teórica ecuación lineal que generan los subadultos y las hembras (ver apartado de biometría). Esta alometría negativa en el crecimiento de la cola de los machos es fruto de la particular form. de apareamiento de esta especie (ver DESPAX 1923).

Si comparamos los crecimientos corporales en los dos sexos podemos observar que existe una diferencia de 2,71 años entre el T 10-90 de ambos sexos (tabla 5.4), alcanzando antes la asíntota los machos que las hembras. Este hecho debe estar reflejado en una constante de crecimiento mayor, como se observa en la tabla 5.4.

Si observamos ahora las tasas de crecimiento absolutas y relativas (figs. 5.15 y tabla 5.5), podemos ver como para C.C. en los primeros años de desarrollo los machos presentan crecimientos corporales mayores que las hembras, igualándose las tasas de crecimiento de ambos sexos a partir del 9^o o 10^o año de vida, momento en el que el crecimiento empieza a ralentizarse. En este punto de la cuestión, es interesante recordar que tal y como se ha comentado en un apartado anterior la lectura de los L.A.C. se hacía especialmente dificultosa de la undécima línea en adelante.

Las tasas de crecimiento, a partir de este momento, se hacen muy similares para ambos sexos (fig. 5.15 y 5.16). Por tanto, parece claro que los machos presentan una mayor tasa de crecimiento durante los primeros 8 años de vida, alcanzando tallas mayores con menor edad (obsérvense los distintos T n % en la tabla 5.4). A partir del momento en que las tasas de igualan, la mayor longevidad de las hembras hace que se alcance una asíntota similar.

Otro aspecto interesante, es el hecho que en los machos, como consecuencia de la mayor tasa inicial de crecimiento, se alcanza la talla de madurez mucho antes, tal y como se deduce de la comparación de los T 50 (tabla 5.4).

En este punto, es fácil deducir que la mayor longitud total de las hembras se debe a la cola. En la fig. 5.17 y tabla 5.9 pueden observarse los valores de tasa de crecimiento absoluta y relativa para esta variable. A tenor

de estos resultados se comprueba que la tasa de crecimiento de la cola de las hembras es mayor que la de los machos a partir del 4^o-5^o año. Únicamente durante el período previo a la madurez los machos presentan tasas de crecimiento caudales mayores, aunque éstas decaen rápidamente al acercarse la madurez sexual (fig. 5.17).

Por tanto, la mayor longitud total alcanzada por las hembras es consecuencia de una ralentización del crecimiento de la cola mucho más uniforme y pausado, acompañado de una mayor longevidad.

Esta mayor longevidad debe relacionarse más con una estrategia tipo "K", para contrarrestar la baja tasa de reproducción de esta especie al ser la puesta pequeña.

5.3.4 Estructuración en clases de edad de la población:

Con la finalidad de estudiar la distribución por clases de edad de la población de Pi, se estimaron las edades individuales a partir de la longitud total de los individuos capturados durante los primeros meses de verano.

La edad individual de cada ejemplar se estimó mediante la longitud total, a partir de la curva de crecimiento obtenida para cada sexo.

Se consideraron intervalos de 1 año y se construyeron los polígonos de frecuencia por sexos y clase en base a estos datos. Los casos en que el valor de L.T. era mayor que la asíntota estimada fueron desechados ante la imposibilidad de calcular su edad individual.

Estos resultados, así como los derivados de su ulterior estudio, deben tomarse con mucha cautela pues en ellos se acumulan toda una serie de errores propios de los análisis previos.

Así, hasta el momento de realizar la asignación de edades, hemos acumulado los errores intrínsecos provenientes del muestreo en el campo, toma de datos (L.T., p. ej.), cálculo de la edad mediante esqueletocronología y estima de la curva de crecimiento; por lo que las interpretaciones deben hacerse con gran cautela.

A partir de los histogramas de distribución se ha calculado una tasa de mortalidad media para cada sexo según el método de ROBSON CHAPMAN desarrollado en CHAPMAN ROBSON (1960) y ROBSON CHAPMAN (1961), que asume mortalidades constantes durante todo el crecimiento o en nuestro caso a partir de un momento dado. Este método además permite por una parte dar los límites de confianza del 95 % de la tasa de supervivencia, y por otra testar el grado de concordancia de los datos con el método mediante una prueba de ji-cuadrado.

5.3.4.1 Resultados y discusión

Se estimó la edad individual de 154 machos y 170 hembras, de los que únicamente se obtuvieron edades biológicamente posibles en 152 machos y 158 hembras. Todos los ejemplares utilizados fueron capturados en los meses de julio, agosto y septiembre, consiguiendo con esto una mayor uniformidad muestral. En la fig. 5.18 están representados los polígonos de frecuencias por edades para machos y hembras.

En ambos casos las edades menores se encuentran infrarrepresentadas, consecuencia de las limitaciones del método de ajuste y que ya se comentaron en el capítulo correspondiente. Todos los ejemplares eliminados lo fueron por presentar valores superiores a la asíntota y por tanto ser inestimables, aunque su talla estuviera incluida en el intervalo de confianza del 95 % de la asíntota.

Como puede observarse, la distribución de frecuencias no adopta la típica forma semicampaniforme que cabría esperar, pudiendo ser varias las causas de este hecho.

Esta distribución podría deberse a que los ejemplares de edades inferiores a 9 - 11 años abandonaran con cierta frecuencia el curso de agua y presentaran hábitos terrestres de forma más o menos alternativa. De esta forma se explicaría la escasez de los individuos maduros de talla pequeña en la muestra del torrente. Este hecho, totalmente especulativo hasta la fecha, abre una interesante línea de investigación para un futuro próximo.

Además, es sumamente sugerente el que esta infrarepresentación se produzca en edades inferiores a los 9 - 11 años de edad, momento en que las líneas de crecimiento empiezan a presentar un agrupamiento muy acusado. Sin embargo, ésta también podría deberse a que los ejemplares de menos talla pudieran acceder a refugios mucho más ocultos e inaccesibles.

Los ejemplares de edades muy superiores a las calculadas a través de la estima de las L.A.C. son consecuencia del error de ajuste comentado para valores cercanos a la asíntota.

Como consecuencia de la infrarepresentación obtenida en las edades menores, se ha optado por estimar la tasa de supervivencia a partir de los 10 años en los machos, y 11 en las hembras. En la tabla 5.7 se muestran las tasas de supervivencia para ambos sexos, así como los límites de confianza y el grado de concordancia de los datos con el método.

Se observa que la tasa de supervivencia de las hembras es claramente mayor a la de los machos, como era de esperar a tenor de su mayor longevidad.

Esta mayor tasa de supervivencia de las hembras no se traduce en una mayor abundancia conjunta de éstas, pues la sex-ratio poblacional está muy equilibrado, siendo frecuentemente los machos más abundantes. Este hecho plantea interesantes hipótesis de trabajo para abordar en un futuro, pues la equirepresentación de sexos en el torrente es consecuencia de la conjunción de los distintos equilibrios de tasas de natalidad y supervivencia por edades, que determinan la distribución estable de edades en equilibrio comentada por PIANKA (1982). Lógicamente, en cada situación estas tasas generan un tipo de pirámide estable, ligada a la optimización en la utilización de los recursos existentes en ese sistema. Por tanto, sería de gran interés poder comparar con otras poblaciones en condiciones distintas para escrutar el verdadero alcance adaptativo de este equilibrio en esta especie. Desgraciadamente, existen aún grandes lagunas en el conocimiento de la biología de E. asper que impiden por el momento abordar este punto en la presente memoria.

5.4 Cálculo del tamaño de la población:

5.4.1 Material y métodos:

En la presente memoria se ha estimado el tamaño de la población del Valle del Pi mediante métodos de captura-recaptura. El método de marcaje utilizado ya fue descrito en el capítulo de demografía.

La mayor parte de modelos de estima de población se ha desarrollado para poblaciones cerradas, aunque no existan métodos suficientemente fiables que permitan cerciorarnos del cumplimiento de las condiciones que debe cumplir una población cerrada (POLLOCK 1981).

La población de Pi podría considerarse como cerrada si consideramos que está muy bien acotada y que no se han observado migraciones significativas en sentido longitudinal. Sin embargo, al no poderse controlar las tasas de migración para con el bosque, natalidad, y al ser el período de estudio y captura prolongado, no se ha creído conveniente utilizar los métodos existentes para poblaciones cerradas.

Únicamente podría estimarse el tamaño de población mediante el método de PETERSEN (1896), para el período comprendido entre la primera captura y recaptura, que al realizarse ambos en un corto intervalo de tiempo, podría asumirse que se cumplen los requisitos de una población cerrada.

Para todo el período de marcado y captura (tabla 5.7) se optó por aplicar los modelos de estima existentes para poblaciones abiertas, más acordes con la situación real de la población estudiada.

Existen básicamente 3 modelos utilizados clásicamente para poblaciones abiertas (BEGON 1979): el de Fisher-Ford (FISHER FORD 1947), el de Jolly-Seber (JOLLY 1965; SEBER 1965) y el de Manly-Parr (MANLY PARR 1968).

El primero asume tasas de supervivencia constantes e independientes de la edad; el segundo asume tan sólo que las tasas de supervivencia no dependen de la edad, y el tercero no presume ninguna de las dos condiciones.

Según MANLY (1970) el primer método es el más ajustado para intensidades de muestreo inferiores al 12 %, tasas de supervivencia alrededor de 0,5 y tamaños de población inferiores a 1000.

No obstante, de forma general, el método de Jolly-Seber es preferible en comparación al de Fisher-Ford cuando existen variaciones importantes de la tasa de supervivencia y el método de Manly-Parr debe escogerse frente al de Jolly-Seber cuando ϕ presenta una clara variación con la edad.

En la presente memoria se ha escogido el método de Jolly-Seber como estimador del tamaño poblacional a lo largo del período controlado (aprox. 1 año).

Uno de los motivos que aconsejó esta elección fue la gran variación de la tasa de supervivencia existente en la población durante el período de estudio, consecuencia de las lluvias torrenciales de noviembre de 1982 que diezmaron de forma considerable la población. La estima de la tasa de supervivencia con la edad también sugería la utilización de este método al no existir grandes variaciones de esta tasa con la edad.

Consecuentemente, se escogió el método de Jolly-Seber como el que mejor se ajustaba al tipo de población estudiado, estimándose también el tamaño de población mediante el método de Petersen únicamente para el período comprendido entre el 1er. marcaje y la primera recaptura.

5.4.2 Interpretación de los resultados:

Durante todo el período de estudio se marcaron un total de 1474 ejemplares de tritón pirenaico en el valle de Pi. De éstos, se recapturaron 253 individuos, lo que representa un 17,16 % del total de marcados. Sin embargo, el porcentaje de recapturas respecto al total de capturas no fue nunca inferior al 20 % (21,6 % en septiembre de 1982), alcanzándose el 36,13 % como cota máxima en la última recaptura (agosto de 1983). Las estimas de tamaño de población obtenidas mediante los métodos utilizados se reflejan en la tabla 5.7.

En ella puede observarse una importante divergencia

entre ambas metodologías. Por ello únicamente deben considerarse los resultados obtenidos mediante el método de Jolly-Seber, específico para poblaciones abiertas.

Según esto, se estima una población de 5595,78 tritones + 1049,26 para los 1,5 km de río muestreados y para septiembre de 1982. A tenor de esta estima podemos considerar como muy abundante la población de este tritón en este torrente. Esta abundancia que a priori y sobre el papel puede parecer desmesurada, no lo es en cuanto se trabaja en el campo y se observa el gran número de refugios existentes a los que no se puede acceder. En realidad, aunque se muestree intensivamente el torrente, la mayor parte de los posibles refugios son inaccesibles. Es por esto que aunque el valor obtenido pueda parecer exagerado, se acerca más a los valores que subjetivamente se manejaban antes de la aplicación de este método.

Esta estima pues, podría considerarse como la propia del segmento muestreado en condiciones normales, ya que como se muestra en la tabla 5.7, las estimas de abril, mayo y junio son muy inferiores a la de septiembre.

La causa de este hecho se encuentra en las importantes lluvias que tuvieron lugar durante noviembre de 1982, y que dejaron caer 600 l/m² en 24 horas sobre toda la comarca, produciendo importantes avenidas que cambiaron totalmente la facies del torrente.

La tasa de supervivencia estimada para el período entre septiembre de 1982 y abril de 1983 es de 0,415.

Esta tasa es muy baja, y se debe en gran medida a este inusual fenómeno meteorológico, aunque como es lógico incluya la tasa de mortalidad por causas naturales y propia de la población.

Afortunadamente para esta población, las riadas se produjeron cuando ya todos los ejemplares de E. asper se encontraban en sus refugios de invernada en los lados del torrente, siendo únicamente afectados aquellos que se localizaban en las zonas más dañadas por el agua. En este sentido se está llevando a cabo un estudio para determinar el grado de asociación causa-efecto entre las zonas más dañadas y la abundancia de tritones en la zona.

A partir del mes de abril, se observa una paulatina disminución del tamaño de población, fruto de las modificaciones que se realizaron en su curso para retornarlo a su estado anterior. De hecho, se comprobó que entre mayo y junio de 1983 se realizaron varios dragados del lecho del torrente y aportes de tierra para reconstruir la pista forestal, que evidentemente afectaron el número de efectivos de forma negativa.

A partir de este momento, se planteó iniciar el estudio de la evolución anual de la población para conocer cuánto

tiempo tardaría en recuperarse esta población de la importante agresión de causa principalmente natural que había sufrido.

5.4.3 Evolución de la población desde 1982:

Como se ha comentado un poco más arriba, después de la drástica reducción del número de efectivos de la población de Pi consecuencia de las torrenciales lluvias de noviembre de 1982, se creyó interesante evaluar el ritmo de recuperación de la población.

Sin embargo, no podía estimarse el tamaño de población por métodos de captura-recaptura, ya que el método de marcado no perduró más allá de 1984, al observarse ya este año signos evidentes de regeneración. Por ello, se optó por estimar la evolución anual de la población a través de las capturas realizadas en las campañas. Para ello, se programaron una serie de capturas anuales en los meses de agosto-septiembre que se llevaron a cabo en la zona marcada (Z-40 a Z-10 (1,5 km)). Para que los resultados obtenidos en cada recorrido fueran comparables se intentó mantener lo más constante posible el esfuerzo de captura, utilizando siempre el mismo número de personas en la búsqueda activa. De esta forma, aunque el tamaño de población no pudiera estimarse, sí se podría evaluar la evolución anual de la población a través de la comparación directa del número de capturas por campaña.

En la tabla 5.14 y figs. 5.20 y 5.21 se muestran los resultados obtenidos desde septiembre de 1982 hasta agosto de 1987.

Para los adultos, la fig. 5.20 muestra muy claramente como las torrenciales lluvias de noviembre de 1982 diezmaron el número de efectivos de la población. Si comparamos el número de capturas de septiembre de 1982 y de agosto o septiembre de 1983, o incluso los meses anteriores, vemos que el porcentaje de capturas del segundo año respecto al primero es extremadamente bajo, situándose los máximos alrededor del 20 %. Sin embargo, los valores de ϕ obtenidos de septiembre a abril en el apartado anterior son de 0,40, pudiendo deberse esta diferencia a que tal vez debido a las malas condiciones del curso durante este año, algunos ejemplares abandonaran el medio acuático.

Se observa además en 1983 un paulatino y pequeño aumento del número de capturas, motivado con toda probabilidad por la sucesiva incorporación de los jóvenes adultos al torrente.

Ahora bien, si atendemos al aumento que se produce de 1983 a 1984, cabría preguntarnos el porqué del débil incremento de 1983. Son dos las hipótesis plausibles. Por una parte podría ser que algunos de los jóvenes ya maduros sexualmente que fueran a incorporarse al medio acuático

regresaran al medio terrestre a tenor de las malas condiciones del torrente en aquel momento. Por otra parte, podría ser que la limpieza y encauzamiento del torrente realizada con maquinaria en gran parte del curso durante 1983, fuera diezmando la población y ocultando al censo las nuevas incorporaciones. Sin embargo, ambas soluciones no dejan de ser nuevas hipótesis a falta de nuevos datos que aporten luz al respecto. No obstante, no deja de ser interesante el hecho que en el apartado anterior se comentara la posibilidad que los jóvenes adultos pudieran llevar una vida mixta por lo que se refiere al medio acuático y terrestre.

En 1984 se observa un fuerte incremento en el censo realizado, consecuencia inequívoca de la incorporación de los tritones que alcanzan este año la madurez sexual y que regresan al agua.

Para 1985 se produce un descenso en el número de tritones observados, que puede interpretarse como la consecuencia de la falta de nuevos individuos maduros en combinación con la mortandad natural de la población. Estos ejemplares que deberían haberse incorporado a la población en 1985 serían las larvas eclosionadas en 1982 y que fueron arrastradas por la mencionada avenida de finales de 1982. Queda así una vez más patente que la madurez sexual se alcanza a partir del 3er. año de la eclosión.

En 1986 se produce un nuevo incremento, de menor cuantía al de 1984, ya que los adultos aquí incorporados deberían proceder de las puestas realizadas durante 1983. Como durante ese año la población contó con pocos efectivos, el potencial reproductor debió ser menor al de los años anteriores, y por tanto el número de huevos puestos menor.

En 1987 el incremento ya es mayor y en valores absolutos se alcanzan cifras de capturas muy similares a las de 1982, con lo que puede considerarse ya recuperada la población.

La evolución temporal del número de ejemplares larvarios en el torrente se caracteriza por la escasez de larvas durante 1983, y el paulatino incremento de éstas hacia 1986 (Fig. 5.21).

La drástica disminución de septiembre de 1983 a marzo de 1984 es una consecuencia de las lluvias torrenciales de noviembre de 1982 ($600 \text{ l} / \text{m}^2$ en 24 horas). La avenida de agua que se originó como consecuencia de este temporal eliminó la casi totalidad de individuos de esta clase, al tiempo que diezmo considerablemente la población de adultos (Tabla 5.7).

Durante 1983, las larvas de tritón pirenaico son casi inexistentes en el torrente, y únicamente en el mes de agosto se observa un pequeño aumento, debido a la eclosión de los huevos puestos en los meses precedentes. Este

incremento es pequeño como consecuencia del pequeño número de adultos que en ese año formaban la población. En 1984 se produce ya un considerable aumento del número de larvas, debido a la incorporación a la población adulta de los ejemplares subadultos que durante ese año alcanzan la madurez y que al habitar el medio terrestre no sufrieron las consecuencias del temporal. Obsérvese (figs. 5.20 y 5.21) cómo este incremento se produce tanto en adultos como en larvas.

En 1985, el número de larvas observado en el torrente no es el esperado a tenor del incremento producido el año anterior. Ahora bien, los ejemplares de E. asper que durante este período estival deberían incorporarse a la vida acuática al alcanzar la madurez sexual, son aquellos que eclosionaron en el verano de 1982 y que por tanto fueron arrastrados por la riada de noviembre. En 1986 ya se alcanzan valores similares a los observados para 1983, mostrando una clara y rápida recuperación de la población; siendo el descenso observado en 1987 fruto de que la campaña de ese mes se realizó avanzado ya el mes de septiembre y por tanto una gran parte de los ejemplares en vías o a punto de metamorfosearse ya habían abandonado el agua y por tanto el conteo es deficitario en ese sentido. No obstante, se observa cómo el valor obtenido para 1982 y 1987 es muy similar, habiendo sido realizadas las dos prospecciones en fechas muy próximas.

Por tanto, puede asumirse que la recuperación de la población larval sigue la recuperación de los adultos, y se produce a los 4 ó 5 años de la catástrofe. En favor de esta rápida recuperación juega el hecho que una fracción poblacional importante (los subadultos) lleven una vida totalmente terrestre, alejados del medio acuático. De esta forma, estos subadultos podrían considerarse como un stock de seguridad en un medio donde la mortalidad por este tipo de causas no debe ser inhabitual.

L A R V A S E . a s p e r T O R R E N T E D E P I

MES	PESO	LT	CC	LCoia	LCb	ACb	MES	PESO	LT	CC	LCoia	LCb	ACb
2	0.097	28.25	15.75	12.50	4.70	3.70	8	0.435	45.35	24.50	20.85	7.70	5.10
2	0.062	24.50	14.10	10.40	4.00	3.15	8	0.013	17.20	10.40	6.80	2.10	2.65
2	0.184	32.15	17.55	14.60	5.70	4.00	8	0.022	17.45	11.05	6.40	3.40	2.45
2	0.097	24.75	13.95	10.80	4.40	3.25	8	0.024	20.10	11.80	8.30	3.40	2.45
2	0.251	35.75	19.40	16.35	5.90	4.30	8	0.018	19.20	10.80	8.40	2.90	2.20
3	0.178	34.25	18.40	15.85	5.10	4.20	8	0.029	22.60	12.80	9.80	4.00	2.90
3	0.156	32.90	18.10	14.80	5.20	4.20	8	0.087	24.45	13.90	10.55	4.25	3.25
3	0.145	28.90	16.75	12.15	5.65	4.00	8	0.809	58.55	30.50	28.05	8.25	6.05
3	0.183	32.70	17.85	14.85	5.10	3.80	9	0.429	46.60	24.75	21.85	7.60	5.00
4	0.199	34.35	17.45	16.90	5.65	4.40	9	0.280	39.95	22.20	17.75	6.30	5.00
4	0.208	35.00	18.60	16.40	5.90	4.20	9	0.050	22.50	12.70	9.80	4.30	2.90
4	0.342	38.45	20.75	17.70	7.25	5.25	9	0.038	20.30	12.10	8.20	3.60	2.10
4	0.284	39.30	21.40	17.90	6.30	5.20	9	0.066	24.10	13.30	10.80	4.10	3.10
5	0.150	31.45	16.75	14.70	4.60	3.80	9	0.055	23.75	14.20	9.55	4.20	3.45
5	0.259	38.35	21.85	16.50	6.45	4.30	9	0.072	26.90	14.80	12.10	4.60	3.20
5	0.228	35.95	19.80	16.15	5.10	4.10	9	0.046	25.20	13.35	11.85	4.35	3.30
6	0.475	44.90	24.30	20.60	7.50	6.12	9	0.006	12.55	7.00	5.55	2.00	1.40
6	0.433	40.90	22.40	18.50	6.95	5.30	9	0.670	48.40	27.00	21.40	8.20	5.75
6	0.202	31.85	17.40	14.45	5.90	4.10	9	0.079	24.55	13.70	10.85	4.15	3.20
6	0.317	36.70	20.05	16.65	6.35	4.40	9	0.403	46.00	25.40	20.60	7.35	4.80
6	0.252	33.85	18.95	14.90	6.15	4.35	9	0.422	44.20	25.80	18.40	6.70	5.20
6	0.589	46.90	24.30	22.60	6.95	5.30	9	0.563	46.60	25.70	20.90	7.10	5.45
6	0.667	49.15	25.65	23.50	7.20	5.55	9	0.031	19.85	10.90	8.95	2.70	1.90
6	0.709	51.60	27.10	24.50	7.35	5.65	9	0.031	20.40	11.80	8.60	2.50	1.75
6	0.308	37.80	21.05	16.75	5.50	4.95	9	0.031	19.70	11.70	8.00	3.00	2.40
6	0.235	34.60	18.85	15.75	4.85	3.75	9	0.024	18.30	11.00	7.30	2.60	1.90
6	0.240	36.40	20.20	16.20	5.65	4.30	9	0.013	16.10	8.50	7.60	2.10	1.30
6	0.181	32.35	16.20	16.15	4.75	3.65	9	0.011	15.30	8.50	6.80	2.10	1.35
7	0.235	41.00	23.30	17.70	6.90	4.70	10	0.130	32.15	18.10	14.05	5.40	4.00
7	0.190	34.50	19.70	14.80	6.35	4.50	10	0.073	26.30	15.50	10.80	4.35	3.30
7	0.242	37.40	20.70	16.70	6.45	4.60	10	0.110	32.35	18.60	13.75	5.05	3.55
7	0.196	35.20	19.20	16.00	5.80	4.60	10	0.163	34.05	18.35	15.70	6.55	4.40
7	0.247	35.40	19.50	15.90	6.90	4.30	10	0.166	33.40	18.80	14.60	5.40	4.30
7	0.331	40.50	20.30	20.20	6.30	4.30	10	0.145	34.80	17.90	16.90	5.60	4.00
7	0.357	40.90	22.85	18.05	7.25	5.20	10	0.066	23.40	13.10	10.30	3.60	3.00
7	0.397	43.05	23.05	20.00	6.95	5.30	10	0.135	32.30	17.70	14.60	5.00	3.70
7	0.546	47.95	25.40	22.55	7.95	5.80	10	0.057	18.10	13.00	5.10	3.90	2.90
7	0.291	41.20	22.45	18.75	7.10	4.90	10	0.123	33.40	17.70	15.70	5.25	3.35
7	0.153	31.35	17.30	14.05	5.00	4.10	10	0.095	28.80	15.90	12.90	5.30	2.85
7	0.422	47.60	25.20	22.40	7.55	5.90	10	0.072	26.60	14.10	12.50	4.20	3.00
7	0.622	53.75	27.70	26.05	8.25	5.70	10	0.086	27.60	14.40	13.20	4.80	3.55
7	0.322	38.65	20.45	18.20	6.15	4.95	11	0.217	36.05	19.00	17.05	6.15	4.65
7	0.230	37.50	21.15	16.35	6.70	4.60	11	0.081	25.20	14.65	10.55	4.55	3.25
7	0.150	33.10	16.95	16.15	5.65	3.95	11	0.118	28.30	16.30	12.00	5.10	4.10
7	0.492	51.15	26.85	24.30	7.55	5.55	10	0.122	29.90	16.80	13.10	5.10	
8	0.400	41.30	23.05	18.25	7.00	5.50	9	0.058	22.80	12.60	10.20	3.90	3.00
8	0.053	23.35	14.00	9.35	4.45	2.50	9	0.057	22.80	13.20	9.60	3.70	
8	0.417	47.95	25.50	22.45	7.30	6.00	9	0.055	22.80	13.50	9.30	3.80	
8	0.268	39.80	21.45	18.35	6.65	4.80	9	0.075	24.90	14.70	10.20	4.10	
8	0.048	25.15	14.20	10.95	3.80	3.40	7	0.382	42.35	22.20	20.15	6.85	5.25
8	0.036	23.20	13.30	9.90	4.00	3.00	7	1.063	53.75	28.65	25.10	9.05	7.00
8	0.052	24.80	13.90	10.90	4.00	3.10	7	0.512	44.30	24.35	19.95	7.15	5.15
8	0.025	21.00	11.90	9.10	3.60	2.01	7	0.479	44.45	23.75	20.70	7.45	5.15
8	0.050	25.75	14.20	11.55	3.70	2.90	7	0.465	44.95	24.55	20.40	7.45	5.40
8	0.027	20.30	11.60	8.70	3.40	2.35	7	0.287	37.25	21.05	16.20	6.65	4.90
8	0.539	47.90	25.25	22.65	7.70	5.65	7	0.382	41.65	22.40	19.25	6.75	5.55
8	0.181	36.95	19.50	17.45	6.40	4.30	7	0.368	40.00	20.55	19.45	6.75	5.00
8	0.461	48.45	25.05	23.40	7.45	5.60	7	0.362	39.35	21.35	18.00	6.45	4.75
8	0.464	47.60	25.45	22.15	7.45	5.40	8	0.610	51.80	27.10	23.70	7.80	6.05
8	0.292	39.80	21.60	18.20	7.05	5.00	8	0.616	50.40	26.45	23.95	8.30	6.00
8	0.468	48.85	25.00	23.85	7.80	5.60	8	0.636	50.20	26.10	24.10	7.75	5.60
8	0.514	51.30	27.20	24.10	7.65	5.70	8	0.604	46.30	25.30	21.00	7.50	
							8	0.395	43.10	23.40	19.70		

Tabla 5.1

ADULTOS E. asper	
L.T.	MACHOS $Y = 126.86 * (1 - e^{(-.191 * (X + 2))})$
	HEMBRAS $Y = 137.62 * (1 - e^{(-.135 * (X + 3.03))})$
C.C.	MACHOS $Y = 74.67 * (1 - e^{(-.179 * (X + 1.8))})$
	HEMBRAS $Y = 73.67 * (1 - e^{(-.145 * (X + 2.79))})$
L.Cola	MACHOS $Y = 50.83 * (1 - e^{(-2.809 * (X + 1.49))})$
	HEMBRAS $Y = 63.36 * (1 - e^{(-.133 * (X + 3.14))})$
LARVAS E. asper PREINVERNANTES	
$Y = 6.864 + .157x - .0001x^2$	
$k = 0.0038 \quad r = 0.993 \quad dxy = 0.262$	
LARVAS E. asper POSTINVERNANTES	
$Y = 12.38 + 0.039x + 0.00007x^2$	
$k = 0.0035 \quad r = 0.994 \quad dxy = 0.736$	
LARVAS S. salamandra	
$Y = 28.73 + 0.301x - 0.0005x^2$	
$k = 0.0043 \quad r = 0.997 \quad dxy = 0.042$	

Tabla 5.2

M A C H O S				H E M B R A S				I N M A D U R O S						
PESO	L.T.	C.C.	L.Cola	Edad	PESO	L.T.	C.C.	L.Cola	Edad	PESO	L.T.	C.C.	L.Cola	Edad
3.7	91.50	52.40	39.10	5.0	3.1	95.10	52.45	42.65	5.1	0.6	46.90	24.30	22.60	0.9
3.0	93.65	50.80	42.85	4.9	3.4	97.30	54.70	42.60	6.0	0.4	53.00	29.45	23.55	1.1
4.8	102.10	56.05	46.05	6.0	3.7	97.90	52.80	45.10	6.0	0.6	53.75	27.70	26.05	1.0
5.4	102.05	58.50	43.55	7.0	6.0	105.80	58.30	47.50	9.7	1.3	72.10	39.65	32.45	1.7
6.7	107.60	62.30	45.30	8.0	6.9	112.05	61.10	50.95	10.0	1.1	73.20	39.70	33.50	1.9
7.4	110.10	65.20	44.90	11.0	4.8	114.20	60.00	54.20	10.0	1.8	82.00	44.95	37.05	3.0
7.4	113.10	65.10	48.00	10.0	5.2	118.40	65.60	52.80	13.0	2.2	85.95	48.70	37.25	4.1
8.5	115.00	66.90	48.10	9.6	6.3	119.10	63.05	56.05	15.0	2.6	86.70	47.80	38.90	4.0
7.0	114.10	67.30	46.80	12.0	6.8	119.65	64.65	55.00	13.0					
9.2	116.35	67.40	48.95	12.0	6.9	122.85	63.80	59.05	15.0					
8.2	117.60	67.15	50.45	11.0	8.8	132.00	70.20	61.80	21.0					
6.0	108.20	60.90	47.30	8.0	10.0	138.60	75.00	63.60	23.1					
8.0	117.30	68.40	48.90	12.0	14.0	144.45	80.40	64.05	26.0					
9.6	125.25	73.15	52.10	16.0	11.5	140.80	77.50	63.30	24.0					
13.0	130.05	75.70	54.35	19.9	7.9	126.60	66.60	60.00	22.7					
8.2	119.30	69.50	49.80	16.0	7.2	126.20	69.40	56.80	19.0					
12.4	128.00	73.10	54.90	18.5										

Tabla 5.3

MACHOS		HEMBRAS		MACHOS		HEMBRAS		MACHOS		HEMBRAS	
L.T.		L.T.		C.C.		C.C.		L.C.ola		L.C.ola	
L	126.86	L	137.62	L	74.68	L	73.66	L	50.83	L	63.36
k	0.191	k	0.135	k	0.179	k	0.145	k	0.281	k	0.1331
to	-2	to	-3.03	to	-1.79	to	-2.79	to	-1.49	to	-3.14
L - Lo	76.86	L - Lo	87.63	L - Lo	47.68	L - Lo	44.66	L - Lo	27.83	L - Lo	40.36
T10 - 90	11.5	T10 - 90	16.27	T10 - 90	12.28	T10 - 90	14.99	T10 - 90	7.82	T10 - 90	16.51
T 10%	1.17	T 10%	1.09	T 10%	1.3	T 10%	1.1	T 10%	1.03	T 10%	1.04
T 25%	2.13	T 25%	2.44	T 25%	2.32	T 25%	2.39	T 25%	1.67	T 25%	2.4
T 50%	4.25	T 50%	5.45	T 50%	4.56	T 50%	4.29	T 50%	3.12	T 50%	5.46
T 75%	7.88	T 75%	10.58	T 75%	8.46	T 75%	10.37	T 75%	5.58	T 75%	10.66
T 90%	12.67	T 90%	17.37	T 90%	13.58	T 90%	16.09	T 90%	8.85	T 90%	17.54
T 80mm.	3.21	T 50mm.	3.41	T 50mm.	4.39	T 50mm.	5.04	T 30mm.	1.68	T 30mm.	1.68
T 110mm.	8.56	T 60mm.	8.86	T 60mm.	7.29	T 60mm.	8.83	T 40mm.	4.01	T 40mm.	4.36
T 120mm.	13.27	T 70mm.	12.2	T 70mm.	13.68	T 70mm.	17.91	T 50mm.	13.15	T 50mm.	8.55

Tabla 5.4

CRECIMIENTO					CRECIMIENTO					CRECIMIENTO					
edad	C.C.	ABS.	REL.	INS.	edad	L.T.	ABS.	REL.	INS.	edad	L.Col.	ABS.	REL.	INS.	
	1	29.44	4.440	0.178	0.163	1	55.40	5.400	0.108	0.103	1	31.79	6.180	0.241	0.216
	2	36.86	7.420	0.252	0.225	2	67.84	12.440	0.225	0.203	2	36.45	4.660	0.693	0.137
	3	43.06	6.200	0.168	0.155	3	78.12	10.280	0.152	0.141	3	39.98	3.530	0.405	0.092
	4	48.25	5.190	0.121	0.114	4	86.60	8.480	0.109	0.103	4	42.64	2.660	0.288	0.064
	5	52.58	4.330	0.090	0.086	5	93.61	7.010	0.081	0.078	5	44.64	2.000	0.223	0.046
	6	56.20	3.620	0.069	0.067	6	99.40	5.790	0.062	0.060	6	46.16	1.520	0.182	0.033
M	7	59.23	3.030	0.054	0.053	7	104.18	4.780	0.048	0.047	7	47.31	1.150	0.154	0.025
A	8	61.77	2.540	0.043	0.042	8	108.13	3.950	0.038	0.037	8	48.17	0.860	0.134	0.018
C	9	63.88	2.110	0.034	0.034	9	111.39	3.260	0.030	0.030	9	48.82	0.650	0.118	0.013
H	10	65.65	1.770	0.028	0.027	10	114.08	2.690	0.024	0.024	10	49.31	0.490	0.105	0.010
O	11	67.13	1.480	0.023	0.022	11	116.31	2.230	0.020	0.019	11	49.69	0.380	0.095	0.008
S	12	68.37	1.240	0.018	0.018	12	118.14	1.830	0.016	0.016	12	49.97	0.280	0.087	0.006
	13	69.40	1.030	0.015	0.015	13	119.66	1.520	0.013	0.013	13	50.18	0.210	0.080	0.004
	14	70.27	0.870	0.013	0.012	14	120.91	1.250	0.010	0.010	14	50.34	0.160	0.074	0.003
	15	70.99	0.720	0.010	0.010	15	121.95	1.040	0.009	0.009	15	50.46	0.120	0.069	0.002
	16	71.60	0.610	0.009	0.009	16	122.80	0.850	0.007	0.007	16	50.56	0.100	0.065	0.002
	17	72.10	0.500	0.007	0.007	17	123.51	0.710	0.006	0.006	17	50.62	0.060	0.061	0.001
	18	72.52	0.420	0.006	0.006	18	124.09	0.580	0.005	0.005	18	50.68	0.060	0.057	0.001
	19	72.88	0.360	0.005	0.005	19	124.57	0.480	0.004	0.004	19	50.71	0.030	0.054	0.001
	20	73.17	0.290	0.004	0.004	20	124.97	0.400	0.003	0.003	20	50.74	0.030	0.051	0.001
	21	73.42	0.250	0.003	0.003	21	125.30	0.330	0.003	0.003	21	50.77	0.030	0.049	0.001
	22	73.63	0.210	0.003	0.003	22	125.57	0.270	0.002	0.002	22	50.79	0.020	0.047	.000
	23	73.80	0.170	0.002	0.002	23	125.79	0.220	0.002	0.002	23	50.81	0.020	0.044	.000
edad	C.C.	ABS.	REL.	INS.	edad	L.T.	ABS.	REL.	INS.	edad	L.Col.	ABS.	REL.	INS.	
	1	31.17	4.170	0.154	0.144	1	57.72	7.720	0.154	0.144	1	31.41	4.550	0.164	0.156
	2	36.91	5.740	0.184	0.169	2	67.81	10.090	0.175	0.161	2	35.39	3.980	0.693	0.119
	3	41.87	4.960	0.134	0.126	3	76.62	8.810	0.130	0.122	3	38.88	3.490	0.405	0.094
	4	46.16	4.290	0.102	0.098	4	84.32	7.700	0.100	0.096	4	41.93	3.050	0.288	0.076
	5	49.87	3.710	0.080	0.077	5	91.04	6.720	0.080	0.077	5	44.60	2.670	0.223	0.062
	6	53.08	3.210	0.064	0.062	6	96.92	5.880	0.065	0.063	6	46.94	2.340	0.182	0.051
	7	55.86	2.780	0.052	0.051	7	102.06	5.140	0.053	0.052	7	48.99	2.050	0.154	0.043
	8	58.26	2.400	0.043	0.042	8	106.55	4.490	0.044	0.043	8	50.78	1.790	0.134	0.036
	9	60.34	2.080	0.036	0.035	9	110.47	3.920	0.037	0.036	9	52.35	1.570	0.118	0.030
	10	62.14	1.800	0.030	0.029	10	113.90	3.430	0.031	0.031	10	53.72	1.370	0.105	0.026
	11	63.69	1.550	0.025	0.025	11	116.89	2.990	0.026	0.026	11	54.92	1.200	0.095	0.022
H	12	65.04	1.350	0.021	0.021	12	119.51	2.620	0.022	0.022	12	55.97	1.050	0.087	0.019
E	13	66.21	1.170	0.018	0.018	13	121.80	2.290	0.019	0.019	13	56.90	0.930	0.080	0.016
M	14	67.21	1.000	0.015	0.015	14	123.79	1.990	0.016	0.016	14	57.70	0.800	0.074	0.014
B	15	68.08	0.870	0.013	0.013	15	125.54	1.750	0.014	0.014	15	58.41	0.710	0.069	0.012
R	16	68.83	0.750	0.011	0.011	16	127.06	1.520	0.012	0.012	16	59.03	0.620	0.065	0.011
A	17	69.49	0.660	0.010	0.010	17	128.40	1.340	0.011	0.010	17	59.57	0.540	0.061	0.009
S	18	70.05	0.560	0.008	0.008	18	129.56	1.160	0.009	0.009	18	60.04	0.470	0.057	0.008
	19	70.54	0.490	0.007	0.007	19	130.58	1.020	0.008	0.008	19	60.45	0.410	0.054	0.007
	20	70.96	0.420	0.006	0.006	20	131.47	0.890	0.007	0.007	20	60.82	0.370	0.051	0.006
	21	71.32	0.360	0.005	0.005	21	132.25	0.780	0.006	0.006	21	61.13	0.310	0.049	0.005
	22	71.64	0.320	0.004	0.004	22	132.93	0.680	0.005	0.005	22	61.41	0.280	0.047	0.005
	23	71.91	0.270	0.004	0.004	23	133.52	0.590	0.004	0.004	23	61.66	0.250	0.044	0.004
	24	72.15	0.240	0.003	0.003	24	134.04	0.520	0.004	0.004	24	61.87	0.210	0.043	0.003
	25	72.35	0.200	0.003	0.003	25	134.49	0.450	0.003	0.003	25	62.06	0.190	0.041	0.003
	26	72.53	0.180	0.002	0.002	26	134.89	0.400	0.003	0.003	26	62.22	0.160	0.039	0.003
	27	72.68	0.150	0.002	0.002	27	135.23	0.340	0.003	0.003	27	62.36	0.140	0.038	0.002
	28	72.81	0.130	0.002	0.002	28	135.54	0.310	0.002	0.002	28	62.49	0.130	0.036	0.002
	29	72.93	0.120	0.002	0.002	29	135.80	0.260	0.002	0.002	29	62.60	0.110	0.035	0.002
	30	73.03	0.100	0.001	0.001	30	136.03	0.230	0.002	0.002	30	62.69	0.900	0.034	0.001

Tabla 5.5

1982

1983

	AGOSTO	SEPTIEM.	OCT.	NOVIEM.	DICIEM.	ENERO	FEBRER	MARZO	ABRIL	MAYO	JUNIO	JULIO	AGOSTO	SEPT.	OCTUB.	SEP-84	AGO-85	SEP-85	SEP-86
MACHOS	342.	265	2	0	0	0	0	13	43	47	43	40	59	10	13	163	145	94	195
HEMBRAS	382	281	0	0	0	0	1	3	32	41	37	55	60	13	7	163	141	99	197
RECAP MACHOS	0	53	0	0	0	0	0	2	12	11	17	10	26	4	0	0	0	0	0
RECAP HEMBRAS	0	55	0	0	0	0	0	0	6	15	10	22	17	4	0	0	0	0	0
N. AMPLEXUS	28	23	0	0	0	0	0	0	1	8	6	8	5	1	0	15	15	17	20
N. LARVAS	5	7	0	0	0	0	0	2	1	1	1	2	16	0	0	59	66	48	169
N. R. MET.	5	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	6	0	6
CAP TOTALES	724	546	2	0	0	0	1	16	75	88	80	95	119	23	20	326	286	193	392
SEX-RAT. (M/H)	0.89	0.94	0	0	0	0	0	5.3	1.34	1.14	1.16	0.72	0.98	0.76	1.8	1	1.028	0.9494	0.9898
SEX-RAT. (F/M)	1.11	1.06	0	0	0	0	0	0.23	0.74	0.87	0.86	1.37	1.01	1.3	0.5	1	0.972	1.0532	1.0102
N. RECAPT.	0	108	0	0	0	0	0	2	18	26	27	32	43	8	0	0	0	0	0
% RECAPT.	0	21.6	0	0	0	0	0	5	24	29	33.75	33.68	36.13	34.7	0	0	0	0	0
N. AMPLEX. /CAPT	0.038	0.04	0	0	0	0	0	0	0.08	0.17	0.12	0.08	0.04	0.04	0	0.046	0.0524	0.0888	0.051

Tabla 5.6

Resultados de las prospecciones realizadas desde agosto de 1982 en el torrente de Pi (Zona controlada)

Estima segun Jolly-Seber

FECHA	m _i	r _i	1	2	3	4	5	6	m _i	y _i	z _i	M _i	N _i	ϕ	SE N _i	SE ϕ
1 8.82	724	724							183							
2 9.82	546	546	108	41	75	1106.78	5595.38	0.42	1049.26	0.155						
3 4.83	75	75	11	5	100	64.10	3004.18	1.23	1051.49	0.099						
4 5.83	88	88	17	5	4	866.88	2934.08	0.84								
5 6.83	80	80	18	7	2	29	7	66	783.28	2160.08						
6 7.83	95	95	15	8	4	0	31	1	42	4021.00	12322.00					
7 8.83	119	119	14	16	2	3	7	1	43							

Estima segun Petersen : $N = (r_1 * r_2) / m_2 = 3660.22$ ind.

$ES N = (r_1^2 * r_2^2 / (r_2 - m_2)) / m_2^3 = 315.45$

Intervalo del 95% = 3154.68 y 4358.82

Tasas de supervivencia para machos y hembras a lo largo del crecimiento

MACHOS : T = 315 n = 132 S = 0.7411 +/- 0.039

HEMRAS : T = 807 n = 132 S = 0.8603 +/- 0.026

chi-cuadrado machos = 1.15 chi-cuadrado hembras = 0.935 ambos p<0.01

Tabla 5.7

E. asper

LARVAS

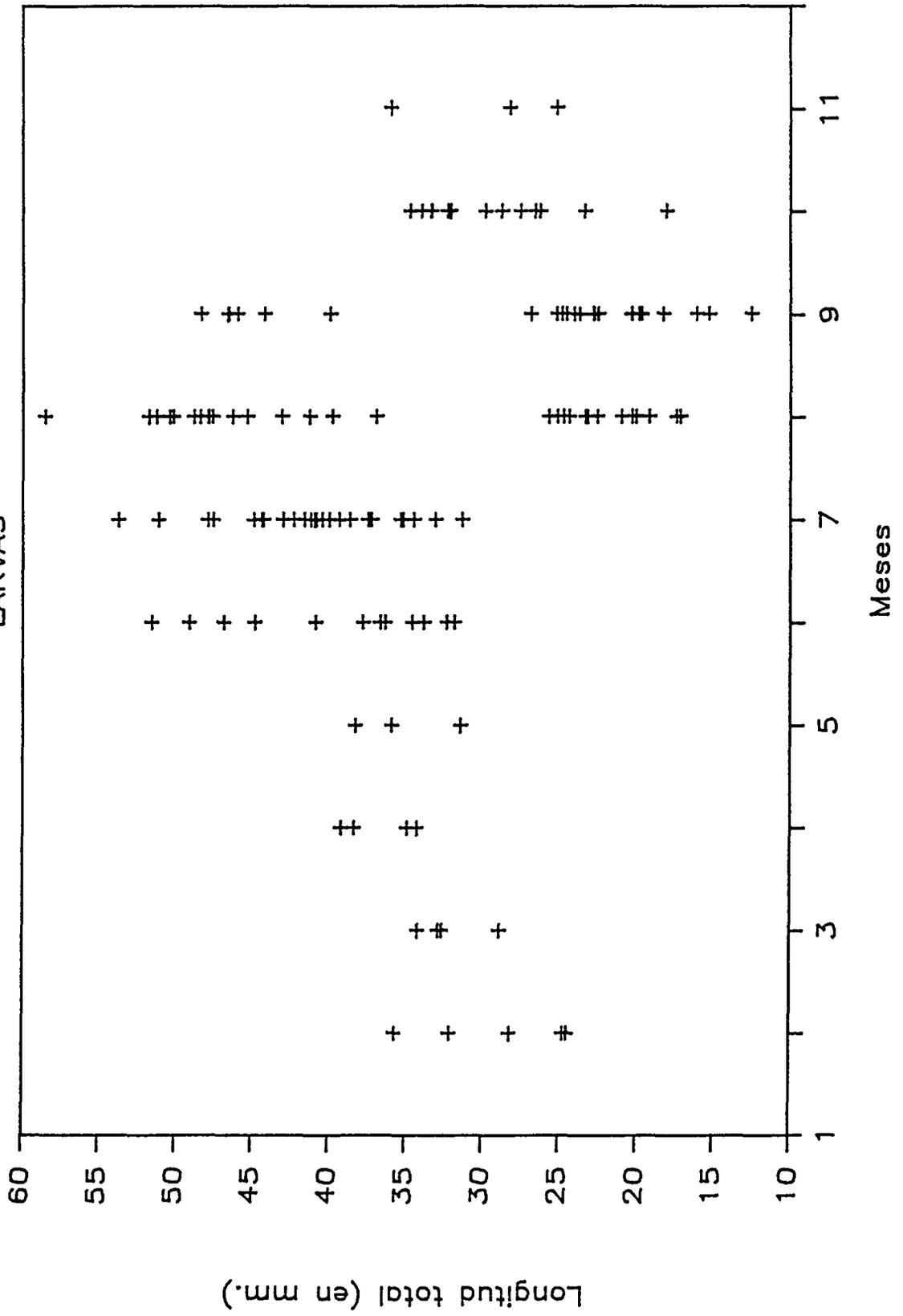


Figura 5.1

E. asper LARVAS

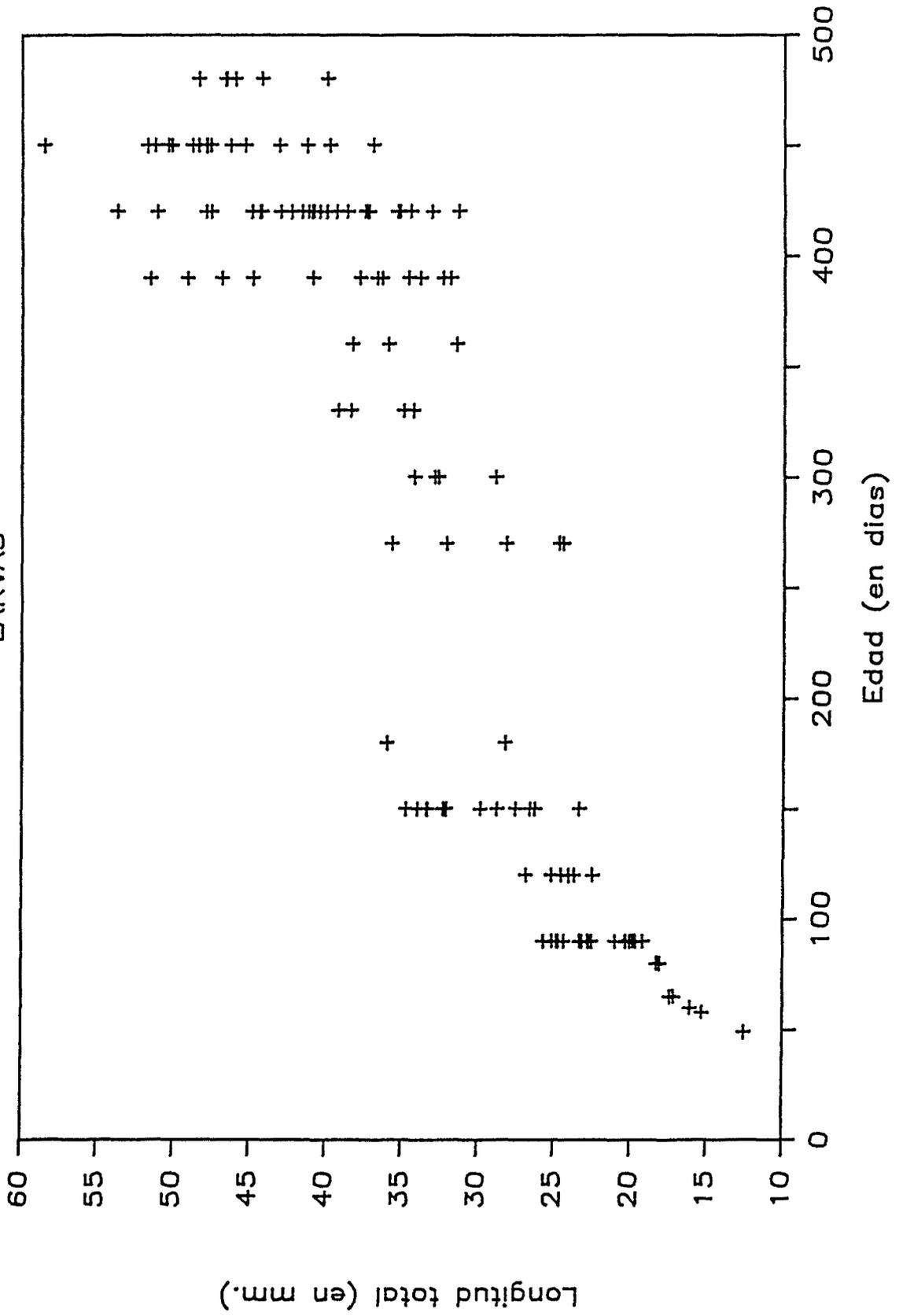


Figura 5.2

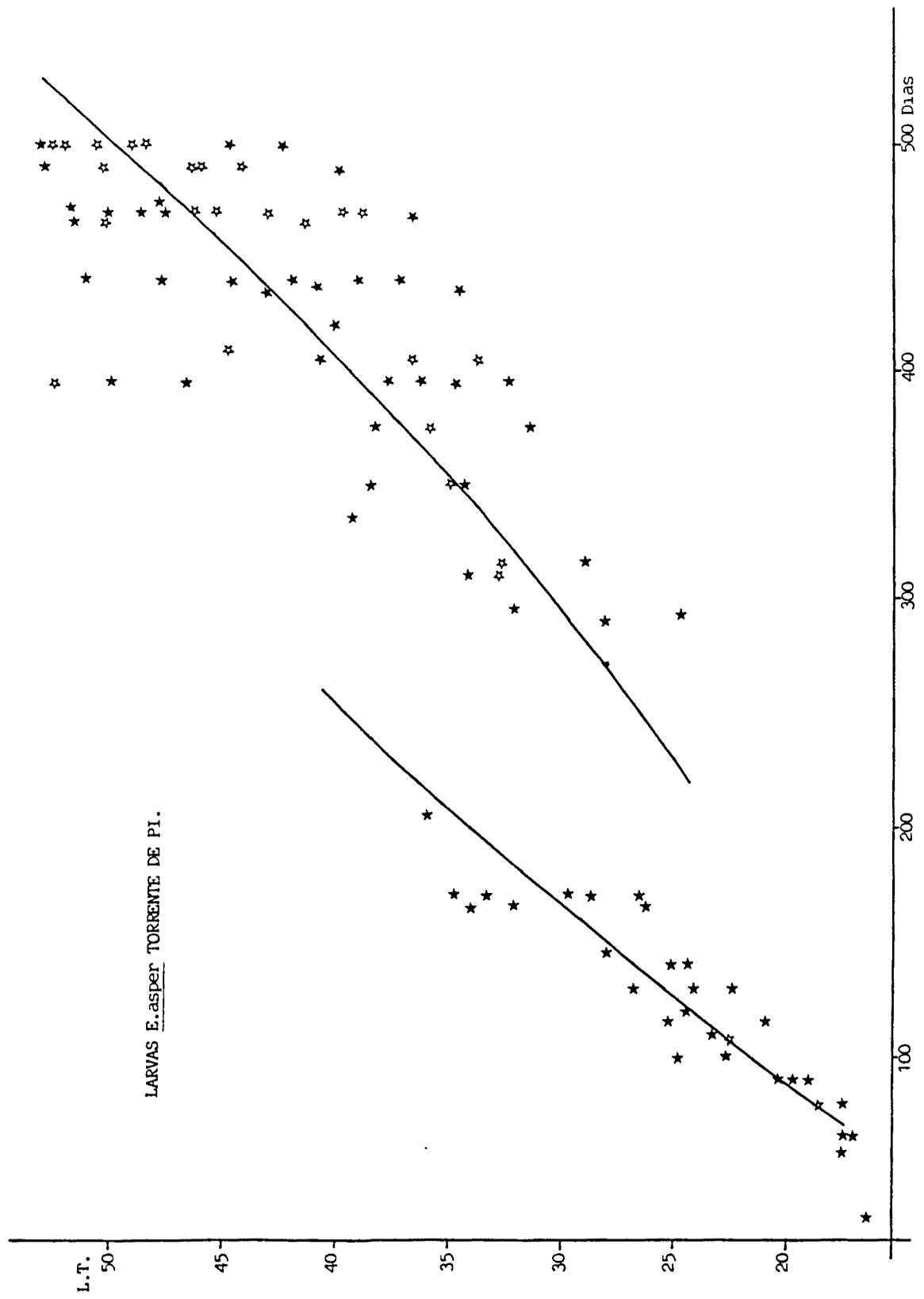


Figura 5.3



E. asper LARVAS

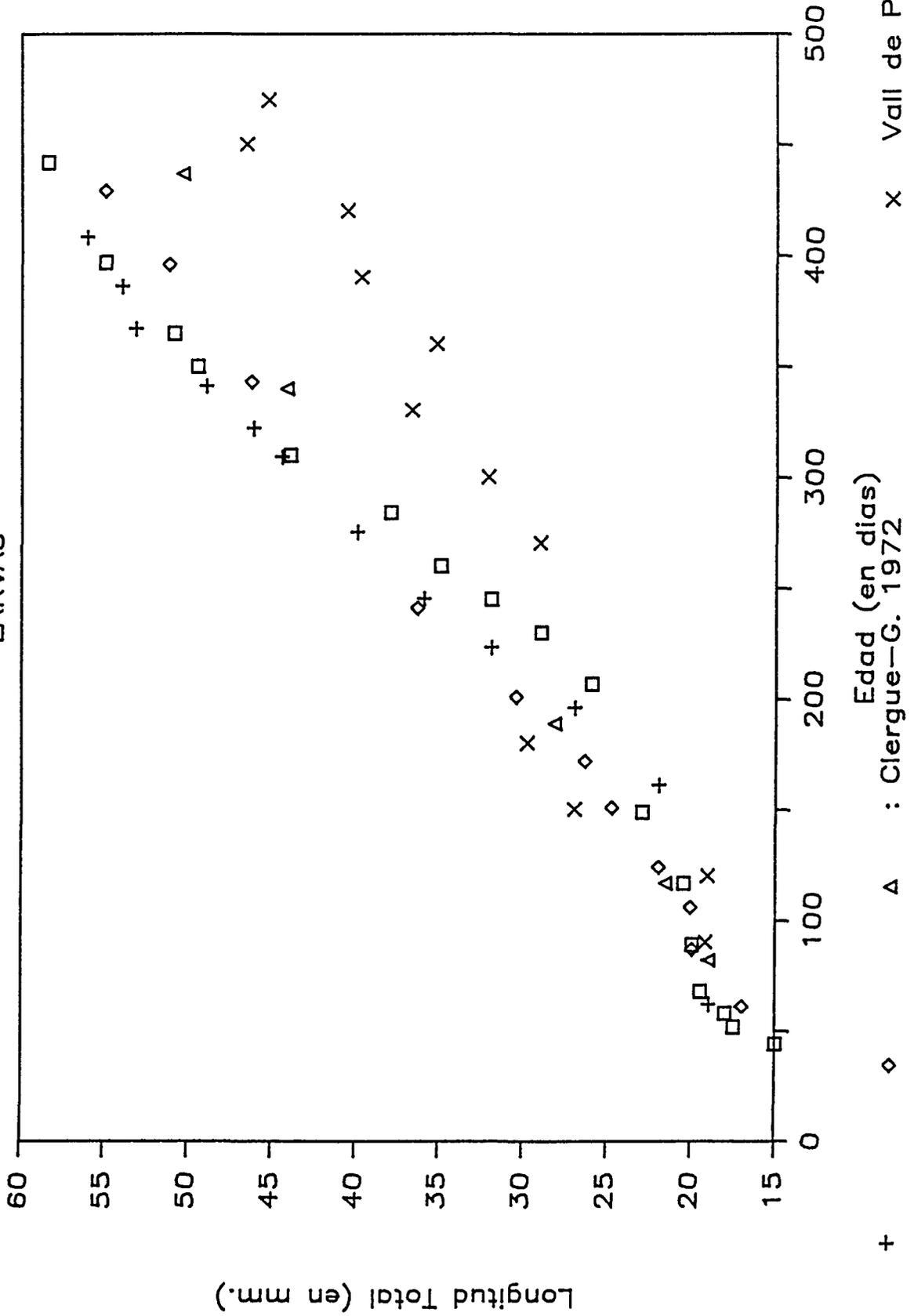


Figura 5.5

E. asper LARVAS

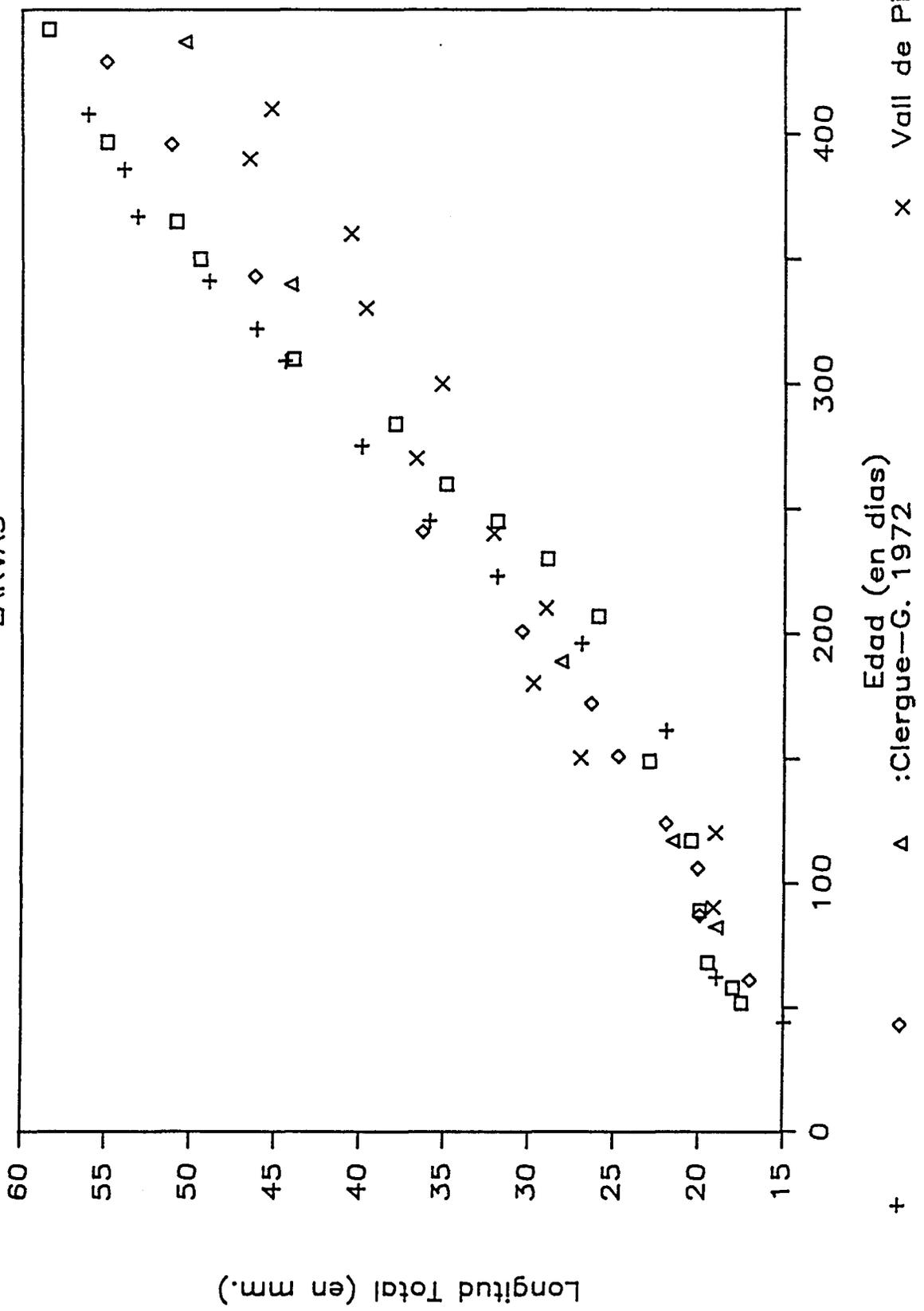


Figura 5.6

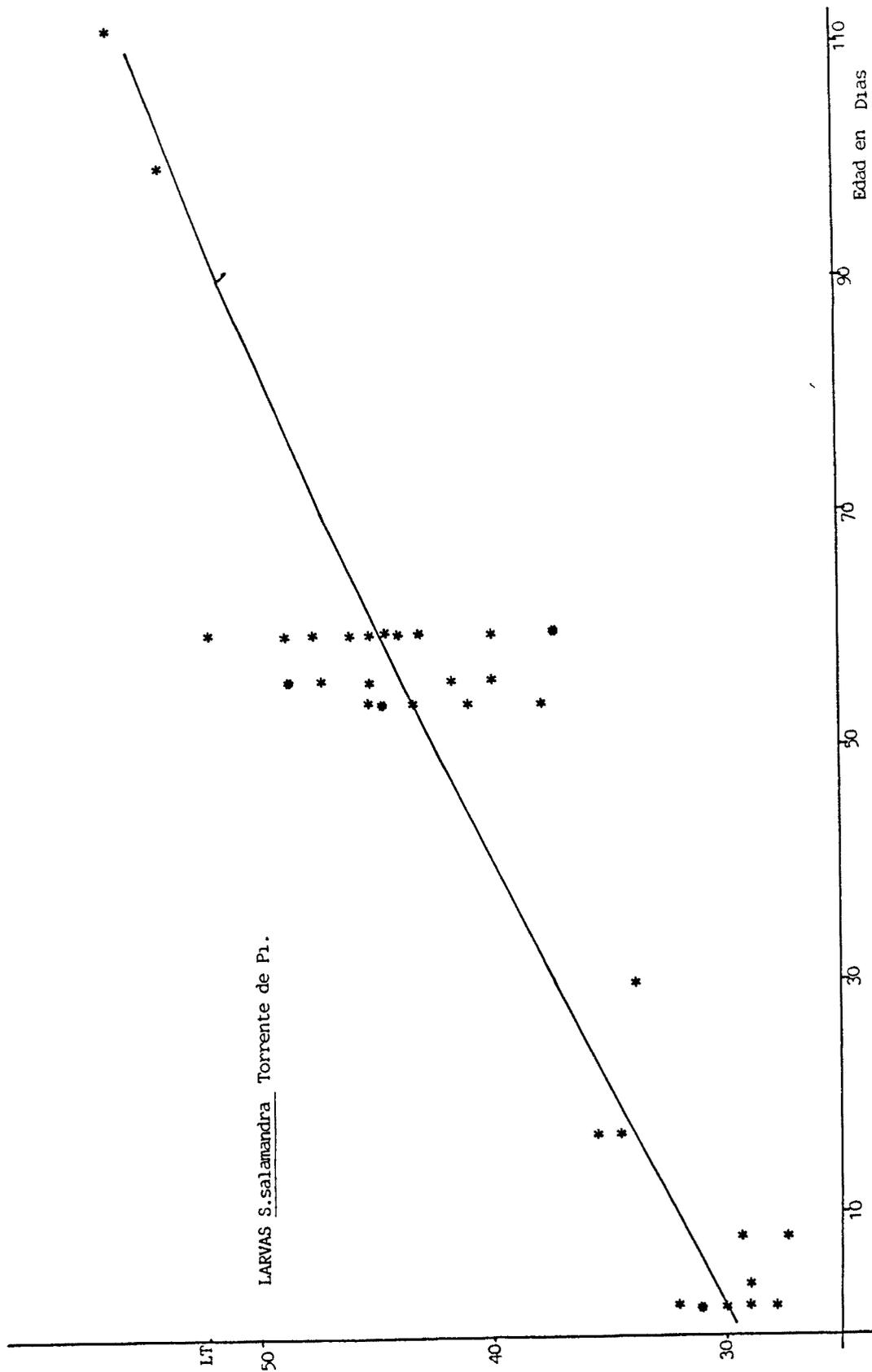


Figura 5.7

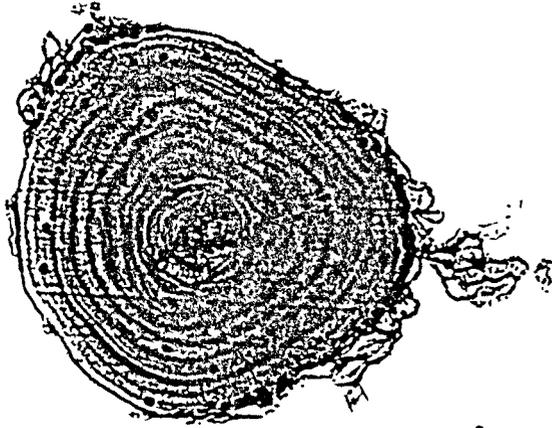
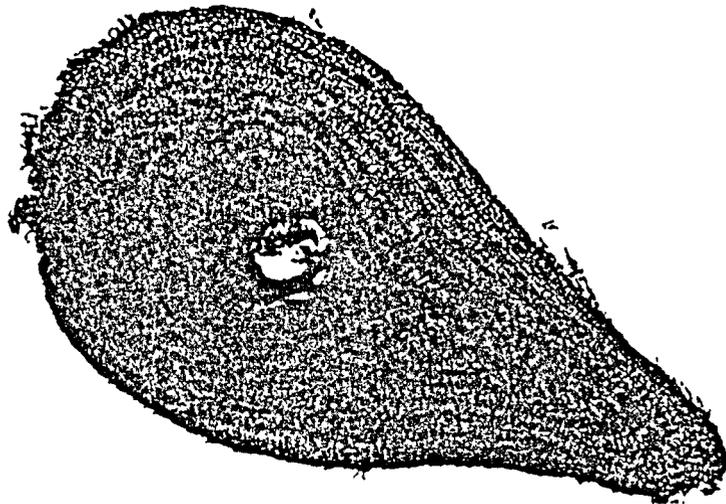


Figura 5.8



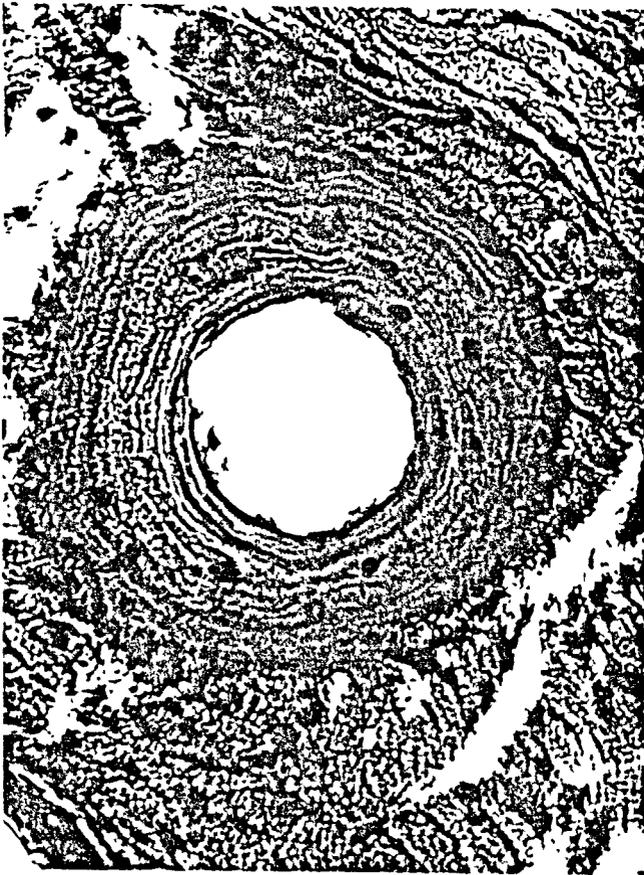
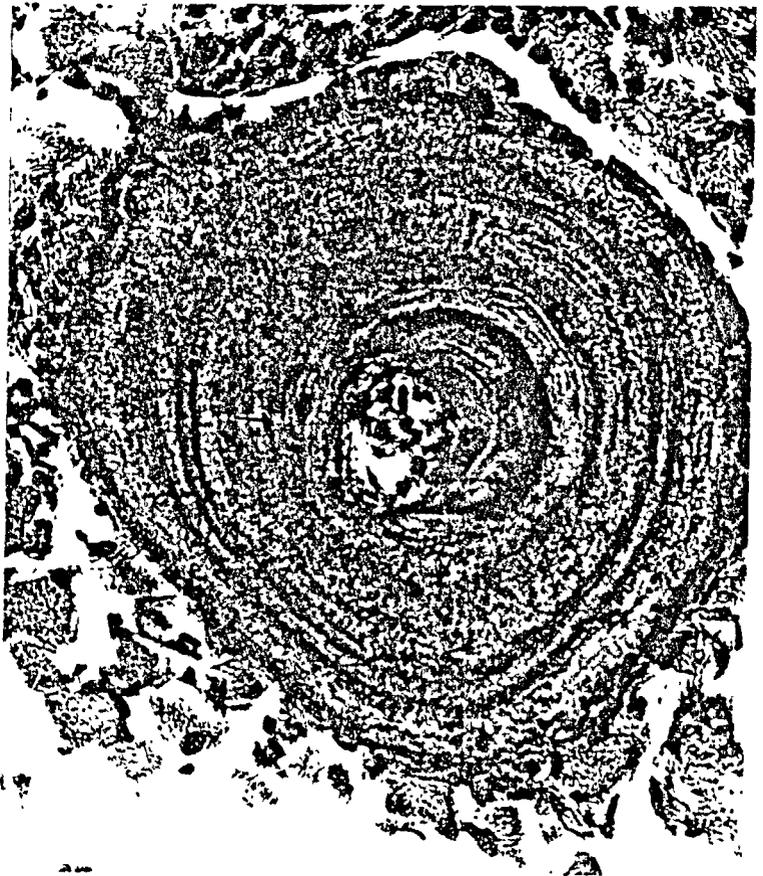
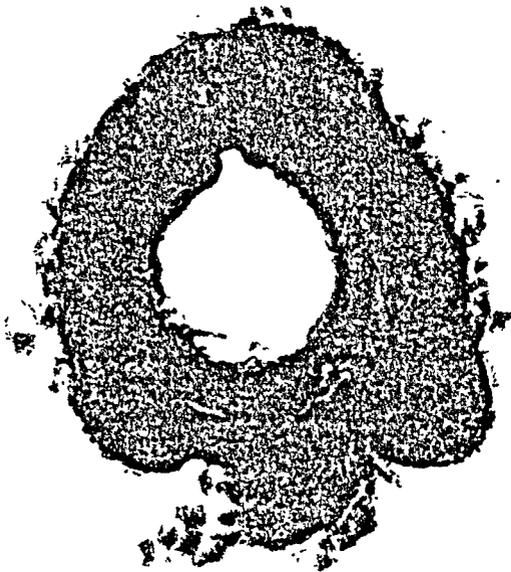


Figura 5.9



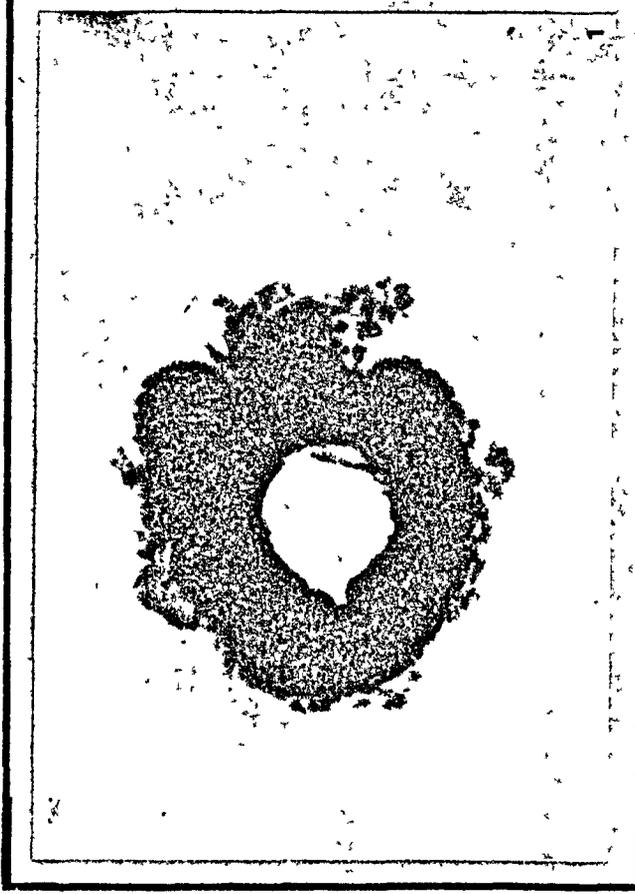
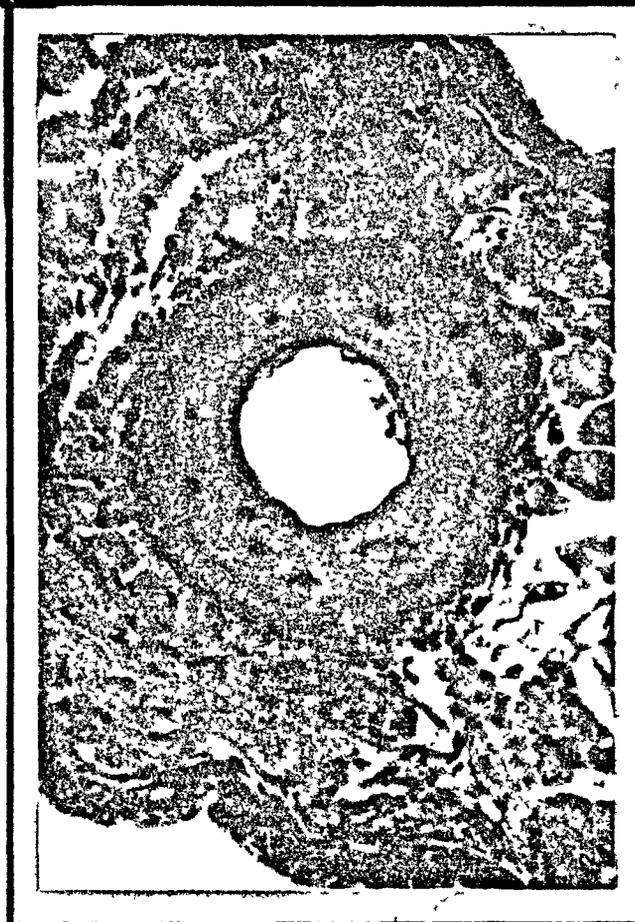


Figura 5.10

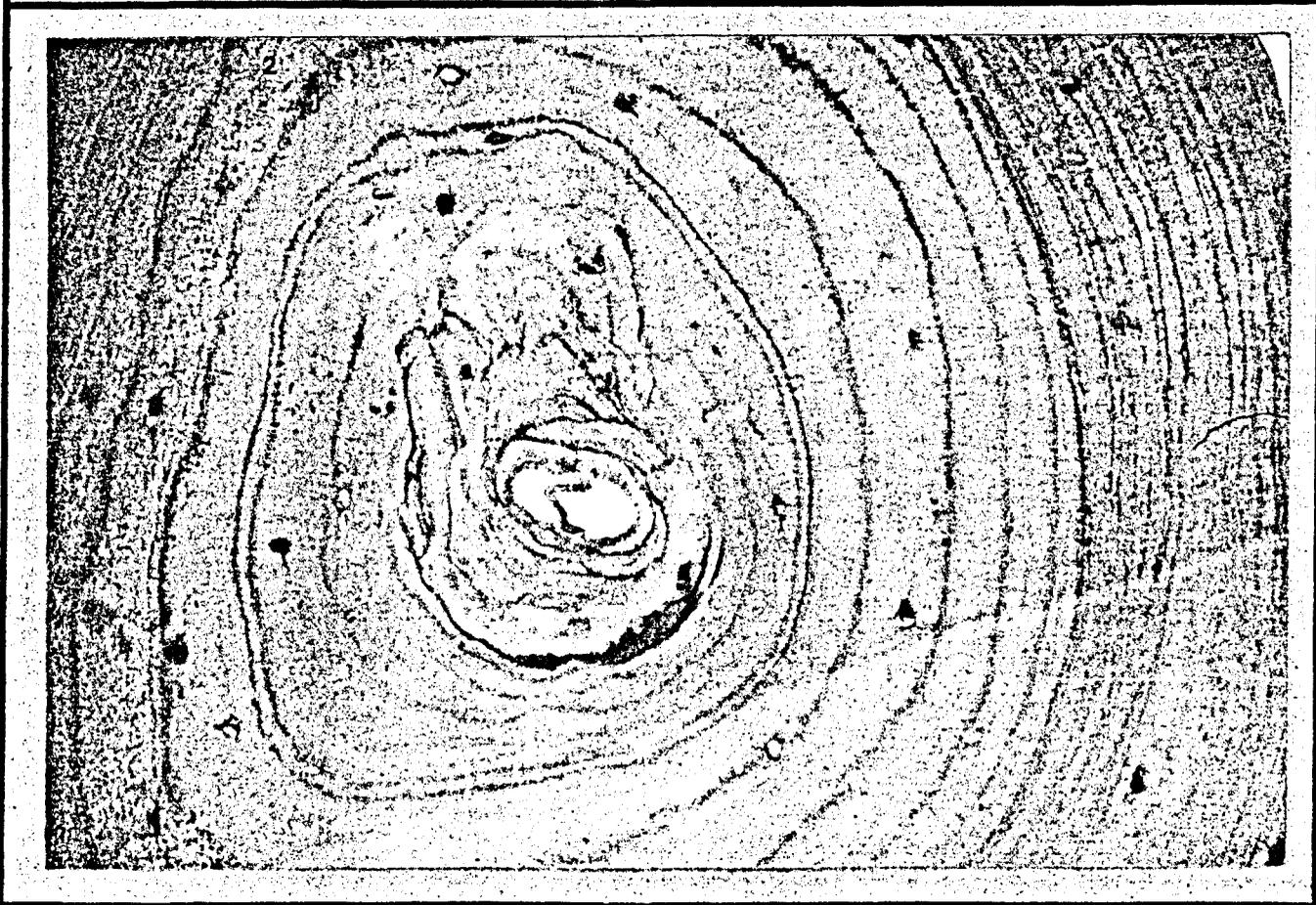
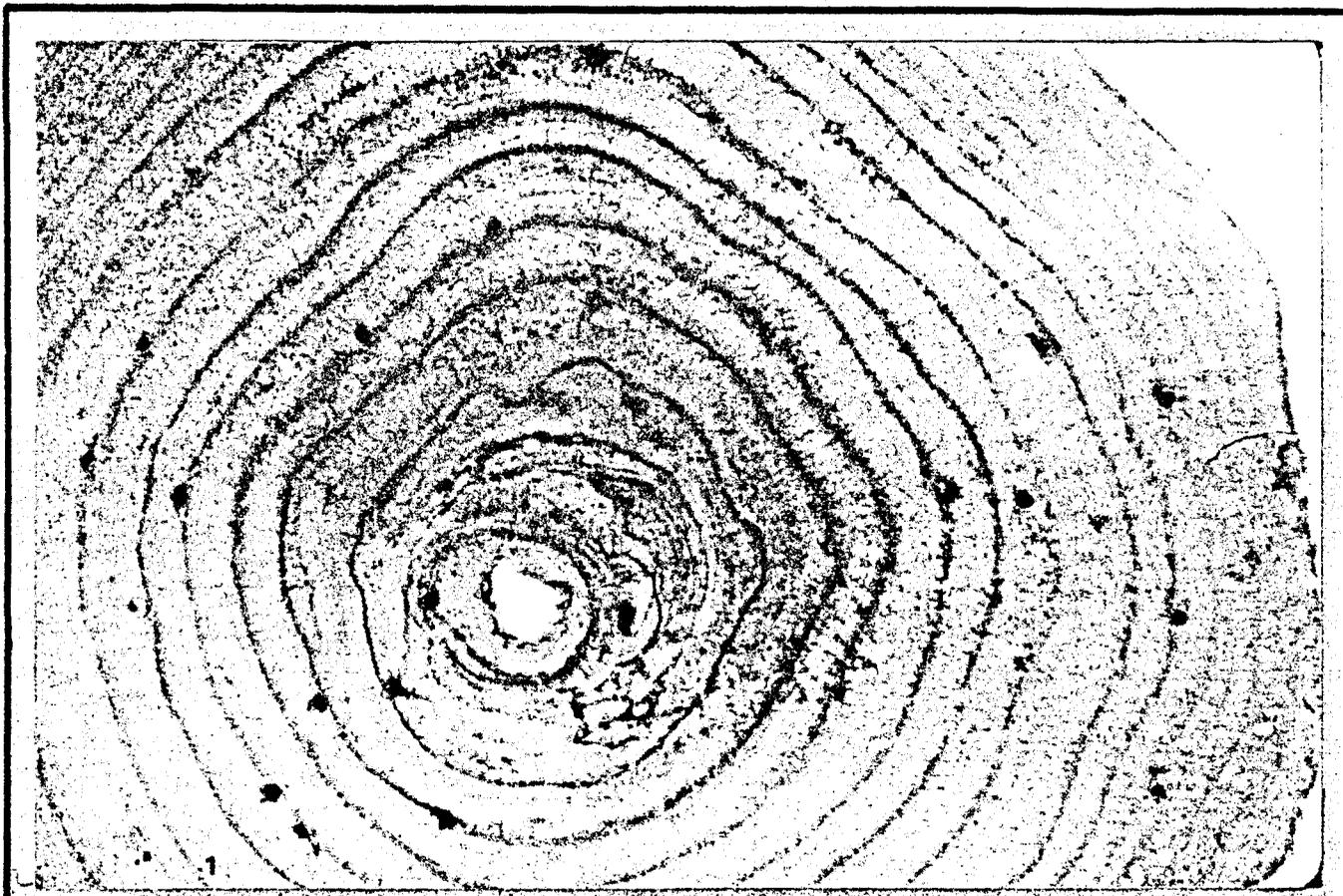
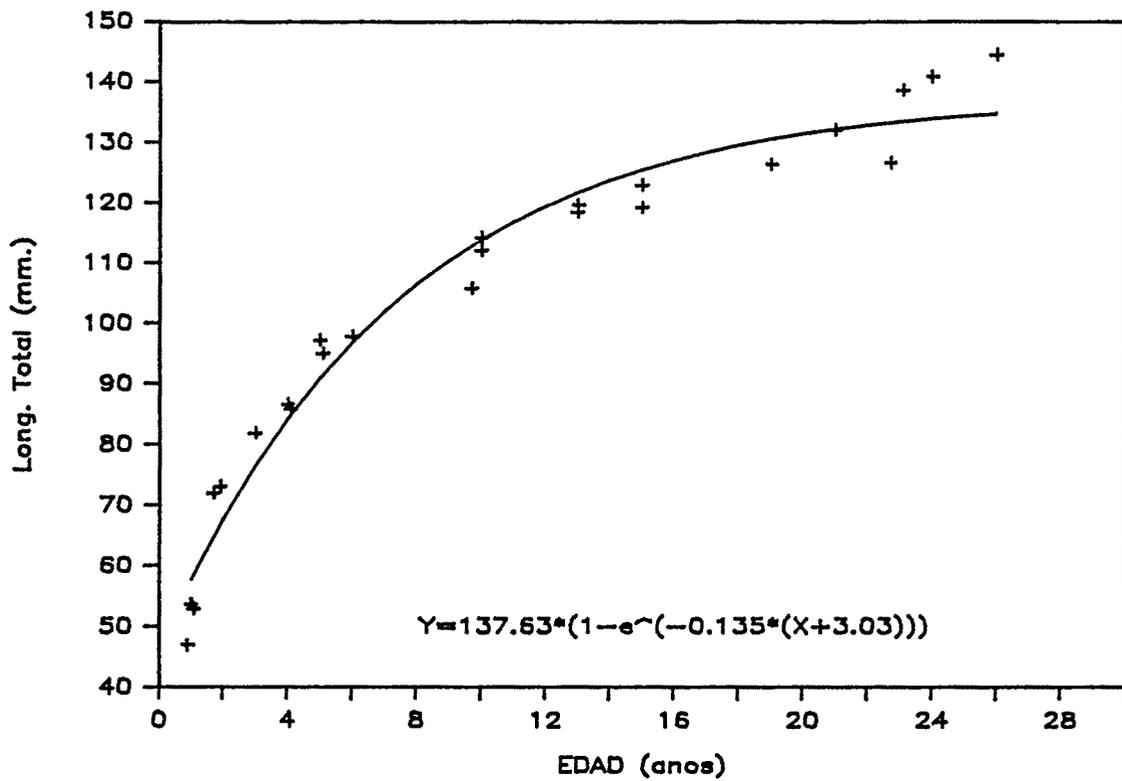


Figura 5.11

CRECIMIENTO HEMBRAS E.asper



CRECIMIENTO MACHOS E.asper

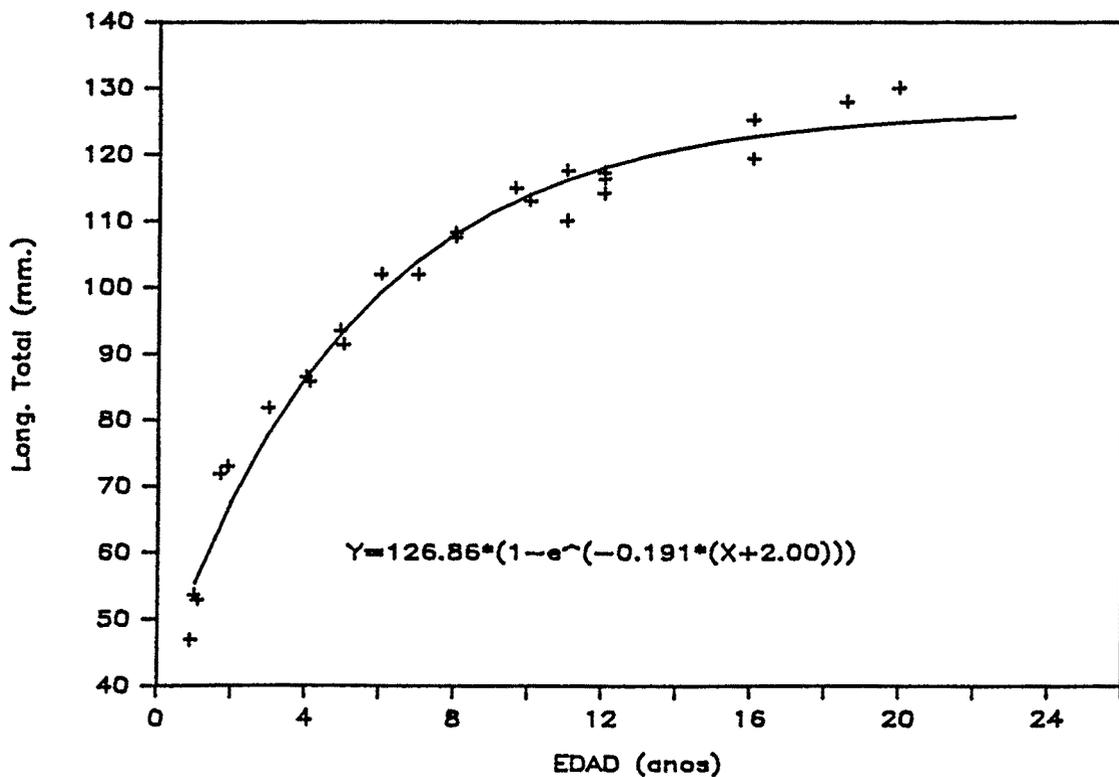
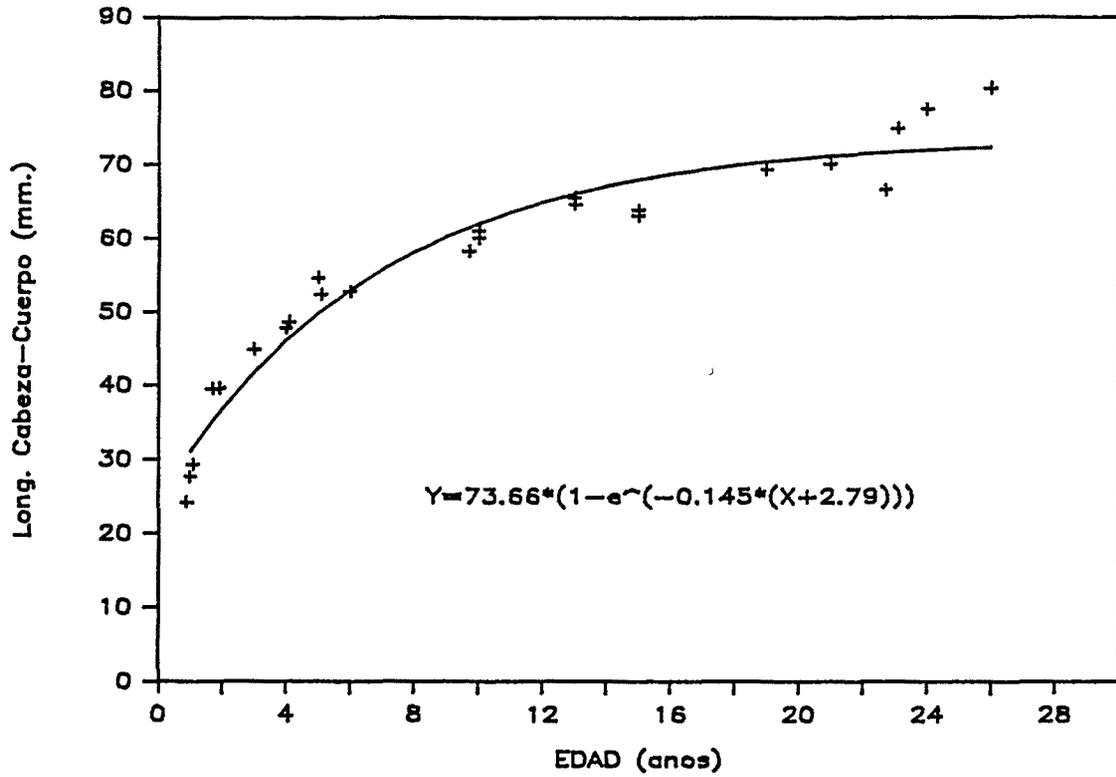


Figura 5.14a

CRECIMIENTO HEMBRAS E.asper



CRECIMIENTO MACHOS E.asper

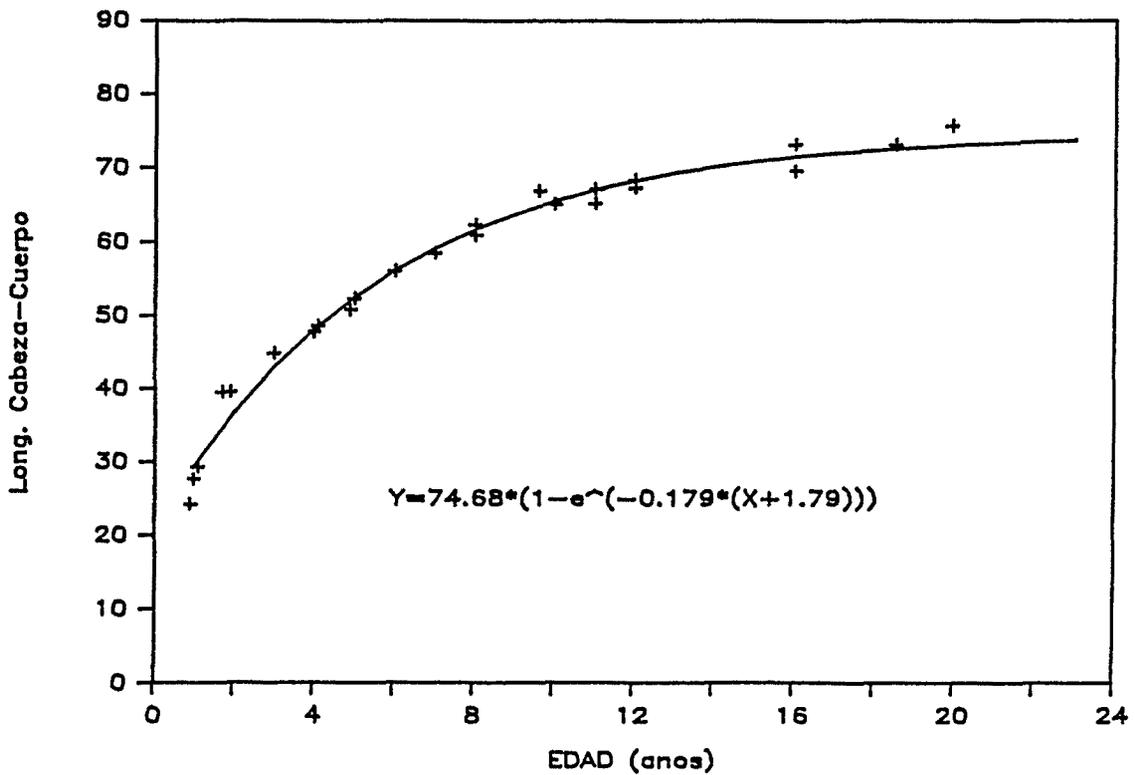
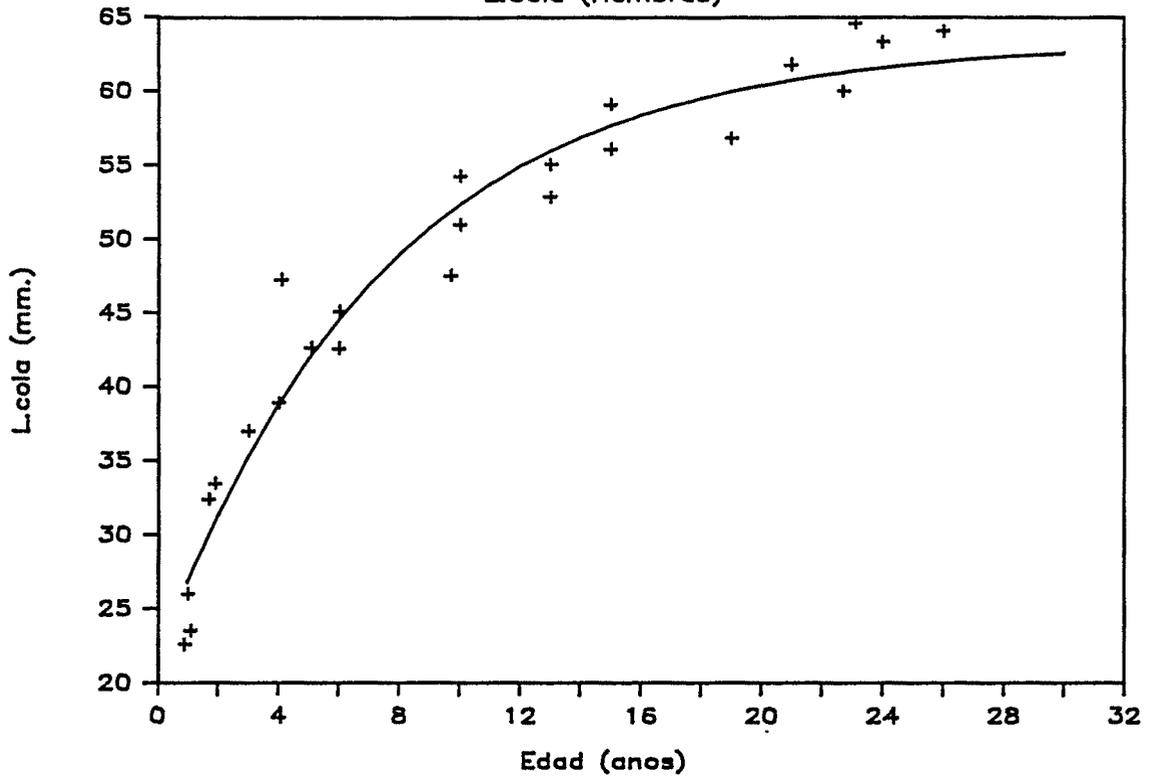


Figura 5.14b

Euproctus asper

L.Cola (Hembras)



Euproctus asper

L.Cola (Machos)

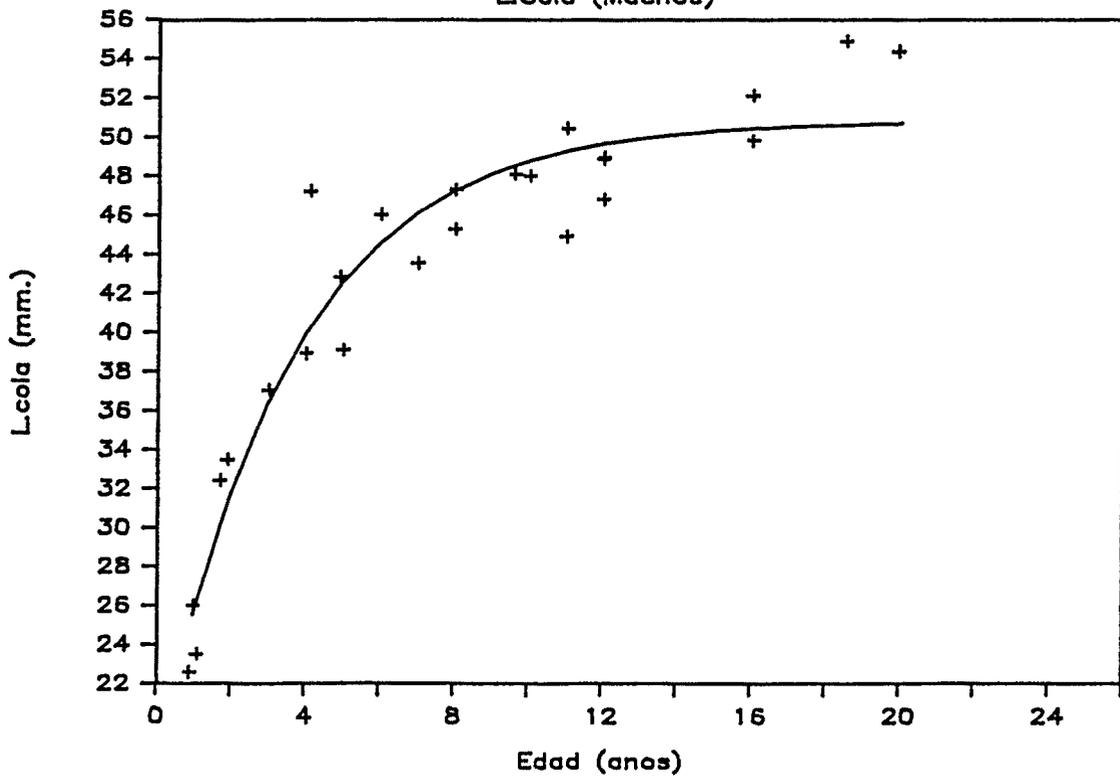
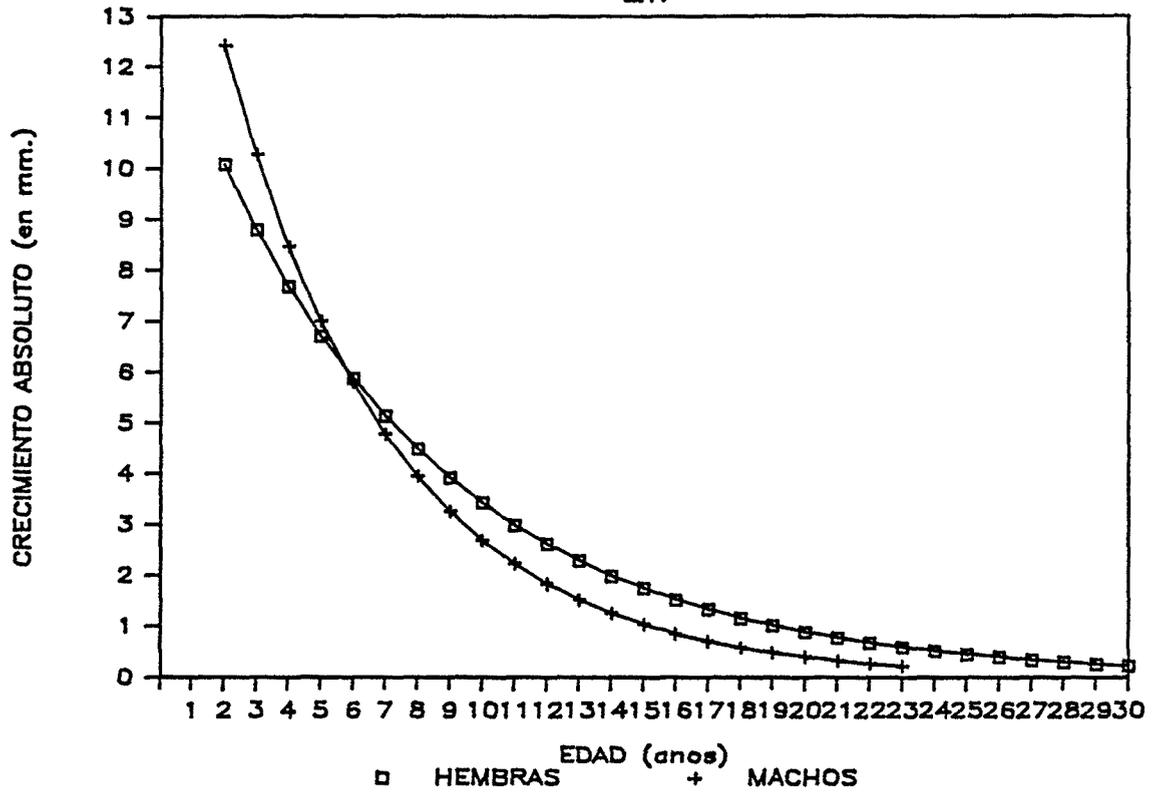


Figura 5.14c

Euproctus asper

L.T.



Euproctus asper

c.c.

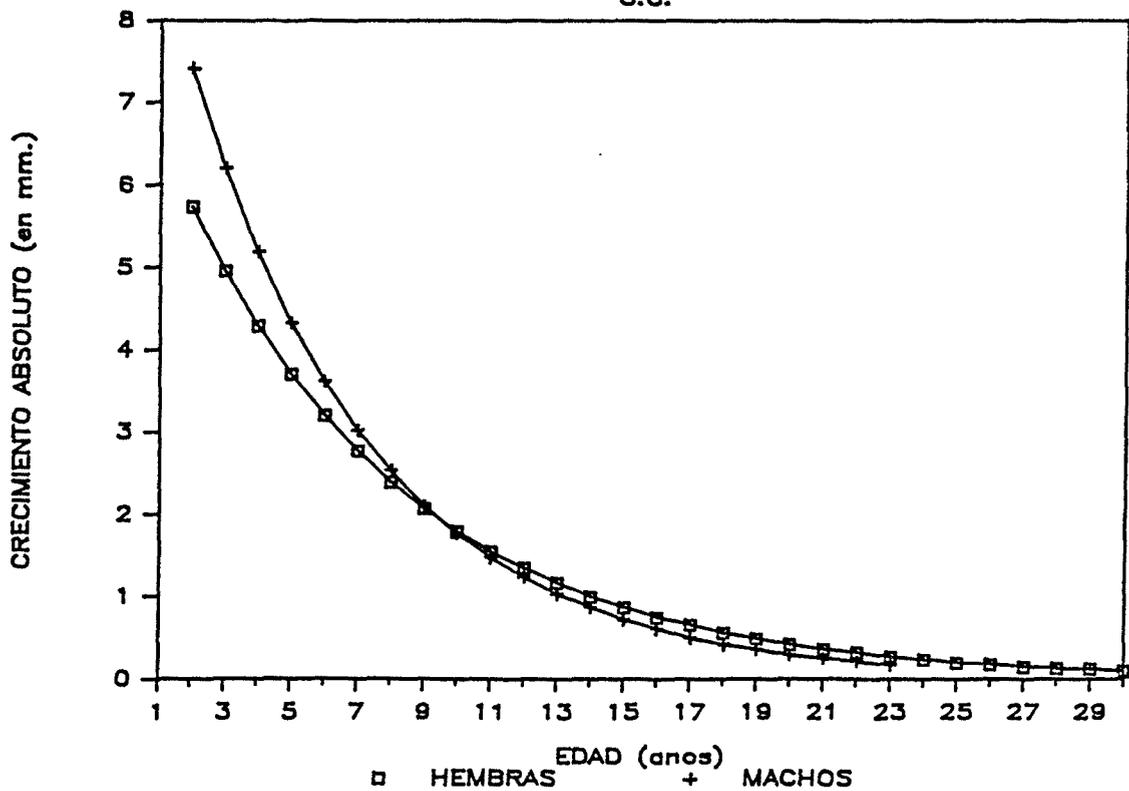
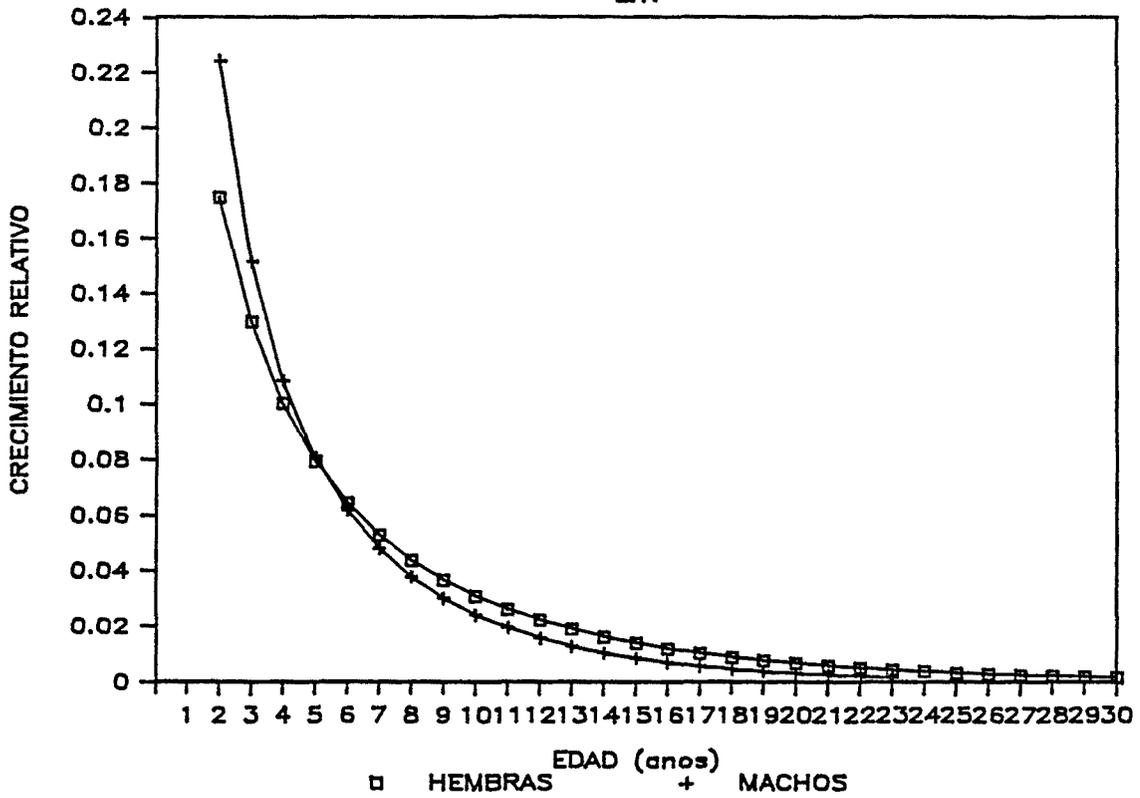


Figura 5.15

Euproctus asper LT.



Euproctus asper LT.

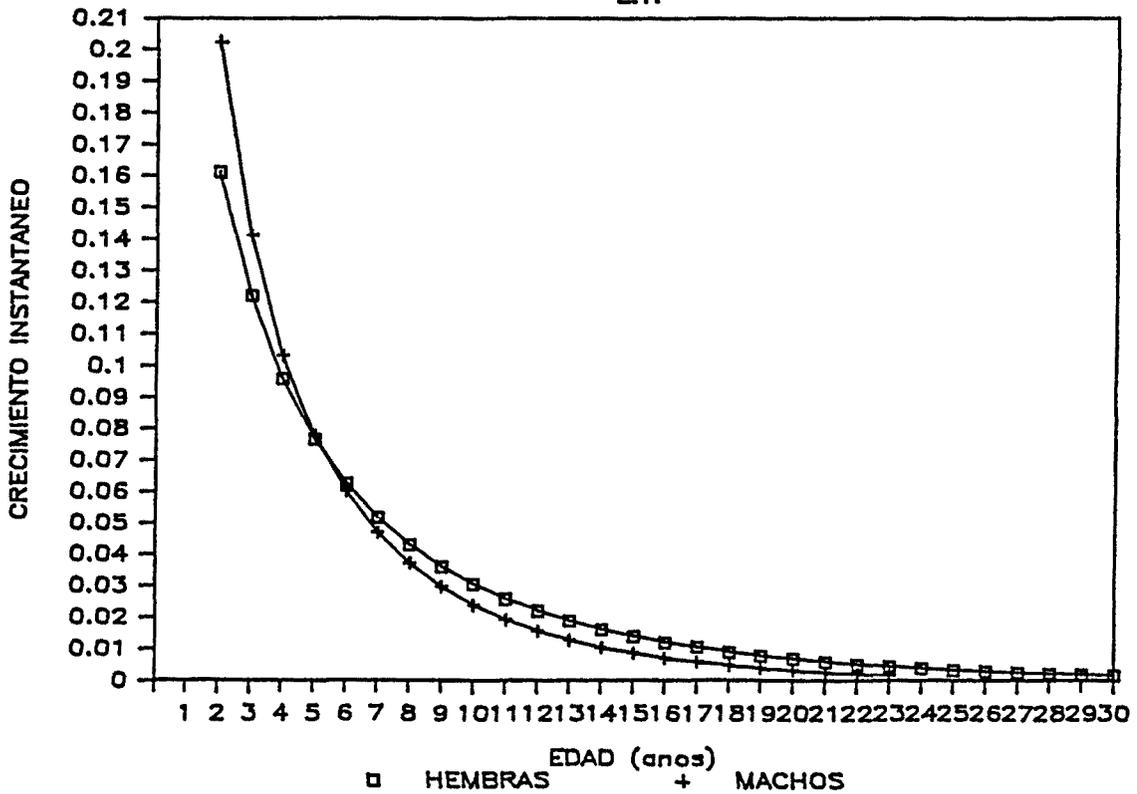
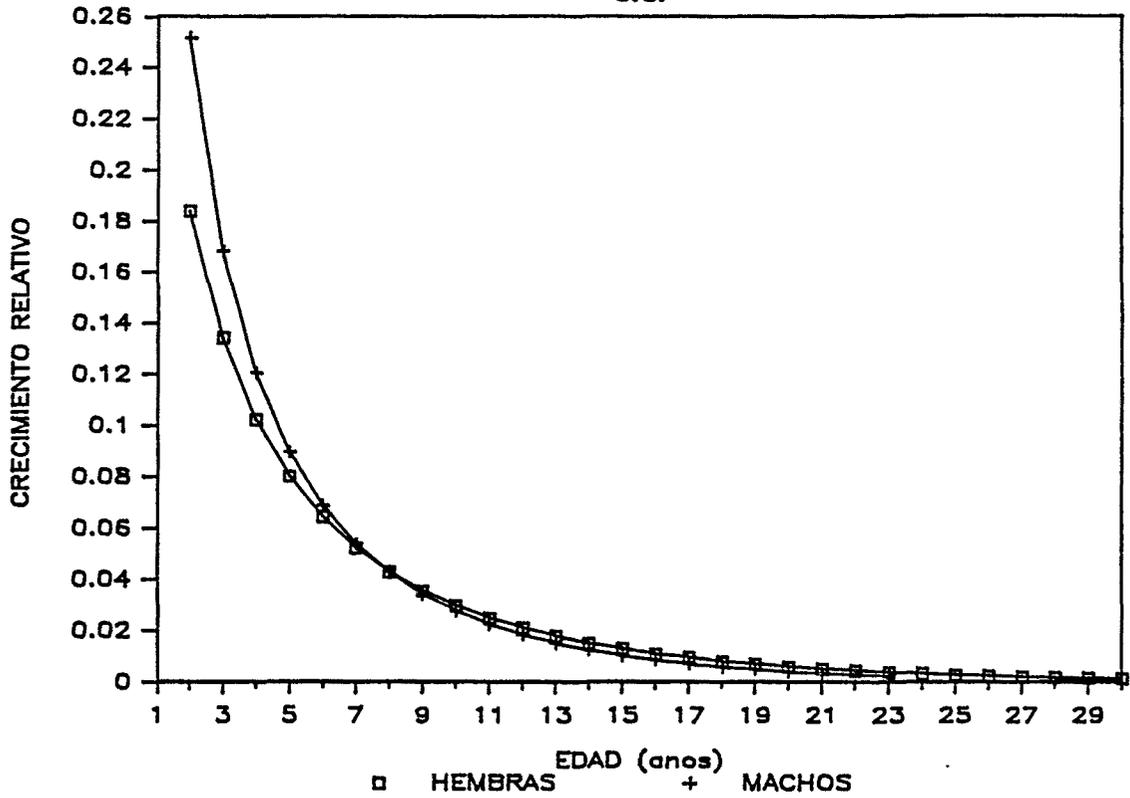


Figura 5.16a

Euproctus asper c.c.



Euproctus asper c.c.

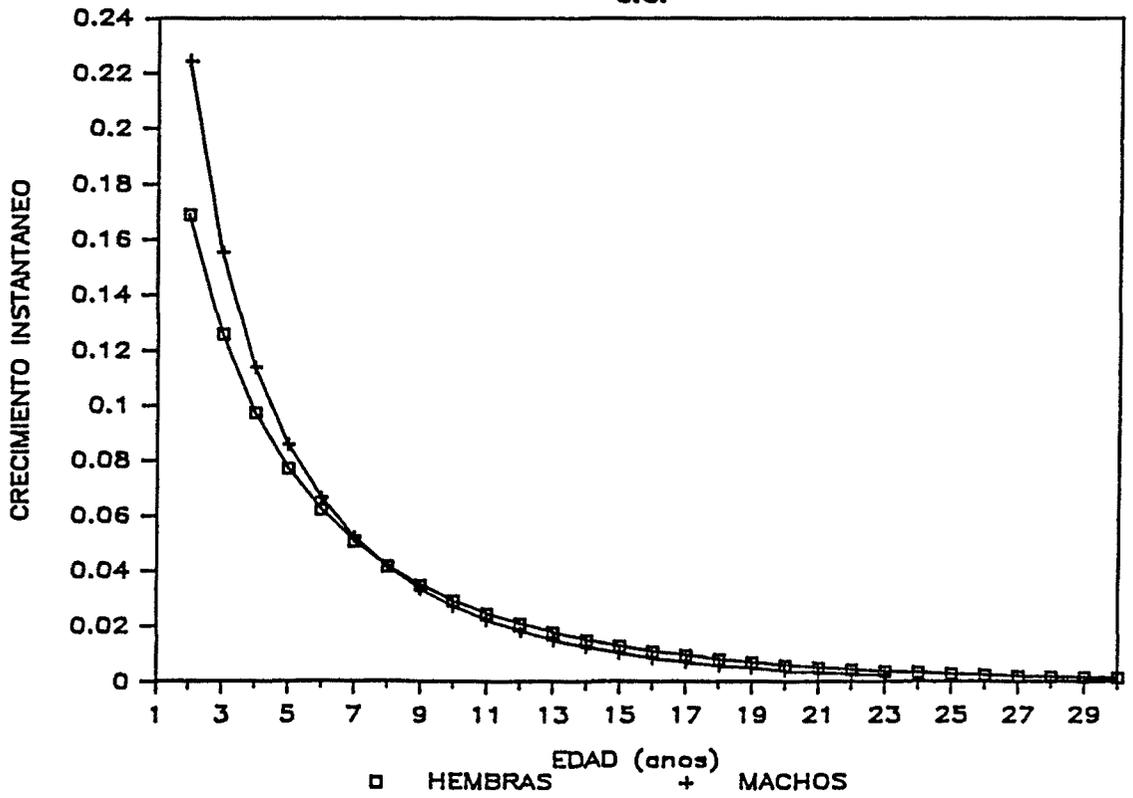
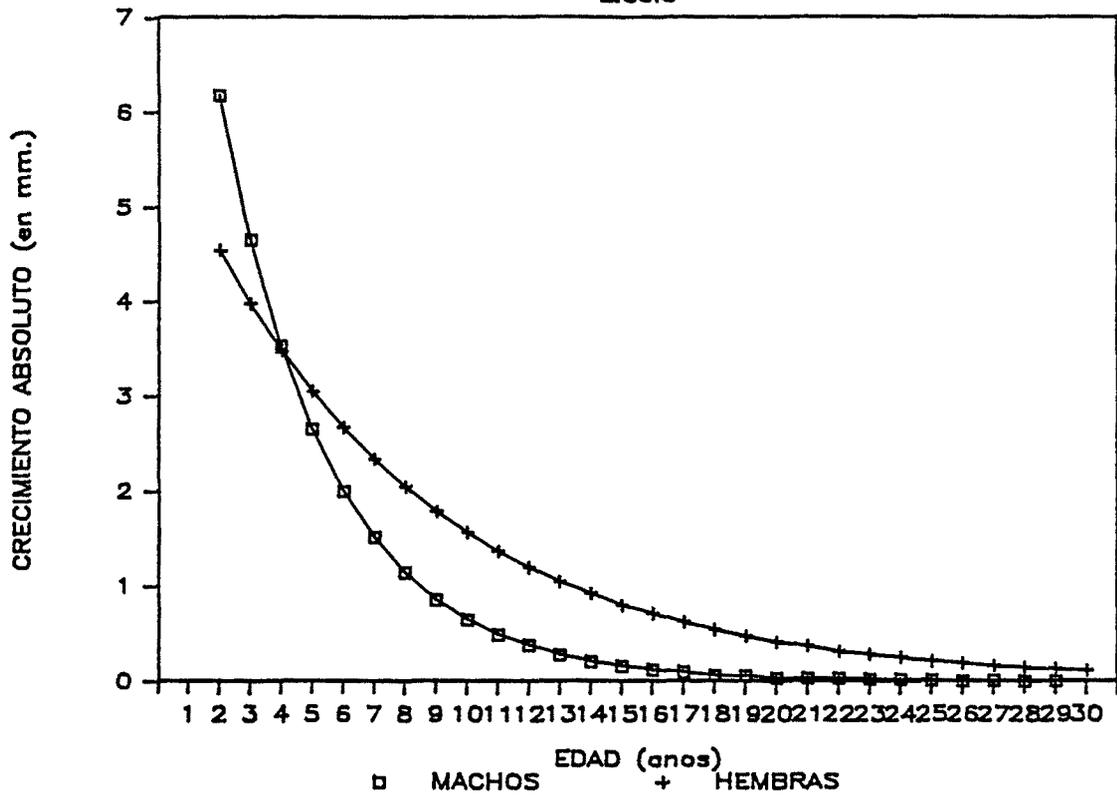


Figura 5.16b

Euproctus asper

Lcola



Euproctus asper

Lcola

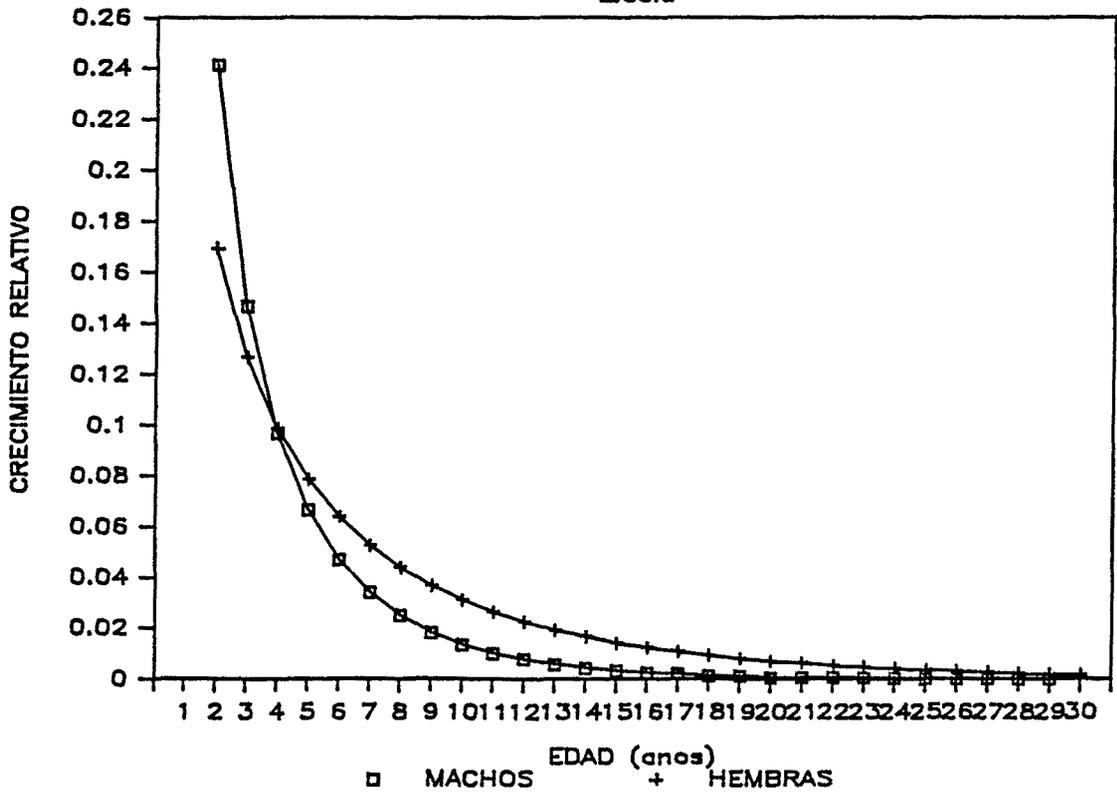


Figura 5.17

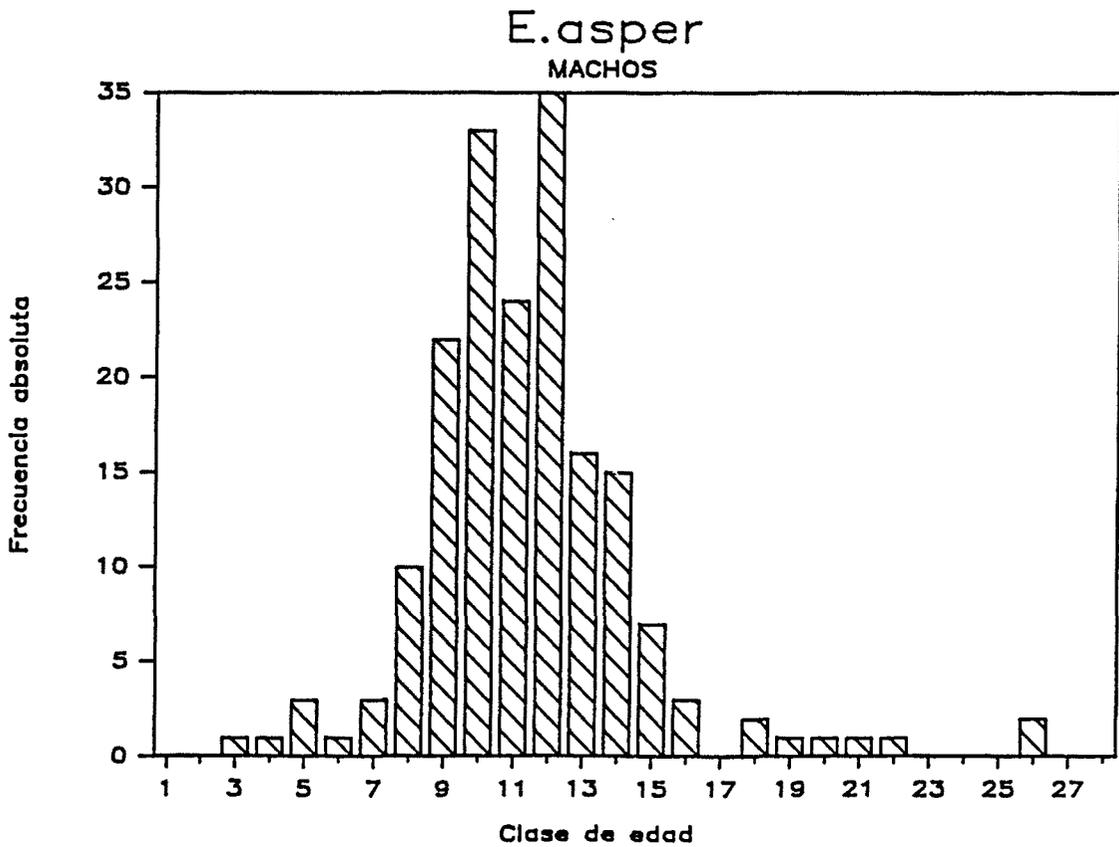
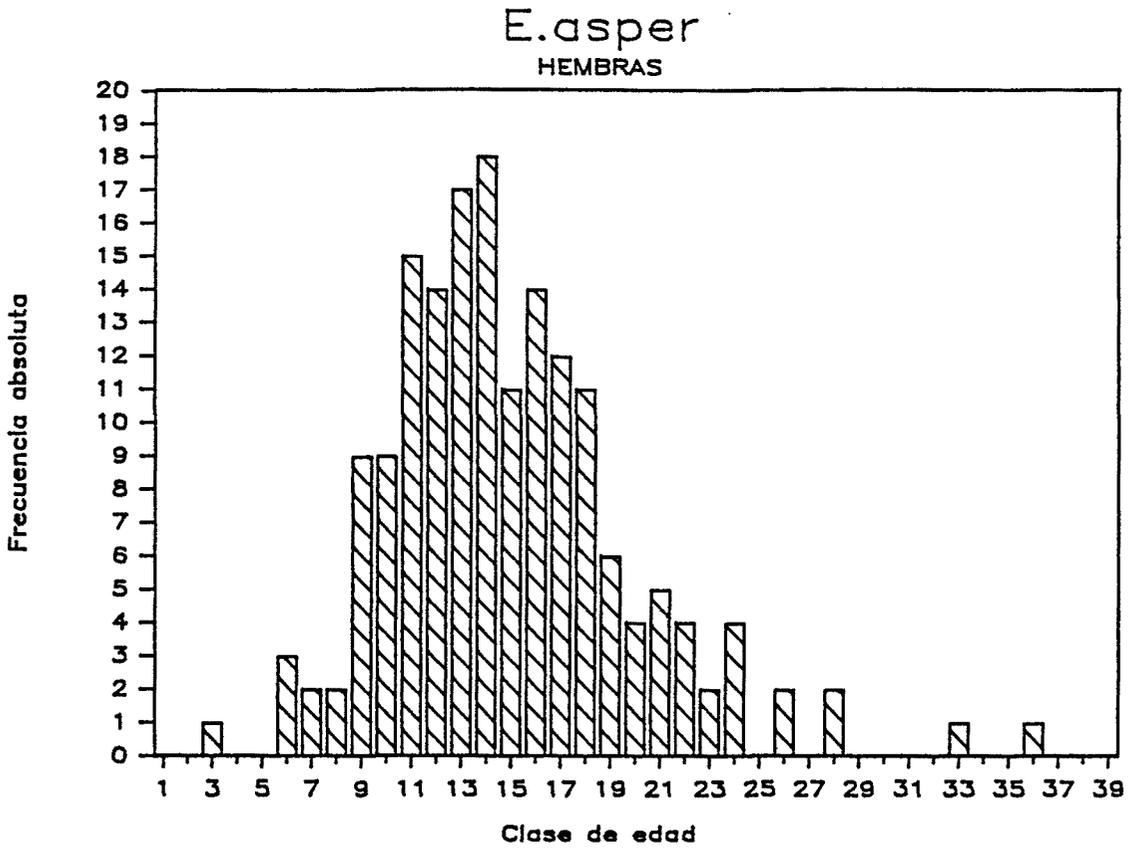


Figura 5.18

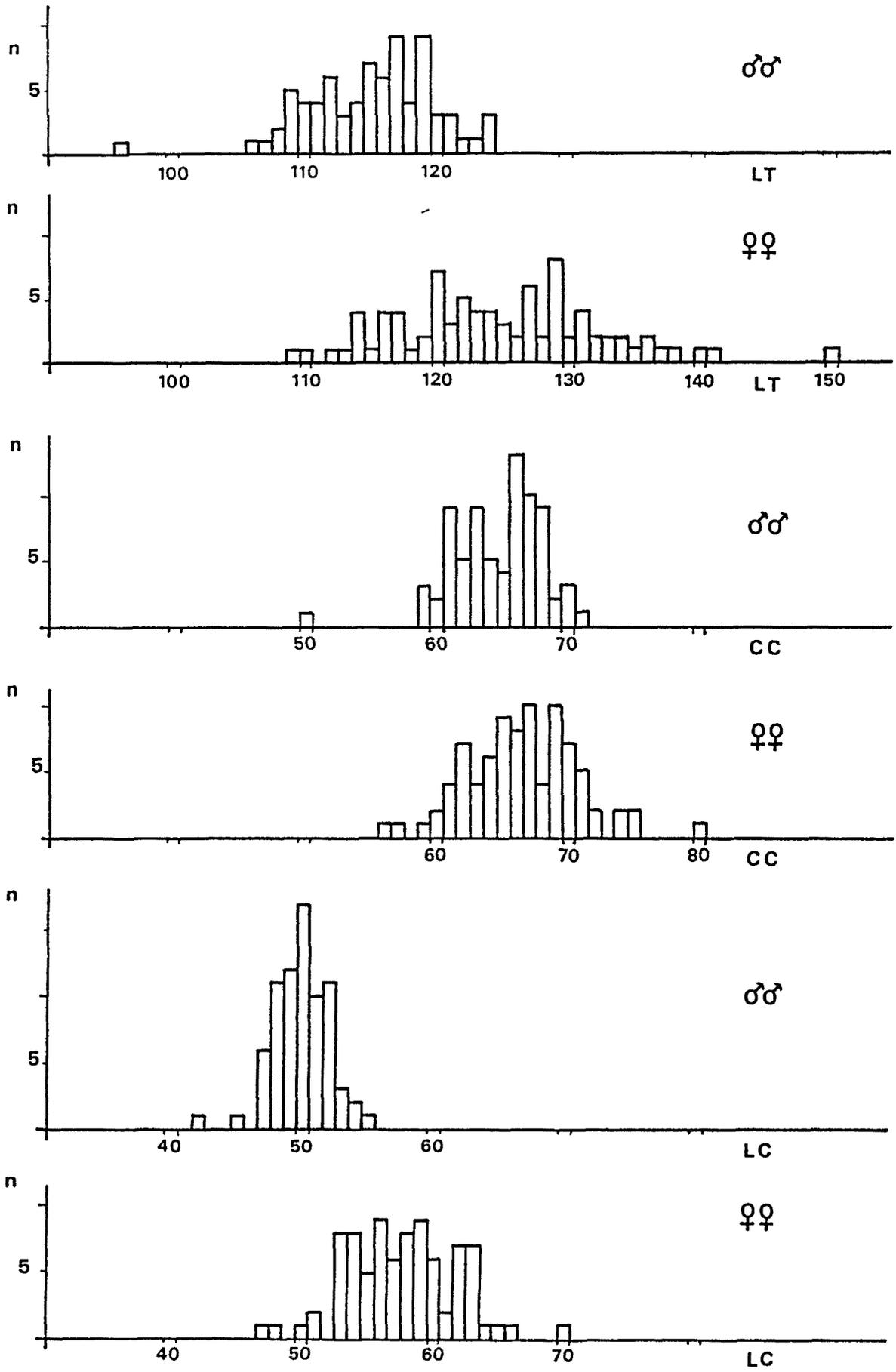
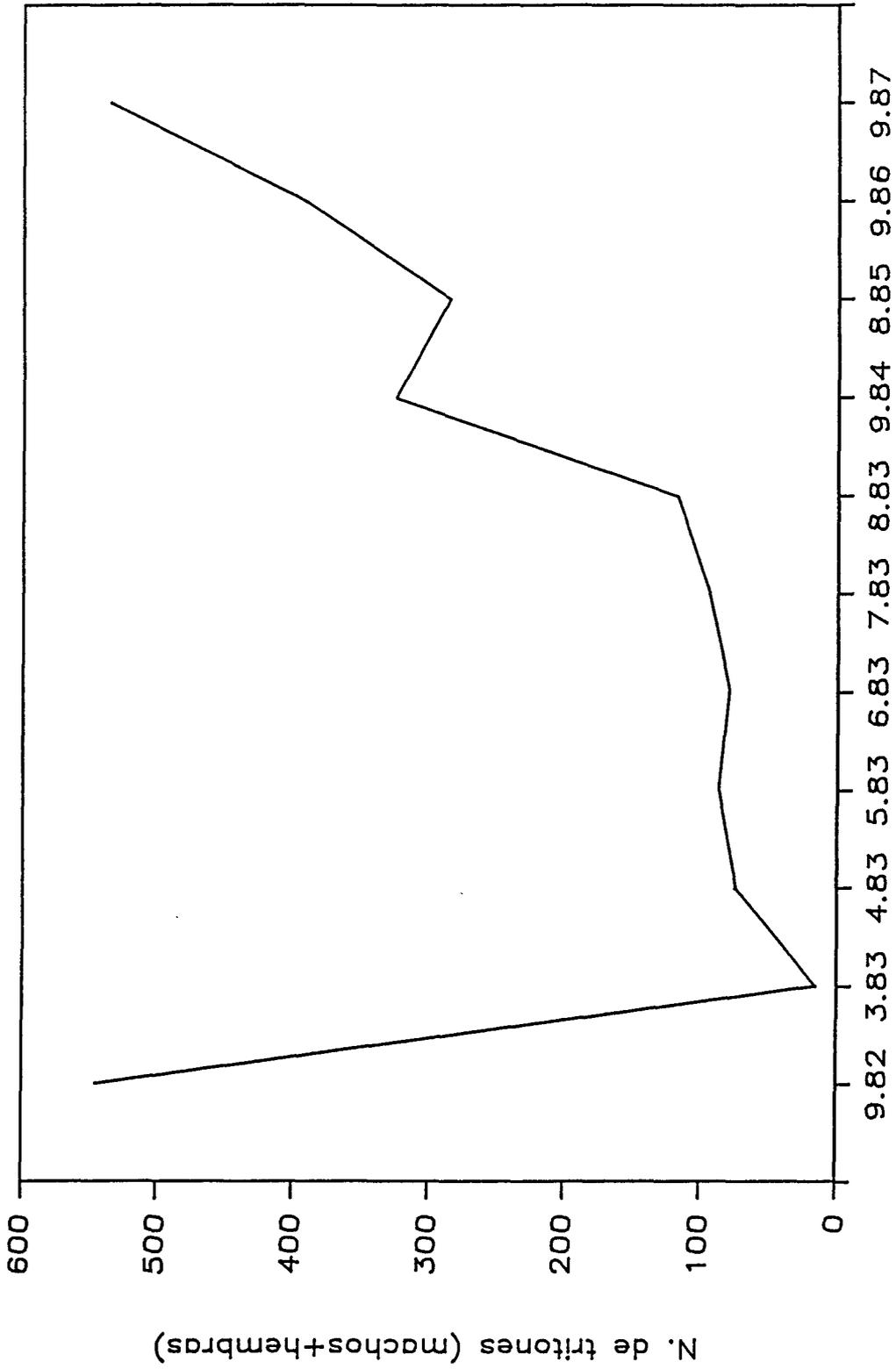


Figura 5.19

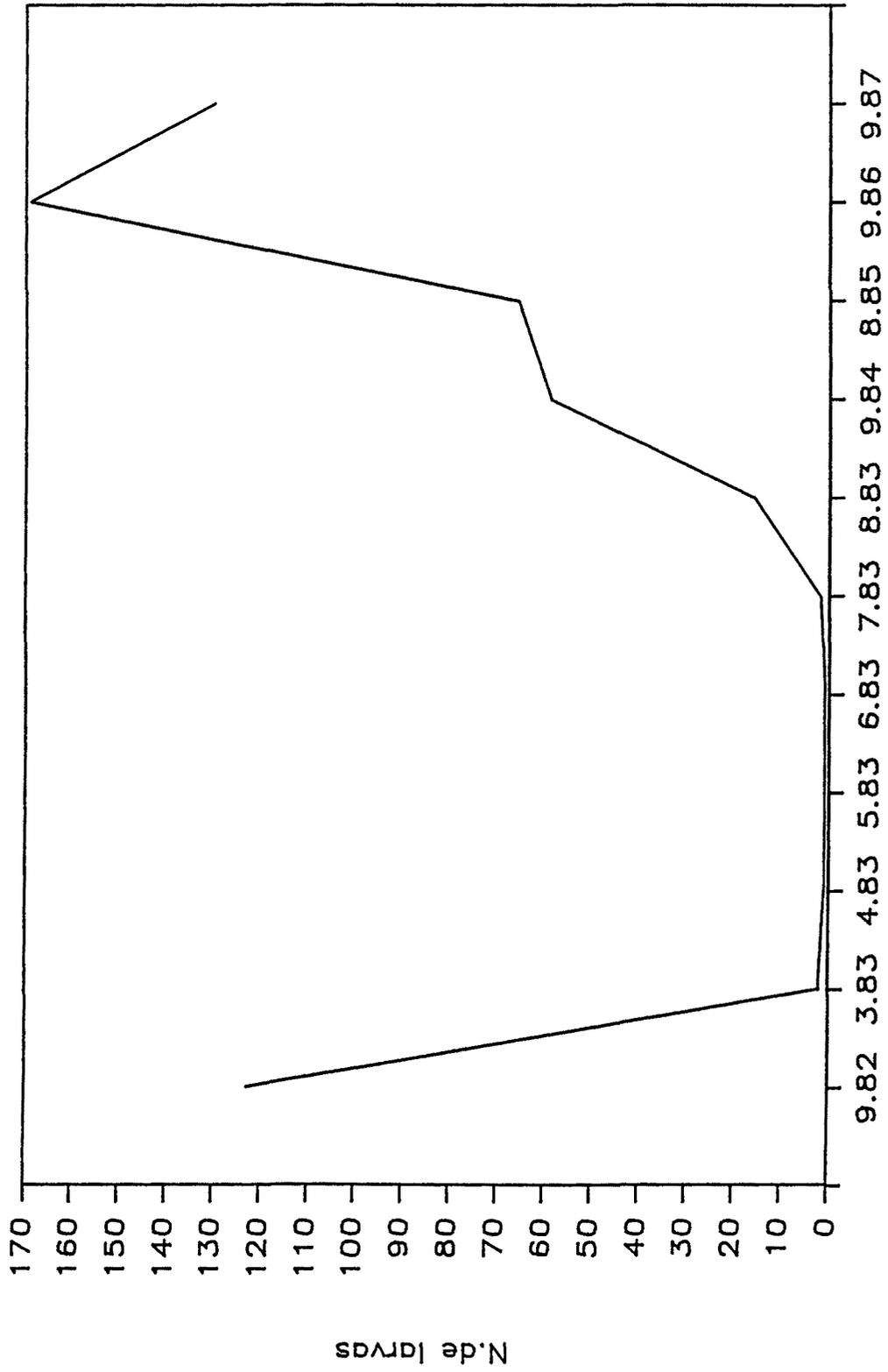
VALL DE PI



PROSPECCIONES

Figura 5.20

VALL DE PI



PROSPECCIONES

Figura 5.21

6 CONCLUSIONES:

1- En la comarca de la Cerdanya, E. asper presenta una distribución altamente contagiosa, colonizando la mayor parte de los torrentes que descienden de la sierra del Cadí en dirección norte.

2- La longitud corporal de los machos de la población del torrente de Pi se muestra significativamente igual a la de las hembras, no así la longitud total, que debido al crecimiento alométrico negativo que sufre la cola en los machos a partir de la madurez sexual, es significativamente menor.

3- Los ejemplares de la población del torrente de Ingla son significativamente mayores a los de Pi, siendo la diferencia de talla mucho más acusada para las hembras. Como consecuencia, la longitud corporal se muestra significativamente mayor para este sexo, hecho que no se producía en la población de Pi.

4- La población de adultos del tritón pirenaico es casi exclusivamente acuática, habitando el torrente de forma discontinua entre los 1100 y 1500 m/s.m. Las zonas de discontinuidad se caracterizan por ser las más afectadas por el estiaje o la acción humana, llegando a desaparecer la circulación superficial del agua en determinados periodos.

5- Los resultados obtenidos indican que en el segmento controlado el número de refugios determina la mayor o menor abundancia de tritones adultos en el torrente. La concentración de oxígeno se muestra como el segundo factor en importancia, aunque sólo para los machos.

6- La mayor abundancia de machos se presenta unicamente en los tramos centrales de distribución para cada subgrupo, siendo la sex-ratio favorable a las hembras en las zonas adyacentes a las discontinuidades.

7- Los amplexus se han localizado unicamente en los tramos donde hay agua durante todo el año. Su localización está relacionada con la abundancia de tritones adultos pero no con los factores abióticos estudiados.

8- E. asper se localiza en el torrente de marzo a octubre, pudiendo invernar algunos ejemplares de forma accidental en el fondo de las pozas al abrigo de las bajas temperaturas externas. La evolución de la sex-ratio a lo largo del año indica que los machos son los últimos en iniciar la hibernación y los primeros en abandonar sus refugios de hibernación que se localizan para ambos sexos en los márgenes del torrente.

9- Por lo que hace referencia a migraciones longitudinales

en el torrente de Pi, se puede considerar a los ejemplares adultos de E. asper de la población estudiada como sedentarios

10- La distribución y abundancia de las larvas coincide con la de los adultos.

11- Los subadultos no habitan el curso del torrente más que de forma muy esporádica siendo las clases de talla correspondientes al primer año postmetamórfico (70-75mm.) y al año en que alcanzarán la madurez sexual (85-90mm.), las halladas con mayor frecuencia en el torrente.

12- La distribución de S. salamandra en el torrente de Pi es preferentemente alopátrica con E. asper, aunque existan zonas de fuerte simpatria. La depredación de los adultos de tritón pirenaico sobre la salamandra común es sin duda la causante de esta distribución casi alopátrica.

13- La dieta del tritón pirenaico en el torrente de Pi se basa en la fauna reófila, principalmente larvas de plecópteros, efemerópteros y tricópteros, siendo estas dos últimas las energéticamente más rentables debido a la mayor biomasa individual que poseen los efemerópteros principalmente heptagenidos y los tricópteros mayoritariamente riacofílidos. Las larvas de dípteros y los heterópteros de la familia Veliidae son las presas de carácter secundario que complementan la dieta de esta especie a grandes rasgos.

14- Aunque únicamente cinco de los órdenes localizados en los contenidos adquieran una importancia significativa en la dieta de E. asper, el rango de tipos de presas consumidos es amplio ya que se han identificado 27 órdenes distintos. Este hecho denota una cierta plasticidad en la dieta del tritón pirenaico, y consecuentemente una tendencia hacia la eurifagia, tendencia que ya puede entreverse en el valor de H_2 (2.74), y que queda ciertamente escondida debido a la abundancia en el medio de los recursos explotados de forma fundamental.

15- A nivel poblacional la dieta de E. asper se caracteriza por una clara competencia, en la que todos los ejemplares muestran un "pattern" de agregación muy similar tanto en taxones como en tallas de presas

16- No se han encontrado diferencias fundamentales en la dieta de machos y hembras por separado. Sin embargo, se observa una mayor abundancia de presas de ambientes terrestres en las hembras, que podría relacionarse con la tendencia que presentan las hembras a frecuentar las zonas más remansadas del torrente. También se ha observado una mayor voracidad en las hembras al ser el número de presas por estómago mayor para este sexo.

17- El análisis de la dinámica trófico-ecológica a nivel poblacional muestra que mientras en los machos se presenta una situación de competencia, en las hembras parece apuntarse una cierta tendencia a la segregación trófica que podría explicarse por la ampliación del nicho trófico en las hembras durante el periodo reproductor. De hecho, el número de órdenes presentes en la dieta de las hembras es mayor que en los machos. Los taxones ausentes en los machos son preferentemente de ambientes terrestres o acuáticos de zonas remansadas.

18- Temporalmente la dieta de E. asper se caracteriza por la dominancia de los plecópteros en los meses más fríos y templados, mientras que las larvas de efemerópteros y secundariamente las de dípteros forman la base fundamental de la dieta en los meses más cálidos. El dominio de las larvas de efemerópteros es mucho más acusado para las hembras. En biomasa se produce una pérdida de representatividad de las larvas de plecópteros en pos de las presas de mayor biomasa individual como son las larvas de efemerópteros, tricópteros y los heterópteros.

19- La biomasa y talla media de las presas por estómago aumenta en los meses de verano, al tiempo que disminuye el número de presas por estómago. Por tanto es obvio que en verano ante una mayor disponibilidad de alimento, el esfuerzo de captura disminuye al alimentarse de menos presas pero de mayor talla.

20- Las presas de hábitats terrestres adquieren una importancia muy relevante en los meses más cálidos, llegando a representar más del 60% de la biomasa consumida.

21- La diversidad de taxones y tallas de las presas aumenta hacia los meses más cálidos consecuencia de una mayor disponibilidad trófica que posibilita esta ampliación del nicho.

22- Los adultos de esta especie se muestran mucho más especialistas en los meses invernales, siendo sobre todo las hembras mucho más eurípagas en verano tanto en taxones como en tallas.

23- La población se segrega tróficamente en junio, julio, marzo y octubre. El resto del año se da una situación de competencia en la que todos los tritones consumen los mismos recursos. Durante junio y julio, ésta segregación se debe a que las hembras están finalizando la puesta y campean áreas distintas a los machos que se sitúan preferentemente en los saltos de agua. En este sentido es clara la tendencia a la dominancia en verano de las larvas de plecópteros en los machos. Esta dominancia se manifiesta en una reducción de la amplitud del nicho de este sexo, mientras que en las hembras sufre un importante aumento. En octubre y marzo la segregación se explica por el distinto biotopo de campeo que individualmente poseen los adultos al refugiarse en las pozas de las bajas temperaturas.

24- Los bajos valores de diversidad acumulada y amplitud de nicho obtenidos demuestran que en el torrente de Ingla los adultos de tritón pirenaico se comportan como estenófagos, mostrándose como un claro especialista que dirige su depredación hacia las larvas de efemerópteros casi de forma selectiva. Esta situación contrasta con la hallada para el torrente de Pi donde E.asper se mostraba tendente a la eurifagia y por tanto mucho más generalista.

25- Aceptando a las presas como tipificadoras del nicho espacial de caza, la menor reofilia de las larvas de efemerópteros nos hace llegar a la conclusión de que E.asper en el torrente de Ingla se localiza principalmente en las zonas más remansadas del torrente. Esta diferenciación trófico-espacial es sin duda consecuencia de la fuerte competencia con la trucha común. En esta situación la trucha desplaza al tritón pirenaico hacia biotopos más marginales que no son frecuentados por Salmo trutta fario. Además, la dieta de la trucha común es totalmente coincidente con la de E.asper en el torrente de Pi, y el análisis taxonómico-numérico por sexos en el tritón pirenaico de Ingla muestra que la dieta de machos y hembras es totalmente coincidente.

26- El porcentaje de presas terrestres del tritón pirenaico en el torrente de Ingla es muy bajo, tanto numericamente como en biomasa. Esta baja representatividad está relacionada con la presencia de la trucha común que captura las presas derivantes de este origen.

27- La comparación de los valores de Hz y Hp en el tratamiento taxonómico numérico apuntan hacia una situación de competencia enmarcada dentro de la dominancia de un recurso, tanto globalmente como para machos y hembras por separado.

28- El análisis por tallas muestra una situación comparable a la del torrente de Pi, al consumirse un rango de presas muy similar. Este análisis demuestra que aunque se manifieste una especialización en la dieta hacia las larvas de efemerópteros, éstas son consumidas indiscriminadamente en un amplio rango de tallas.

29- En contra de la teoría de la compresión del nicho de McArthur y Wilson, a medida que se aproximan los meses de verano y se comprime el nicho espacial por desecación del cauce, el nicho trófico se comprime tanto en taxones como en tallas.

30- Los ejemplares larvarios de E.asper del torrente de Pi basan fundamentalmente la dieta en las larvas de dípteros y efemerópteros, siendo las larvas de plecópteros una presa accesoria, tanto numericamente como en biomasa.

31- La talla media de las presas consumidas por los ejemplares larvarios de E.asper es claramente inferior a la

de los adultos, habiéndose encontrado una correlación significativa y positiva entre la talla media de las presas y la longitud corporal del depredador. Esta situación no se reproduce en los adultos debido a que el rango de tallas de presas presentes en el torrente es muy inferior a la talla máxima que teóricamente puede consumir cualquier adulto por pequeño que este sea.

32- Aunque el componente taxonómico de la dieta de las larvas de E. asper se solape en muchas ocasiones con el de los adultos, existe entre ambos una clara segregación a nivel de tallas consumidas.

33- La mayor presencia de larvas de plecópteros en la dieta de las larvas de tritón pirenaico se da en los meses en que más abundan las larvas de E. asper de mayor talla, que son, las que se encuentran con mayor frecuencia en los ambientes más reófilos.

34- La biomasa media por estómago de las larvas de E. asper aumenta a medida que nos acercamos al estío, presentando un fuerte declive justo en el momento en que las larvas de mayor talla inician la metamorfosis y abandonan el medio acuático.

35- Todos los resultados indican que existe una clara competencia intrapoblacional entre las larvas de E. asper desde una perspectiva taxonómica. Sin embargo, esta competencia sólo se produce en esta dimensión del nicho trófico ya que al analizar la dieta en tallas de presas se observa una clara segregación entre las larvas de distinta talla. Esta situación también se repite para la población de Ingla.

36- La dieta de los ejemplares larvarios de la población de Ingla se basa fundamentalmente en las larvas de dípteros y efemerópteros de forma similar a lo que ocurría en la población de Pi. Sin embargo, la dominancia de los dípteros no es tan acusada ya que en Ingla al igual que ocurre con los adultos, las larvas de efemerópteros muestran una representatividad elevada. La presencia en la dieta de ácaros de la fauna limnófila de aguas quietas vuelve a incidir sobre la tendencia general de E. asper en este torrente en habitar las aguas más remansadas y menos accesibles a la trucha.

37- La dieta de los ejemplares recién metamorfoseados de tritón pirenaico se caracteriza por el elevado porcentaje de presas terrestres que llegan a representar en conjunto algo más del 40% de la dominancia porcentual. Las larvas de díptero, los coleópteros adultos y los helicimorfos forman la base de una dieta que no es más que el reflejo de la vida mixta tierra-agua que llevan estos pequeños tritones.

38- Poblacionalmente se observa una clara competencia en las tallas consumidas al igual que para los taxones aunque con una cierta tendencia a la segregación. Estos tritones

presentan un nicho trófico más amplio que las larvas en taxones pero no en tallas como consecuencia de la incorporación de las presas de origen terrestre a la dieta.

39- La muestra de subadultos analizada basa fundamentalmente su dieta en las larvas de dípteros y plecópteros, siendo las larvas de efemerópteros y tricópteros presas de segundo orden. A nivel poblacional muestran una tendencia a la dominancia en taxones, al tiempo que se observa una segregación en tallas.

40- El análisis de la dieta de las larvas de S.salamandra en el torrente de Pi muestra que este urodelo se alimenta casi de forma exclusiva de larvas de dípteros, que en biomasa llegan a representar algo más del 95% de la dominancia. Sin embargo, un análisis más gradual de la dieta denota que de mayo a julio se va produciendo un paulatino cambio en la dieta siendo sustituidos paulatinamente las larvas de dípteros por las de efemerópteros.

41- Los índices de diversidad muestran que en mayo y julio se da una situación de dominancia (dípteros o efemerópteros), mientras que en el mes de junio se presenta una situación de segregación trófica al ser utilizados ambos recursos de forma diferencial por las larvas de esta especie. En tallas se presenta siempre una situación de segregación trófica fruto del diferente microhabitat que individualmente deben ocupar estas larvas en el torrente.

42- En S.salamandra se ha obtenido una correlación significativa entre la talla del depredador y de la presa.

43- S.salamandra puede mantener una simpatria espacial con las larvas de tritón pirenaico debido a que se segregan tróficamente en todo momento en al menos una dimensión trófica.

44- Los escasos efectivos que presenta la población de larvas de S.salamandra en el torrente de Pi son la consecuencia de una presión predatoria por parte de los adultos de E.asper. Esta depredación unidireccional hace que las larvas de salamandra unicamente se localicen en las áreas donde los adultos de E.asper escasean o no se encuentran.

45- La supervivencia de S.salamandra en el torrente es posible gracias a la segregación trófica existente con las larvas de E.asper, por la ocupación de distintos microhábitats, y por su rápido desarrollo larvario que posibilita la realización del mismo con ciertas garantías de éxito.

46- Un tratamiento global de la dieta de la trucha común muestra que esta se basa fundamentalmente en las larvas de dípteros, plecópteros y efemerópteros, llegando a representar estos tres órdenes casi un 80% de la dominancia. El porcentaje de presas terrestres alcanza casi el 25% en

los machos, estando totalmente ausentes en la dieta de los juveniles.

47- Los machos de trucha común consumen presas relativamente mayores a las hembras al tiempo que presentan una mayor voracidad al ser el número de presas por estómago mayor en este sexo.

48- La talla media de las presas consumidas por la trucha común es claramente inferior a la consumida por el tritón pirenaico, sin embargo, el número de presas por estómago duplica con creces el hallado para E. asper.

49- Se distinguen tres fases bien diferenciadas en el ciclo testicular del tritón pirenaico. La primera transcurre desde el final de la invernación hasta junio y se caracteriza por una primera evacuación de los espermatozoides madurados el año anterior y por una espermatogénesis ralentizada en el lóbulo inmaduro. La segunda de junio a septiembre se caracteriza por una evacuación muy reducida en el lóbulo maduro y por una espermatogénesis muy activa en el lóbulo inmaduro. La tercera a partir de septiembre, se caracteriza por una segunda evacuación importante de espermatozoides del lóbulo maduro, aunque menor que la primaveral y por la continuación de las últimas fases de la espermatogénesis en el lóbulo inmaduro que se transforma paulatinamente en el nuevo lóbulo maduro tras la total desaparición del anterior.

50- Existen pocas variaciones en los dos torrentes, sin embargo, en el torrente de Ingla, la espermatogénesis parece generalizarse y activarse algo más tardiamente, finalizando con mayor prontitud. La causalidad de este hecho debe buscarse en las pequeñas diferencias climatológicas existentes entre los dos torrentes.

51- El número de lóbulos por testículo varía de 1 a 4, siendo los valores de 2 y 3 los más frecuentes. La media obtenida es de 2.25 y 2.31 lóbulos por testículo para Pi e Ingla respectivamente. No se han observado inter o intrapoblacionalmente diferencias significativas entre el número de lóbulos presentes en cada testículo ni entre el peso testicular.

52- El número de lóbulos presentes a cada lado está correlacionado positivamente en ambas poblaciones con la edad, la longitud corporal y el peso del adulto, habiéndose encontrado también una relación significativa entre el peso testicular y el peso del adulto.

53- Los máximos pesos testiculares y valores de índice gonadosomático se obtienen para julio y agosto, más este último en que el testículo está repleto de espermátidas. A partir de este mes y hacia octubre se produce un ligero descenso consecuencia de la segunda evacuación de espermatozoides que hace disminuir el tamaño del lóbulo

maduro.

54- El número de ovocitos presentes en el ovario es significativamente mayor para la población de Ingla. Esta diferencia puede atribuirse por una parte a la mayor talla de las hembras de esta población y por otra a una mayor disponibilidad de recursos tróficos.

55- Se distinguen en el ovario tres fracciones ovocitarias bien diferenciadas según talla. La primera está formada por los ovocitos de menor talla y representa un reservorio oocitario del que periódicamente un grupo de ellos inicia la vitelogénesis. El segundo grupo de talla intermedia representa a todos los ovocitos en vitelogénesis activa, y el tercer grupo de mayor talla, representa a todos los ovocitos ya maduros y listos para ser fecundados.

56- El número de ovocitos de mayor talla (T3), así como el peso del ovario y el índice gonadosomático desciende progresivamente de marzo-abril a junio-julio, y en especial a partir de mayo. Este hecho evidencia la realización de la puesta ya que además se han localizado huevos en el oviducto de abril a julio.

57- El tamaño medio de la puesta es de 39 y 64 huevos para Pi e Ingla respectivamente. Estos valores son claramente superiores a los obtenidos por otros autores en condiciones artificiales. La diferencia de tamaño de la puesta entre las dos poblaciones puede atribuirse al igual que para los otros ovocitos, a la mayor talla y disponibilidad de alimento para la población de Ingla.

58- Se ha encontrado una correlación significativa y positiva entre el T3, T2 y la talla o peso corporal.

59- Nuestros resultados, en contra de los obtenidos por Clergue-Gazeau (1971) apuntan hacia la existencia de una ovogénesis mucho más rápida y escalonada en dos periodos, uno primaveral previo a la puesta y otro verano-otoñal que coincidiría con el descrito por esta autora.

60- El máximo porcentaje de amplexus se produce en el mes de mayo, coincidente con el mayor descenso observado en T3. Esta coincidencia pone más claramente de manifiesto que el grueso de la puesta se produce en estas fechas.

61- El periodo larvario del tritón pirenaico en el torrente de Pi no finaliza hasta el año siguiente de la puesta, quedando éste dividido en dos subperiodos separados por una invernación. En conjunto desde la puesta a la metamorfosis el periodo embrionario-larvario tiene una duración aproximada de 500 días, produciéndose la metamorfosis en el segundo verano de vida acuática.

62- El desarrollo larvario preinvernante se inicia al final

del periodo lecitotrófico, noventa días después de la puesta y finaliza con la hibernación y tiene una duración aproximada de 110 días. El desarrollo posthibernante se inicia tras unos tres meses de hibernación, tiene una duración aproximada de 210 días y finaliza con la metamorfosis que se produce con una talla aproximada de 50 mm.

63- El crecimiento de las larvas de E. asper para los dos subperiodos considerados se ajusta al modelo de Von Bertalanffy, habiéndose estimado un crecimiento medio de 0.127 y 0.095 mm./día para el periodo prehibernante y posthibernante respectivamente.

64- El crecimiento medio obtenido para el periodo larvario de S. salamandra es de 0.243 mm./día, valor claramente superior al obtenido para el tritón pirenaico. Esta mayor tasa de crecimiento hace que el periodo larvario de esta especie se finalice en 3 ó 4 meses.

65- La estima de la edad individual mediante las técnicas de esqueletocronología aplicada en los ejemplares postmetamórficos de E. asper, ha demostrado una efectividad y fiabilidad máxima. Destaca la escasa reabsorción endosteal en esta especie, y la gran cromatofilia que muestran los L.A.C., consecuencia lógica de los duros inviernos a los que está sometida esta especie. Esta cromatofilia sin embargo, disminuye bruscamente a partir del decimo a doceavo L.A.C.

66- Se confirma la existencia de línea de metamorfosis, que puede hacerse imperceptible en los ejemplares de gran talla, así como de líneas dobles que se presentan en un 32.56% de los ejemplares analizados. La localización de las dobles L.A.C. en las edades correspondientes a los subadultos, nos lleva a pensar que algunos de estos ejemplares puedan sufrir periodos de estivación en tierra cuando las condiciones ambientales les sean adversas.

67- Las hembras son claramente más longevas que los machos, habiéndose estimado en la muestra analizada una edad máxima de 26 y 20 años para hembras y machos respectivamente.

68- La mayor L.T. de las hembras no es consecuencia de su mayor longevidad si no que ésta es debida a la alometría que sufre la cola de los machos a partir de la madurez sexual. Esta alometría negativa se produce por la particular adaptación reproductora de esta especie y se traduce en una disminución prematura del crecimiento de la cola ya que la asíntota alcanzada para la longitud corporal es similar en ambos sexos.

69- Los machos presentan crecimientos corporales mayores durante los primeros años, igualándose las tasas de crecimiento a partir del noveno o décimo año de vida, momento en que el crecimiento empieza a disminuir haciéndose muy similar al de las hembras. A partir de este punto es la

mayor longevidad de éstas lo que permite que se alcancen asíntotas similares.

70- La tasa de supervivencia media para las hembras es claramente superior a la de los machos al tiempo que la sex-ratio poblacional se mantiene equilibrada.

71- Se ha estimado un tamaño de población de 5596 y 3660 tritones adultos en los 1.5 Km. muestreados mediante el método de Jolly-Seber y Petersen respectivamente. Ambas estimas aunque bastante distintas dan una idea muy clara acerca de la gran densidad de E. asper en este torrente.

72- La evolución de la población desde las torrenciales lluvias de 1982 hasta 1987 pone de manifiesto que tras la desaparición de casi el 60% de los adultos del torrente de Pi ($\Phi=.415$), tan solo en cinco años la población vuelve a recuperar su situación inicial previa a la avenida. En este sentido cabe destacar que los subadultos al habitar el medio terrestre constituyen un stock que asegura la recuperación de la población de una forma más rápida.

BIBLIOGRAFIA:

- ACCORDI, F. GRASSI-MILANO, E. GALLO, V.P. (1984).- The adrenal gland of Euproctus (Urodela, Salamandridae), comparison of three species and phylogenetic inferences. *J.Anat.* 139:209-214.
- ALLEN, K.R. (1966).- A method of fitting growth curves of the von Bertalanffy type to observed data. *J.Fish.Res.Board Canada* 23(2):163-179.
- ANGEL, F. (1976). *Faune de France: Reptiles et Amphibiens*. Ed. Lechevalier. Paris.
- ARNOLD, E. BURTON, J.A. (1978).- *Guía de campo de los reptiles y los anfibios de España y de Europa*. Ed. Omega. Barcelona.
- ARNOLD S.J. (1977).- *The evolution of courtship behaviour in new world Salamanders with some comments on old world Salamandrids. The Reproductive Biology of Amphibians*. Plenum Press, New York.
- AVERY R.A. (1975).- Age structure and longevity of common Lizard (Lacerta vivipara) populations. *J. Zool. Lond.* 176:555-558.
- BAGENAL, T. (1978).- *Methods for assessment of fish production in fresh waters*. I.B.P. Handbook n° 3. Blackwell Scientific Pub., Oxford
- BALCELLS, R. (1969).- *Estudio en el parque nacional de Aigües Tortes y San Mauricio: Memoria. Distribución de los vertebrados en distintos pisos de vegetación; estudio climático en el estany llong*. *Actas IV Congr. Inst. Est. Pyr* 2(1): 83-93.
- BALCELLS, R. (1957).- *Elementos nórdicos del poblamiento de la cumbre del Montseny*. *Publ. Ins. Biol. Apl.* 26: 123-126.
- BARBADILLO, L.J. (1987).- *La guía de Incafo de los anfibios y reptiles de la Península Ibérica, Islas Baleares, y Canarias*. Incafo. Madrid.
- BARBAULT R., CASTANET J., FRANCILLON H. et DE RICQLES A. (1979).- *Détermination de l'âge chez un Anoure d'altitude Bufo pentoni*. *Anderson 1983. Terre Vie. Rev. Ecol.* 129-142.
- BARBAULT R., CASTANET J. et PILORGE T. (1980).- *Application des techniques squelettochronologiques a l'étude démographique des populations d'amphibiens et de lézards*. *Bull. Soc. Zool. Fr.* 105(2): 347-354.
- BASHARIN, G.P. (1959).- *On a statistical estimate for the entropy of a sequence of independent random variables. "Theory of probability and its applications"*. vol.4:333-336.
- BEGON, M. (1979).- *Investigating Animal Abundance. Capture-recapture for biologists*. Arnold Publ. London.
- BEVERTON, R.J.H. HOLT, S.J. (1957).- *On the dynamics of exploited fish populations*. *Fish. Invest. (Ser. 2)*19:533pp.

BERTALANFFY, L. von (1938).- A quantitative theory of organic growth. Hum. Biol. 10: 181-213.

BOULANGER G. (1917).- Les batraciens Urodèles rapportés au genre Euproctus, leurs rapports ethologiques et phylogéniques. C.R. Acad. Sci. paris. 164: 709-712 et 801-805.

BUSACK S.D. and JACKSIC, F. (1982).- Autrecological observation of Acanthodactylus erythrurus (Sauria, Lacertidae) in Southern Spain. Amphibia-Reptilia 3, 237-255.

CAETANO M.H., CASTANET J et FRANCILLON H. (1985).- Détermination de l'âge de Triturus marmoratus marmoratus (Latreille 1800) du Parc National de Peneda Gevès (portugal) par Esquelettochronologie. Amphibia-Reptilia 6(2): 117-132.

CAMPENY R. (1983).- Contribució al coneixement de la reproducció i desenvolupement larvari de Bufo bufo spinosus Daudin, en clima mediterrani. Tesi llicenciatura. Barcelona.

CAMPENY R. y MONTORI A. (1985).- Estructura de una població reproductora de Bufo bufo spinosus Daudin 1803, en el NE Ibérico. P. Dept. Zool. Barcelona 11: 69-77.

CAMPENY R., MONTORI A. y LLORENTE G. (1984).- Nota preliminar sobre la permanència de caracters Larvaris en individus adults d'una població d'Euproctus asper. Bull. Boc. Cat. Ictíc. Herp. 9: 43-45.

CAMPENY R., MONTORI A. y LLORENTE G. (1986).- Nuevos datos sobre la permanència de caracteres larvarios en individuos adultos de una població de tritón pirenaico (Euproctus asper) en el Valle de Arán. Doñana Acta Vertebrata, 13:170-174.

CASTANET J. (1973).- Marques squelettiques de croissance chez Vipera aspis: Etude histologique: utilisation comme indicateur de l'âge. Thèse de 3è Cycle 57p. Univ. Paris.7. Paris.

CASTANET J. (1974).- Étude histologique des marques squelettiques de croissance chez Vipera aspis L. (Ophidia, Viperidae). Zool. Ser., 3: 137-151.

CASTANET J. (1975).- Quelques observations sur la présence et la structure des marques squelettiques de croissance chez les Amphibiens. Bull. Soc. Zool. Fr. 100 n°4: 603-620.

CASTANET J. (1978).- Les marques de croissance osseuse comme indicateur de l'âge chez lézards. Acta Zool. (Stockl.) 59: 35-48.

CASTANET J. (1979).- Données comparatives sur la minéralisation des marques de croissance squelettique chez les vertébrés. Etude par microradiographie quantitative. C.R. Acad. Sc. Paris T. 289. Série D 405-408.

CASTANET J. (1981).- Nouvelles données sur les lignes nimitantes de l'os. Arch. Biol. (Bruxelles) 92: 1-24.

- CASTANET J. (1982).- Les marques de croissance osseuse comme indicateur de l'âge chez lézards. Acta. Zool. (Stockl). 59:35-48.
- CASTANET J, GASC J.P., MEUNIER F.J. et DE RICQLES A. (1970).- Calcium et nature des zones de croissance cyclique dans l'os des vertébrés poikilothermes. C.R. Acad. Sci. Paris D. 270: 2853-2856.
- CASTANET J. et NAULLEAU G. (1974).- Données expérimentales sur le valeur des marques squelettiques comme indicateur de l'âge chez Vipera aspis L. Zool. Scr. 3: 201-208.
- CASTANET J., MEUNIER F.L. et DE RICQLES A. (1977).- L'enregistrement de la croissance cyclique per le tissu osseux chez les vertébrés poikilothermes: données comparatives et essay de synthèse. Bull. Biol. Fr. Belg. III(2): 183-203.
- CASTANET J. et PILORGE T. (1980).- Application des techniques squelettochronologiques a l'étude démographique des populations d'amphibiens et de lézards. Bull. Soc. Zool. Fr. 105: 347-354.
- CASTANET J. et ROCHE E. (1981).- Determinations de l'âge chez le lézard des murailles, Lacerta muralis (Laur 1768) au moyen de la squelettochronologie. Revue Suisse Zool. 88(1): 215-226.
- CHAMPY, C. (1913).- Recherches sur la spermatogenèse des batraciens et les éléments accessoires du testicle. Arch. Zool. Exp. Gén., 52: 13-304.
- CLERGUE-GAZEAU M. (1965).- Etude comparative de l'Euprocte des lacs et de l'Euprocte cavernicole. Ann. Spéléol. 20(2): 301-316.
- CLERGUE-GAZEAU M. (1967).- Euproctes cavernicoles. Spelunca Mémoires 5, 247-248.
- CLERGUE-GAZEAU M. (1968).- Comportement et ponte des Euproctes épigés placés dans l'obscurité à la grotte-laboratoire de Moulis (Aviège). Ann. Spéléol. 23(I): 225-228.
- CLERGUE-GAZEAU M. (1968).- Euproctus asper limite occidentale l'espèce dans les Pyrénées françaises (Batracien Urodèle). Ann. Limnol., 4(2): 265-269.
- CLERGUE-GAZEAU M. (1969a).- Alimentation de l'Euprocte dans les grottes. Ann. Spéléol. 24(2): 361-364.
- CLERGUE-GAZEAU M. (1969b).- Métamorphose chez les Euproctes épigés placés a l'obscurité de la grotte de Moulis. Ann. Spéléol. 24(2): 349-359.
- CLERGUE-GAZEAU M. (1971).- L'Euprocte pyrénéen. Consequence de la vie cavernicole sur son développement et sa reproduction. Annales de Spéleo. 25(4). 825-960, XIV pl.
- CLERGUE-GAZEAU M. (1972a).- Euproctus asper hypogé comparaison avec les autres Urodèles cavernicoles et essai d'introduction dans leur classification. Ann. Spéléol. T. 2' fasc. 4 p. 793-806.

CLERGUE-GAZEAU M. (1972b).- Evolution du rapport longueur du corps/long. totale pendant la croissance de l'Euprocte es Pyrénées. Ann. Limnol. 8, 2, pp. 223-228.

CLERGUE-GAZEAU M. (1974).- Reproduction des Urodèles: perturbation du cycle sexuel des Euproctes mâles en élevage a la grotte de Moulis. Ann. Spéléol. 29, 1,p. 137-141.

CLERGUE-GAZEAU M. (1975).- Effets de la vie cavernicole sur la reproduction des amphibiens. Bull. Societé Zool. France. Tome 100. n° 4, p. 665-666.

CLERGUE-GAZEAU M. (1976).- Reproduction des Urodèles. Perturbations apportées a la reproduction de l'espèce Euproctus asper epigée par sa mise en élevage a la grotte de Molis:II Euproctus asper Femelle. Ann. Spéléol. 31: 163-168.

CLERGUE-GAZEAU M. (1981).- Cycles sexuels des urodèles pyrénéens à tendance aquatique. Role de la temperature. I. Les males (Euproctus asper Dugès- Triturus helveticus Razoumowsky). Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse, 117: 16-40.

CLERGUE-GAZEAU, M. (1982a).- Variation du cycle sexuel des urodèles pyrénéens à tendance aquatique. Rôle de la temperature. II. Les femelles. (Euproctus asper Dugès, Triturus helveticus Razoumowski) Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse, 118: 153-159.

CLERGUE-GAZEAU, M. (1982b).- Influence de plusieurs facteurs de l'environnement sur la reproduction de l'espèce Euproctus asper Dugès (Amphibia, Caudata, Salamandridae). P. Centr. Pir. Biol. Exp. 13: 25-31.

CLERGUE-GAZEAU, M. (1987).- L'urodèle Euproctus asper (Dugès) dans les pyrénées orientales: répartition géographique et cycle sexuel a basse altitude.

CLERGUE-GAZEAU M., BEETSCHEN J.C. (1966).- Contribution à l'étude de la reproduction de l'Urodèle Euproctus asper (Dugès) dans les Pyrénées centrales et aviégeoises. Ann. Limnol., 2(1): 217-226. Acad. Sciencias Pesqueras. Museo Zool.

CLERGUE-GAZEAU M. et BONNET L. (1976).- Analyse biométrique de quelques composants du squelette des Urodèles. Bull. Societe d'Histoire Nat. Toulouse. T 112 Fasc. 1-2: 162-187.

CLERGUE-GAZEAU, M. et MARTINEZ-RICA, J.P. (1978).- Les différents biotopes de l'urodèle pyrénéen, Euproctus asper. Bull Soc. Hist. Nat. Toulouse. 114(3-4): 461-471.

COMBES CL. et KNOEPFFLER L.P. (1963).- Euproctus asper dans les Pyrénées orientales. Vie et Milieu 14(1): 149-154.

COMBES CL. et KNOEPFFLER L.P. (1974).- Une nouvelle station d'Euproctus asper asper (Dugès 1852) dans les Pyrénées Orientales. Vie et Milieu, 15(4), 1071.

- CHAPMAN, D.G. ROBSON, D.S. (1960).- The analysis of a catch curve. *Biometrics* 16:354-368.
- DAUGHERTY, CH. (1976).- Freeze-brandings as a technique for marking anurans. *Copeia* 1976: 836-838.
- DAUGHERTY, CH. and SHELDON A.L. (1982a).- Age-determination, growth and life history of a Montana Population of the tailed frog Ascapha truei. *Herpetologica* 38(4): 461-468.
- DAUGHERTY? C.H. SHELDON, A.L. (1982b).- Age specific movement patterns of the frog Ascaphus truei. *Herpetologica* 38(4):468-474.
- DEGANI G. and MENDELSSON H. (1979).- The food of Salamandra salamandra (L.). Tadpoles in Israel in different habitats. *Israel Ecol. Soc. Sede Boker* 24-26 June.
- DESPAX R. (1923).- Contribution à l'étude anatomique et biologique des Batraciens Urodeles du groupe des Euproctes et spécialement de l'Euprocte des pyrénées Triton (Euproctus) asper. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*. 51, 185-440.
- DESPAX R. (1924).- Notes batracologiques. III: Influence de l'altitude sur l'époque de ponte de l'Euprocte des Pyrénées Euproctus asper. *Bull. Soc. Hist. Nat. Tse*, 52, 112-118.
- DIAZ-PANIAGUA, C. (1985).- Larval diets related to morphological characters of five anuran species in the biological reserve of Doñana (Huelva, Spain). *Amphibia-Reptilia* 6:307-322.
- DOLMEN D. (1982).- Skeletal Growth Marks and Testis Lobulation as Criteria for Age in Triturus spp. (Amphibia) in Central Norway. *Acta Zoologica (Stockh)* 63(2): 73-80.
- DOTTRENS, E. (1963).- *Batraciens et reptiles d'Europe*. Ed. Delachaux Niestlé, Neuchatel.
- DU FAY, C.F.de C. (1729).- Observations physiques et anatomiques sur plusieurs espèces de salamandres qui se trouvent aux environs de Paris. *Mém. Acad. Roy. Sci. (Paris)*, 1731: 135-153.
- DUGES, (1852).- *Recherches zoologiques sur les urodeles de France*. *Ann.Sc.Nat. ser 3, Zool. t.XVII*.
- DURFORT, M. (1977).- Algunes tècniques d'obtenció de preparacions d'estructures i de teixits animals. *Seminaris d'estudis Universitariis* n 4. 28pp.
- FRANCILLON H. (1979).- Etude expérimentale des marques de croissance sur les humérus et les fémurs de tritons crêtés (Triturus cristatus cristatus, Laurenti) en relation avec la détermination de l'âge individuel. *Acta Zool. (Stockh)* 60: 223-232.
- FRANCILLON H. (1980).- Mise en évidence expérimentale du caractère annuel des lignes d'arrêt de croissance (LAC) chez le triton crêté Triturus cristatus (Laur.). *Bull. Soc. Zool. Fr.* 105(2): 343-347.

FRANCILLON H. (1981).- Contribution a l'étude des structures et du fonctionnement des épiphyses fémorales chez les amphibiens Anoures. Arch. Zool. Exp. Gén. 122: 289-310.

FRANCILLON, H. et PASCAL, M. (1985).- Présence des lignes d'arrêt de croissance dans les os longs de Pleurodeles poireti Gervais. Leur éventuelle utilisation comme indicateur de l'âge individuel.

FRANCIS, E. (1934).- The anatomy of the salamander. Clarendon press, Oxford.

JOLY, J. (1966).- Ecologie et cycles sexuels de Salamandra salamandra (L.). Thèse de Doct. Sci. Nat. Paris, Archives C.N.R.S., n 1093. 269 pp.

FISHER, R.A. FORD, E.B. (1947).- The spread of a gene in natural conditions in a colony of the moth Panaxia dominula L. Heredity 1:143-174.

FRETEY J. (1975).- Guide des Reptiles et Batraciens de France. Hatier. Paris.

GALGANO, M. (1952).- Saggio di classificazione delle varie modalita di svolgimento della spermatogenesi negli Anfibi. Arch. Zool. Ital. 193-230.

GARCIA-PARIS M. (1985).- Los anfibios de España. Publicaciones de Extensión Agraria, Madrid.

GASSER F. (1965).- Observations sur les stades initiaux du développement de l'Urodile pyrénéen Euproctus asper. Bull. Soc. Zool. Fr. 89(4): 423-428.

GASSER F. (1973).- Cartographie des proteines sériques de l'Urodèle pyrénéen. Euproctus asper (Dugés). Stabilité de l'aire de répartition de l'espèce. Comp. Biochem. Physiol. 45B. pp. 419-443.

GASSER F. (1975).- Recherches sur l'estatut microévolutif de deux amphibiens Urodèles, l'espèce pyrénéenne Euproctus asper (Dugés) et l'espèce paleautique S. salamandra (L.) proteines et groupes sériques, cycles sexuels femelles et morfology. THèse de doctorat d'Etat Toulouse.

GASSER, F. et CLERGUE-GAZEAU, M. (1981).- Les proteines sériques de l'urodèle Euproctus asper (Dugés). Elements de différenciation génétique dans les prepyrénées espagnols. Vie et Milieu, 31 (3-4): 297-302.

GIBBONS J.W. (1976).- Aging phenomena in Reptiles. In: Special review of experimental aging research. M.F. Elias; B.E. Eleftheriou and P.K. Elias eds. 475 pp.

GIBBONS M.M. et McCARTHY T.K. (1983).- Age determination of frogs and toads (Amphibia, Anura) from North-Western Europe. Zool. Scripta 12(2): 145-151. Dept. of Zoology. University College. Galway. Ireland.

GITINS S.P., STEEDS J.E. et WILLIAMS R. (1982).- Population

age-structure of the common toad Bufo bufo at a lake in Mid-Wales determined from annual Growth ring in the phalanges. Br. J. Herpetol. 6: 248-252.

GOUX L. (1953).- Contribution a l'étude biogéographique, écologique et biologique de l'Euprocte du Cousse Euproctus montanus. Vie et Milieu 6(1): 1-36.

GOUX L. (1975).- Nouvelles observations sur la biogéographie, l'écologie et la biologie de l'Euprocte de couse Euproctus montanus. Vie et Milieu 6(3): 299-317.

GRIFFITHS, I. (1962).- Skeletal lamellae as an index of age in heterotermous tetrapods. Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 13:449-465.

GULLAND, J.A. (1964).- Manual of methods of fish population analysis. FAO Fish. Tech! Pap. 40:1-60.

HAGSTRÖM T. (1977).- Growth Studies and Ageines methods for Adult Triturus vulgaris L. and Triturus cristatus Laurenti (Urodela, Salamandridae). Zool. Scripta 6: 61-68. Dept. of Zoology. University of Göteborg. Göteborg. Sweden.

HAGSTRÖM T. (1980).- Growth of Newts (Triturus cristatus and Triturus vulgaris) at various ages. Salamandra 16(4): 248-251.

HEATWOLE, H. (1961).- Inhibition of digital regeneration in salamanders and its use in marking individuals for field studies. Ecology, 42(3): 593-594.

HEMELAAR A.S.M. (1981).- Age determination of male Bufo bufo (Amphibia, Anura) from The Netherlands based on yeay rings in phalanges. Amphibia-Reptilia 1: 223-233.

HEMELAAR A.S.M. (1983).- Age of Bufo bufo in amplexus over the spawning period. Oikos 40: 1-5.

HEMELAAR A.S.M. (1985).- An improved Method to estimate the Number of year rings resolved in Phalanges of Bufo bufo (L.) and its application to Population from different Latitudes and Altitudes. Amphibia-Reptilia 6(4): 323-342.

HEMELAAR A.S.M. and VAN GELDER J.J. (1980).- Annual growth rings in phalanges of Bufo bufo (Anura, Amphibia) from the netherlands and their use for age determination. Netherlands Journal of Zoology 30(1): 129-135.

HESPENHEIDE, H.A. (1975).- Prey characteristics and predator niche widht. In. Ecology and Evolution of Communities. Harvard Press.

HILLENIUS, D. (1963).- De kweek van de Pyreeneen Salamander (Euproctus asper). Lacerta, 1: 3-6.

HORN, H.S. (1966).- Measurement of overlap in comparative ecological studies. Amer.Natur. 100:419-424.

HUMPHREY, R.R. (1922).- The multiple testis in Urodèles. Biol. Bull.

43: 45-67.

HURTUBIA J. (1973).- Trophic diversity measurement in sympatric predatory species. *Ecology* 54(4): 885-890.

HURTUBIA, J. DICASTRI, F. (1972).- Strategies segregating the ecological niche of Iguanids in the mediterranean climate region of Chile. In The convergence in structure of ecosystems in mediterranean climates. H.Hooney Ed. New York.

IFFT, J.D. (1942).- The effect of environmental factors on the sperm cycle of Triturus viridescens. *Biol. Bull. Wood's hole*. 83: 111-128.

JOLLY, G.M. (1965).- Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration - stochastic model. *Biometrika* 52:225-247.

JOLY J. (1968).- Données écologiques sur la salamandre tachetée Salamandra salamandra (L.). *Ann. Sci. Naturelles, Zool.*, 12èS.T. X: 301-366.

JOLY J.M.J. (1971).- Les cycles sexuels de Salamandra (L.). 1-Cycle sexuel des mâles. *Ann. Sci. Naturelles, Zoologie* 12èS.T. XIII: 451-504.

KLEJNENBERG S.E. and SMIRINA E.M. (1969).- A contribution to the method of age determination in amphibians. *Zool. Zh.* 48: 1090-1094.

LACK, D. (1954).- The natural regulation of animal numbers. Oxford Univ. Press. Oxford.

LEVINS R. (1968).- Evolution in changing environments. Princenton Univ. Press. Princenton. N.J. 120pp.

LINTON L.R., DAVIES R.W. and WRONA F.J. (1981).- Resource utilization indices: An assement. *Journal of Animal Ecology*. 50: 283-292.

LIZANA-AVIA, M.; CIUDAD-PIZARRO, M.J. y PEREZ-MELLADO, V. (1986).- Uso de los recursos tróficos en una comunidad ibérica de anfibios. *Revista Española de Herpetología* 1:207-271.

LLORENTE G.A., RUIZ X. et SERRA-COBO J. (1986).- Alimentation automnale de la nette rousse (Netta rufina, Aves, Anatidae) dans le Delta de l'Ebre, Espagne. *Vie et Milieu* 36(3): 97-107.

MACARTHUR, R.H. WILSON, E.O. (1967).- The theory of island biograpy. Princeton Univ. Press.

MALUQUER-MARGALEF, J. (1981(1983)).- Fauna herpetològica de les serralades exteriors del prepirineu occidental de Catalunya. *Misc. Zool.* 7: 117-129.

MALUQUER-MARGALEF, J. (1984).- Nouvelles données sur la répartition sous-pyrénéen d'Euproctus asper 9dugès 1852). *Bull. Soc. Herp. Fr.* 29:38-43.

MANLY, B.F.J. (1970).- A simulation study of animal population

- estimation using the capture-recapture method. J.Appl.Ecol. 7:13-39.
- MANLY, B.J.F. PARR, M.J. (1968).- A new method of estimating population size, survivorship and birth rate from recapture-recapture data. Trans.Soc.Brit.Ent. 18:81-9.
- MARGALEF, R. (1958).- Information theory in ecology. General systems 3: 36-71.
- MARGALEF, R. (1974).- Ecología. Ed. Omega. Barcelona.
- MARGALEF, R. (1983).- Limnología. Ed. Omega. Barcelona.
- MARTINEZ-RICA J.P. (1979).- Los anfibios del alto Aragón: un ensayo de corología. P. Cent. Pei. Biol. Exp. 10: 7-47.
- MARTINEZ-RICA J.P. (1980).- Algunos datos sobre las poblaciones meridionales del tritón pirenaico Euproctus asper Dugés. Studia oecologica 2: 135-154.
- MARTINEZ-RICA J.P. (1981).- Notas sobre la protección de especies amenazadas de anfibios y reptiles de España. Pirineos 114: 75-86.
- MARTINEZ-RICA J.P. (1982).- La actividad anual de la herpetofauna pirenaica: análisis de la distribución de ésta. P. Centr. Pir. Biol. Exp. 13: 99-109.
- MARTINEZ-RICA J.P. (1983).- Atlas herpetológico del Pirineo. Munibe vol. 35 n° 1-2: 51-80.
- MARTINEZ-RICA J.P. et CLERGUE-GAZEAU M. (1977).- Données nouvelles sur la répartition géographique de l'espèce Euproctus asper Dugés. Bull. Soc. hist. nat. Toulouse. T. 113, fasc. 3-4.
- MAURO, A. (1931).- Contributi ad una megliora conoscenza della rigenerazione del testicolo negli anfibii urodeli. Monit. Zool. Ital. 42: 231-243.
- MONTORI A. y PASCUAL X. (1981).- Nota sobre la distribución de Euproctus asper (Dugés 1852) en Cataluña: I. Primera localidad para el macizo del Montseny. P. Dept. Zool. 6: 85-88.
- MONTORI A. y PASCUAL X. (1985).- Variación anual del peso de Rana temporaria (Amphibia, Anura) y su relación con el ciclo biológico. Butll. Soc. Cat. Ictio. Herp. 10: 32-38.
- MONTORI A., LLORENTE G. y NADAL J. (1982).- Niveles de residuos de plaguicidas organoclorados en el tritón pirenaico (Euproctus asper Dugés 1852). P. Centr. Pir. Biol. Exp. 13: 33-38.
- MORISITA, M. (1959).- Measuring of interspecific association and similarity between communities. Memoirs of the Faculty of Science, Kyushu University, Series E. (Biology) 3:65-80.
- NAVARRO, J. y SOLE, Ll. (1983).- Contribució al coneixement de la distribució del ratbufí (Euproctus asper Dugès 1852) a Catalunya. Butll. S.C.I.H. 3(1): 4.

- PALAU X. y SCHMIDTLER J. (1969).- Notas para el estudio de la herpetofauna ibérica. Boletín Real Soc. española de Hist. Nat. (Biol.) 67: 19-26.
- PANAREDA, J.M. i NUET, J. (1976).- El clima i les aigües dels Països Catalans. In. Geografía física dels Països Catalans. 69-103. Ketres Ed. Barcelona.
- PEABODY, F.E. (1961).- Annual growth zones in vertebrates (living and fossil). J. Morph. 108:11-62.
- PEREZ MELLADO, V. (1982).- Estructura de una taxocenosis de Lacertidae (Sauria, Reptilia) del Sistema Central. Mediterranea, 6: 39-64.
- PEREZ-MELLADO, V. (1983).- Alimentación de dos especies simpátridas de saurios en el sistema central, Podarcis hispanica (Steindachner, 1870) y Podarcis bocagei (Seoane, 1884)(Sauria, Lacertidae). Studia Oecologica IV:89-114.
- PETERSON CH. (1976).- Measurement of community patterns by indices of local segregation and species diversity. J. of Ecology 64: 157-169.
- PIANKA E.R. (1973).- The structure of lizard communities. Ann. Rev. Ecol. Syst. 4: 53-74.
- PIANKA, E.R. (1982).- Ecología evolutiva. Ed. Omega. Barcelona.
- PIELOU, E.C. (1975).- Ecological diversity. Wiley. N.Y. 162pp.
- PIELORGE T. et CASTANET J. (1981).- Détermination de l'âge dans une population naturelle du lézard vivipare (Lacerta vivipara Jacquin 1797). Acta Oecologica. Oecol. Gener. 2(1): 3-16.
- PIELOU E.C. (1966a).- Species diversity and pattern diversity in the study of ecological succession. J. Theor. Biol. 10: 370-383.
- PIELOU E.C. (1966b).- The measurement of diversity in different types of biological collections. J. Theor. Biol. 13: 131-144.
- POLLOCK, K.H. (1981).- Capture-recapture models: a review of corrent methods assumptions and experimental design. Studies in Avian Biology. 6:426-435.
- POLLS, M. (1982).- Síntesis bibliográfica y aspectos ecológicos de la herpetofauna del Alt Empordà. Teso Llicenciatura. Univ. Barcelona.
- RICKER, W.E. (1975).- Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. Bulletin 191, Departament of the environment fisheries and marine service. Ottawa.
- RICKLEFS, R.E. (1967).- A graphical method of fitting equations to growth curves. Ecology, 48:978-983.
- ROBSON, D.S. CHAPMAN, D.G. (1961).- Catch curves and mortality rates. Trans.Am.Fish.Soc. 90:181-189.

- ROUY-GABRIE, S. (1969).- Observations comparées sur la sexualité de l'urodèle pyrénéen Euproctus asper. Differentiation sexuelle. Structure du testicule adulte. Cycle sexuel des mâles d'une station déterminée. Thèse Doct. 3 cycle, 106 p.
- ROUY, S (1971).- Recherches sur la différentiation du sexe chez l'amphibien urodèle Euproctus asper Dugès. Ann. Embryol. Morphol., 4(1):1-44.
- ROUY, S. (1972).- Observations sur la structure du testicule adulte chez l'urodèle pyrénéen Euproctus asper Dugès et ses variations au cours du cycle sexuel chez une population de basse altitude. Bull. Soc. Zool. Fr. 97(4): 653-674.
- RUIZ, X. (1982).- Contribución al conocimiento de la Biología y Ecología de Bufo ibis (L. 1758) en el Delta del Ebro (Tarragona). Tesis Doctoral. Fac. Biología. Univ. de Barcelona.
- RUIZ X. (1985).- An analysis of the diet of cattle Egrets in the Ebro Delta, Spain. Ardea, 73: 49-60.
- RUIZ X. y JOVER LL. (1981).- Sobre la alimentación otoñal de la garcilla bueyera Bufo ibis, en el Delta del Ebro, Tarragona, España. P. Dept. Zool. Barcelona 6: 65-72.
- RUIZ X. y JOVER LL. (1983).- Tipificación trófica de poblaciones mediante estimas de la dominancia y de la diversidad. Actas XV Congr. Int. Fauna Cinegética y Silvestre. Trujillo 1981.
- SAINT-GIRONS, H. (1965).- Les critères d'âge chez les reptiles et leurs applications à l'étude de la structure des populations sauvages. Terre et Vie. 112:342-358.
- SAINT-GIRONS H. (1975).- Critères d'âge, structure et dynamique des populations de Reptiles. pp.:233-252. In: La Démographie des populations des vertébrés. Massan. Paris.
- SBORDONI, V.; COBOLLI, M.; de MATTAEIS, E.; ALLEGRUCCI, G.; CESARONI, D.; CACCONE, A. e CARPARETO, G.M. (1982).- Orologi molecolari e paleogeografia: congruenza tra stime geocronologiche e datazioni elettroforetiche della divergenza nelle specie del genere Euproctus (Caudata, Salamandridae). Bolletino di Zoologia 49, suppl. 170.
- SCHROEDER, E.E. BASKETT, T.S. (1968).- Age estimation, growth rates and population structure in Missouri bullfrogs. Copeia 3:583-592.
- SALVADOR A. (1985).- Guía de campo de los Anfibios y Reptiles de la Península Ibérica, Islas Baleares y Canarias. Santiago García ed. León.
- SCHOENER T.W. (1968).- The Anolis lizard of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. Ecology 49: 704-726.
- SEBER, G.A.F. (1965).- A note on the multiple recapture census. Biometrika 52:249-259.
- SEMLITSCH, R.D. (1983).- Structure and dynamics of two breeding

populations of the eastern tiger salamander Ambystoma tigrinum. Copeia 3:608-616.

SENNING, W.C. (1940).- A study of age determination and growth of Necturus maculosus based on the parasphenoid bone. Am. J. Anat. 66:483-494.

SMIRINA E.M. (1972a).- O sloistnoj strukturi nekotorych kostej serozny zaby v suzjazis vosmoznostju Opredelenija vozrasta. Tr. Moudouskogu gos Zapovednika 6: 93-103.

SMIRINA E.M. (1972b).- Bandes annuelles dans les os de Rana temporaria. Zool. Zh. 51: 1529-1534.

SMIRINA E.M. (1974).- Prospects of age determination by bone layers in Reptilia (en Rosse). Zool. Zh. SSSR 53: 111-117.

SMIRINA E.M., ROCEK Z (1976).- On the possibility of using annual bone layers of Alpine Newts, Triturus alpestris (Amphibia, Urodela) for their age determination. Vest. Cs. Spal. Zool., 40(3): 232-237.

SMIRINA E.M. (1983).- Age determination and retrospective body size evaluation in the live common toads (Bufo bufo). Zool. Zh. 62: 437-445.

SOSTOA, A. (1983).- La comunidad de peces del Delta del Ebro. Tesis Doctoral. Fac. Biología. Univ. Barcelona.

SOSTOA, A. de y SOSTOA, F.J. de (en prensa).- Reproducción de Barbus graellsii Stein, 1865, en el curso inferior del río Ebro. Actas II Jornadas de Ictiología Ibérica.

STEVENS, W.L. (1951).- Asymptotic regression. Biometrics 7(3):247-267.

THIREAU, M. (1973).- L'encéphale de l'Euprocte des Pyrénées, Euproctus asper (Dugès, 1852), (Amphibia, Caudata, Salamandridae). La relation encéphalo-somatique et le dimorfisme sexuel. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris. 188: 1497-1513.

THIESMEIER, B. HORNBERG, C. (1986).- Euproctus asper (Dugès, 1852): Beobachtungen im freiland und Angaben zur Haltung und Fortpflanzung im Terrarium. (Caudata, Salamandridae). Salamandra 22(2-3): 196-210.

THORN, R. 1968.- Les salamandres d'Europe, d'Asie et de l'Afrique du nord. Paul Lechevalier. Paris.

TOMLINSON, P.K. ABRAHAMSON, N.J. (1961).- Fitting a von Bertalanffy growth curve by least squares. Fish Bull. 116.

VERICAD J.R., ESCARRE A. (1976).- Datos de alimentación de ofidios en el Levante suribérico. Mediterránea 1: 5-32.

VIVES BALMAÑA M.V. (1977).- La herpetofauna del Pirineo Catalán. Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Biol.) 77: 556.

VIVES BALMAÑA M.V. (1982a).- Contribución al conocimiento de la fauna herpetológica del NE de la Península Ibérica. Tesis de doctorat. Univ.

Barcelona.

WALFORD, L.A. (1946).- A new graphic method of describing the growth of animals. Biol.Bull. 90(2):141-147.

WARBURG, M.R.; DEGANI, G. WARBURG, I. (1979).- Growth and population structure of Salamandra salamandra (L.) larvae in different limnological condition. Hydrobiologia. 64(2):147-156.

WILLIS, Y.L. (1954).- Breeding, transformation and determination of age of the bullfrog (Rana catesbeina Shaw) in Missouri. M.A.Thesis, Univ. Missouri, Columbia, USA, (no publicada).

WOLTERSTORFF W. (1900).- Révision des espèces du genre Euproctus Gény suivi d'un aperçudes Urodèles de la region palearctique. Feuille J. Nat., 31: 33-38 et 73-81.

WOLTERSTORFF W. (1901). Repartition des Tritons en France et dans le monde. Euproctes. Classification de la famille des Salamandridae. Rev. Jeunes Nat. 363, 31è année.