

EL TRITÓN PIRENAICO EN LA CANAL DEL PALOMO (VADIELLO)

Javier MARTÍNEZ-LEÓN¹ |
Rocío LÓPEZ-FLORES² | Ernesto PÉREZ-COLLAZOS³

RESUMEN.— El tritón pirenaico (*Calotriton asper*) es un endemismo de los Pirineos que ha colonizado un hábitat poco habitual, la Canal del Palomo. En este artículo se estudia la presencia de la especie y su disponibilidad de alimento. En los dos muestreos realizados se detectaron individuos de *Calotriton asper* en casi todas las pozas, aunque solamente durante el segundo muestreo se observaron todos los estados fenológicos. En la época de lluvias *Calotriton asper* se alimentó principalmente de presas terrestres; esto se reflejó también en los otros productores secundarios, los cuales aprovecharon recursos alóctonos. Durante el verano la entrada de energía en la base de la cadena trófica se limitó a la producción primaria de cada poza; fue un factor limitante para los niveles superiores, obligándolos a reducir el consumo de energía o a alejarse de la poza para obtenerla. La capacidad de *Calotriton asper* para adaptarse a las condiciones poco idóneas de este hábitat, tales como sequías y avenidas, se evidencia tras analizar los resultados.

Recepción del original: 28-11-2019

¹ Escuela Politécnica Superior de Huesca. Universidad de Zaragoza. Carretera de Cuarte, s/n. E-22071 Huesca. mljavier92@gmail.com

² Área de Ecología. Departamento de Ciencias Agrarias y del Medio Natural. Instituto de Ciencias Ambientales (IUCA). Escuela Politécnica Superior de Huesca. Universidad de Zaragoza. Carretera de Cuarte, s/n. E-22071 Huesca. rocio.lopez@unizar.es

³ Área de Botánica. Departamento de Ciencias Agrarias y del Medio Natural. Escuela Politécnica Superior de Huesca. Universidad de Zaragoza. Carretera de Cuarte, s/n. E-22071 Huesca. ernextop@unizar.es

ABSTRACT.— The Pyrenean triton (*Calotriton asper*) is a Pyrenean endemism which has colonized an unusual habitat, the Palomo Ravine. This research analyses the presence of the species and the availability of food. In the two samples carried out, individuals of *Calotriton asper* were detected in almost all the pools, although the full phenological process stages could only be observed during the second sampling. In the rain season, *Calotriton asper* fed mainly on land dams. This was also reflected in the other secondary producers, which took advantage of allochthons resources. During the summer the energy coming from the base of the food chain was limited to the primary production of each pool. This was a limiting factor for higher levels, forcing them to reduce energy consumption or move away from the pool to obtain it. The adaptation of *Calotriton asper* to the poor conditions of this habitat, such as droughts and avenues, is evident after analyzing the results.

KEYWORDS.— Endemic species. Diet plasticity. Trofic chain. Sierra y Cañones de Guara Natural Park. Huesca (Spain).

INTRODUCCIÓN

La pérdida actual de especies constituye una preocupación a nivel global (VALIENTE-BANUET y cols., 2015). Los anfibios constituyen uno de los grupos más vulnerables y amenazados en la actualidad, debido a que son especialmente sensibles a las alteraciones del hábitat (SÁ, 2005), la contaminación (STALLARD, 2001), el incremento de la radiación ultravioleta (MIDDLETON y cols., 2001), el cambio climático (PARRA-OLEA y cols., 2005), la introducción de especies exóticas invasoras (VREDENBURG, 2004) y la propagación de enfermedades. Concretamente, es muy preocupante la dispersión del hongo *Batrachochytrium dendrobatidis*, que desde 1997 ha infectado a alrededor de 350 especies de anfibios en todo el mundo y ha causado la disminución de las poblaciones de más de 200 de estas especies, causando en algunos casos su extinción en la naturaleza.

En España se pueden encontrar 39 especies de anfibios de los órdenes *Anura* y *Caudata*, 14 de ellas son endemismos, y 2, especies introducidas (PLEGUEZUELOS y cols., 2002). En la Comunidad Autónoma de Aragón habitan un total de 14 especies de anfibios, de las cuales 7 se encuentran en el Parque Natural de la Sierra y los Cañones de Guara (a partir de ahora PNSCG; PLEGUEZUELOS y cols., 2002). El tritón pirenaico, *Calotriton asper* (Dugès, 1852), es una de las especies más emblemática del parque.

Calotriton asper es un endemismo con distribución montana y supra-montana en España, Francia y Andorra. Se extiende no solo en el Pirineo axial, sino también hacia el norte y el sur, superando en algunos casos el Prepirineo, donde sus poblaciones son menos numerosas (MONTORI y cols., 2002; MONTORI y HERRERO, 2004). Presenta una distribución mucho más amplia en la vertiente sur debido a que sus límites de tolerancia térmica en el medio acuático son mayores. Habita torrentes de montaña media-alta con fuerte desnivel que se caracterizan por presentar riberas con escasa vegetación en los márgenes, fondos formados por piedras y grava y limo en el lecho (CLERGUE-GAZEAU y MARTÍNEZ-RICA, 1978; MONTORI y HERRERO, 2004). También se puede encontrar en lagos e ibones de alta montaña, en torrentes y riachuelos de montaña media-baja, e incluso en hábitats marginales, situados en los límites de distribución y caracterizados por una fuerte mediterraneidad, como es el caso de la Canal del Palomo.

La Canal del Palomo es un barranco formado predominantemente por la acción erosiva del agua de la lluvia recogida en la parte superior, el Canal d'o Ciego, que actúa como embudo canalizando el agua hacia la parte inferior y dando lugar a un cañón de conglomerado fuertemente inciso. Es un barranco conocido y frecuentado del PNSCG, ya que está equipado con una *via ferrata*. Posee numerosos saltos de agua que han socavado la roca, originando así pozas colgadas y en escalera que sirven de hábitat para *Calotriton asper* (SALAMERO, 2009). Este cañón presenta un régimen hídrico muy variable y de carácter estacional. Ante una lluvia intensa se pueden producir caudales elevados por la impermeabilidad de la zona de cabecera. Cesadas las lluvias, o la fusión de la nieve, los caudales disminuyen en pocos días. Si se prolonga el estiaje, estos pueden incluso desaparecer en algunos tramos (CUCHÍ y SETRINI, 2004).

El tritón pirenaico es una especie insectívora que caza al acecho durante el día y mediante búsqueda activa durante el crepúsculo y la noche (MONTORI, 1992). Su dieta está basada principalmente en fauna acuática reófila, y de forma secundaria, en presas terrestres de deriva. En su hábitat óptimo la dieta está fundamentalmente formada por presas de vida acuática (larvas de plecópteros, efemerópteros, dípteros y tricópteros), de las que representan poco más del 8 % las presas de origen terrestre.

A pesar de ello, esta especie tiene un gran abanico de posibilidades para alimentarse en función del hábitat en el que se encuentra, comportándose como una especie generalista que incluso llega a consumir pequeños vertebrados acuáticos (larvas y metamórficos de anfibios; SERRA-COBO y cols., 2000). Durante el periodo larvario la alimentación se basa exclusivamente en larvas de dípteros, y de forma secundaria, en efemerópteros (MONTORI, 1992).

El estudio aquí presentado se realiza con la finalidad de obtener información que permita caracterizar el ecosistema en el que habita la población de *Calotriton asper* de la Canal del Palomo, así como determinar la disponibilidad de alimento para la especie durante los periodos de mayor confinamiento hídrico. No existen antecedentes de este tipo de estudios en la Canal, ni en la sierra de Guara, por lo que las conclusiones derivadas de este trabajo podrían resultar relevantes para comprender las características biológicas y de hábitat de la especie, así como para la futura toma de decisiones de gestión y conservación dentro del PNSCG.

MATERIAL Y MÉTODOS

El estudio se realizó en el PNSCG, en la Canal del Palomo (coordenadas geográficas $-0^{\circ} 30' 87'' 42^{\circ} 24' 3''$, UTM 723587 4680221), lugar frecuentado por la presencia de una *via ferrata* completamente equipada. La Canal está localizada en un pequeño valle cruzado por un curso de agua cuya desembocadura se encuentra en el río Guatizalema y posee una superficie total de 6,3 km² cubierta por un pinar repoblado en 1960 (CUCHÍ y cols., 2013). En la zona predominan conglomerados de un relieve abrupto, con importantes paredes verticales y mallos como la Patata, los Pepes, d'Aliana, Lazas, las Crestas del Borón o el pico San Jorge y barrancos como los de Escomentué, del Diablo, de Lazas y la Canal del Palomo, además de formaciones peculiares como el Huevo de San Cosme. En la base de los Mallos de Ligüerre, formando parte de la ladera del barranco de Vadiello, se encuentra la Canal del Palomo, cuyo tramo estudiado cuenta con 110 metros de longitud aproximadamente y 100 metros de ascenso (fig. 1). Al igual que sucede con otras formaciones de conglomerados de la zona central de Huesca, estos se han generado por litificación de gravas

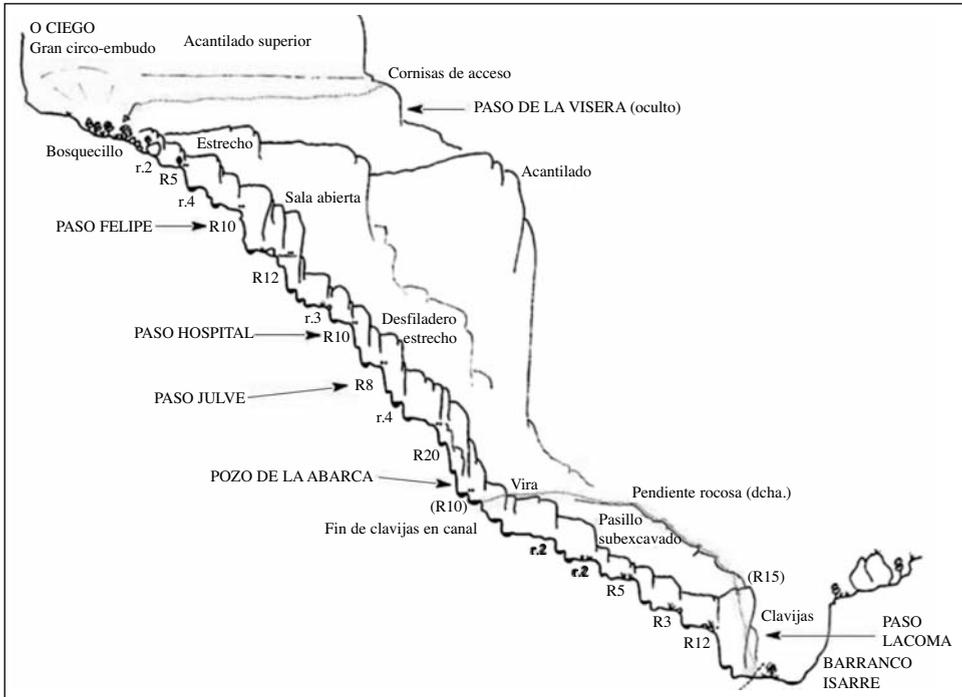


Fig. 1. Perfil de la Canal del Palomo. Fuente: SALAMERO, 2009.

en los conos apicales de diversos ríos al llegar al frente pirenaico (CUCHÍ y cols., 2013).

El trabajo de campo consistió en dos muestreos (en junio y en septiembre de 2016) y una tercera visita en febrero de 2017 para la toma de datos sobre el entorno físico. Las características meteorológicas del entorno se determinaron mediante revisión bibliográfica y la consulta de los datos de la Agencia Estatal de Meteorología (AEMET) y el Sistema Automático de Información Hidrológica (SAIH) de la Confederación Hidrográfica del Ebro. Se realizó un seguimiento desde 1998 a 2016 de las temperaturas y las precipitaciones, analizando las variaciones de temperatura máxima, mínima y media anuales, así como la precipitación media anual. Se determinaron *in situ* los parámetros fisicoquímicos: concentración de O₂ disuelto (mg/L), pH, temperatura (°C) y conductividad (μS/cm), mediante el empleo de una sonda multiparamétrica HQ30D (Hach, Estados Unidos) en cada una de las pozas.

Para la determinación de la concentración de clorofila *a* bentónica, se seleccionaron entre dos y cinco piedras representativas de la cobertura de perifiton de cada poza. De cada piedra se limpió el biofilm de una superficie de 25 cm², que se conservó fresco y a oscuras hasta su procesamiento en el laboratorio. Aquí se filtró la muestra con un filtro Whatman GF/F para eliminar el agua y se almacenó a -20 °C hasta su análisis. La extracción y el análisis de la clorofila *a* se llevó a cabo siguiendo la metodología descrita por ELOSEGI y SABATER (2009). A esta metodología se le añadió una medición de la absorbancia en espectrofotómetro a 502 y 450 μm para la determinación de pigmentos carotenoides y licopeno (MELÉNDEZ-MARTÍNEZ y cols., 2007), ya que se pudo intuir la presencia de estos al apreciar diferentes tonalidades de coloración entre amarillo y marrón rojizo en las muestras obtenidas. Para la determinación de biomasa del perifiton se empleó el factor de conversión a carbono propuesto por MARGALEF (1983) para algas.

La obtención del fitoplancton se realizó en cada poza mediante la toma directa de muestras de agua de 50 mililitros fijadas con lugol acético (UTERMÖHL, 1958). Se conservaron a oscuras hasta su observación. Previamente al análisis, se sedimentó la muestra durante 24 horas. Posteriormente se determinó la taxonomía y el número de individuos con la ayuda de un microscopio invertido Zeiss Axio Vert 1 (Zeiss, Alemania). El fitoplancton detectado se identificó intentando llegar a la menor categoría taxonómica posible (habitualmente género), para lo que se emplearon principalmente las claves de identificación de organismos fitoplanctónicos de STREBLE y KRAUTER (1987) y TOMAS (1997).

Las muestras de zooplancton y macroinvertebrados se recogieron mediante el filtrado con una manga de 100 μm de poro, reproduciendo el mismo esfuerzo en todas las pozas. Una vez en el laboratorio, zooplancton y macroinvertebrados se separaron mediante filtración por tamaños. La muestra de zooplancton se sedimentó un mínimo de 30 minutos y, posteriormente, se identificó con la ayuda de un microscopio invertido y una clave dicotómica de identificación de organismos zooplanctónicos (STREBLE y KRAUTER, 1987; DÍAZ y cols., 2007). Los macroinvertebrados se determinaron y contaron bajo la lupa binocular y con la clave de OSCOZ y cols. (2011).

Los tritones fueron contados de manera visual, sin alterar el hábitat. La biomasa de organismos fitoplanctónicos y zooplanctónicos se calculó siguiendo

los métodos de SUN y LIU (2003) y de WATKINS y cols. (2011), respectivamente. Para determinar la biomasa de macroinvertebrados se empleó el método de SMOK (1980); mientras que la biomasa de tritón se obtuvo mediante una aproximación al método de DÍAZ-PANIAGUA y MATEO (1999) para la obtención de este dato en *Triturus boscai*.

RESULTADOS

Características meteorológicas

Entre 1998 y 2016 la temperatura en el área de estudio se mantuvo en un rango entre 12 y 15 °C, con fluctuaciones ligeras de un año para otro que siguieron un patrón cíclico. Cabe destacar que a partir de 2009 estas fluctuaciones se incrementaron, pasando de un aumento habitual de 0,5 °C de media a casi 2 °C. En el periodo de 2009 a 2010 tuvo lugar la mayor variación de temperatura, con una disminución de 1,92 °C respecto a la media de los años estudiados. Las precipitaciones siguieron un patrón constante a lo largo del periodo de estudio entre los 50 y los 70 l/m², aproximadamente. Tras uno de los picos de mayor precipitación, en 2003, se puede apreciar un periodo de reducción de precipitaciones de cuatro años consecutivos, hasta 2007, que sin embargo no llegó a alcanzar el criterio de sequía según el diagrama ombrotérmico de Gaussen. En 2008 se produjo un incremento de precipitación y se registró el mayor valor de precipitación anual media de todo el periodo estudiado. A partir de ahí el régimen de lluvias se mantuvo relativamente constante hasta 2015, año de baja precipitación, similar al periodo 2005-2006. En el año 2016, en el que se tomaron las muestras para este estudio, se mantuvo una temperatura media similar a la del anterior; sin embargo, se produjo un incremento de la precipitación media por encima de los 60 l/m².

Características físicas y morfológicas de la Canal del Palomo

Las características físicas de cada poza se presentan en el anexo I. El volumen medio de las dieciséis pozas fue de 0,699 m³, con un máximo y un mínimo de 2,827 m³ (poza 15) y 0,003 m³ (poza 8.1), respectivamente. Los valores de pH entre los muestreos fueron muy similares, aunque se observó

un ligero incremento al final del verano. En cuanto a la conductividad, el valor mínimo fue similar en ambos muestreos, pero los valores máximos obtenidos al final del verano duplicaron los iniciales (tabla 1).

Tabla 1. Valores medios, mínimos y máximos de las variables fisicoquímicas analizadas en once pozas en la Canal del Palomo durante este estudio (2016).

Parámetros	Muestreo 1 (4/7/2016)			Muestreo 2 (30/9/2016)		
	Media	Mín.	Máx.	Media	Mín.	Máx.
pH	7,7	7,4	8,2	8,1	7,6	8,5
Conductividad ($\mu\text{S}/\text{cm}$)	251	236	303	339	232	714
O ₂ disuelto (mg/L)	5,9	1,7	14,8	6,9	5,7	8,8
Temperatura (°C)	20,2	19,2	20,9	15,2	14,0	16,4

La concentración de O₂ disuelto fue muy variable entre pozas al principio del verano, con hasta 13 mg/L de diferencia entre el valor máximo y el mínimo. A pesar de esto, la mayoría de los valores obtenidos estuvieron entre 4 y 8 mg/L. El segundo muestreo presentó valores menos variables, con una concentración mínima de oxígeno de 5,7 mg/L. Las variaciones de temperatura son mínimas entre valores máximos y mínimos en ambos muestreos, con diferencias de 1,7 °C en el primer caso y 2,4 °C en el segundo.

Características biológicas

Pigmentos bentónicos

En términos generales la concentración de clorofila *a* bentónica fue superior en el primer muestreo, así como su variación. Se detectó una concentración de clorofila máxima en la poza 8 (18 $\mu\text{g}/\text{cm}^2$), seguida de la poza 1 (9 $\mu\text{g}/\text{cm}^2$), mientras que el resto de valores variaron entre los 0 y 5 $\mu\text{g}/\text{cm}^2$, ligeramente más altos en las pozas situadas a mayor altitud (fig. 2). Los pigmentos carotenoides y el licopeno siguieron una tendencia similar a los resultados de la clorofila. La absorbancia para estos pigmentos fue superior en las pozas 12 y 13 para el primer muestreo, y en las pozas 2, 12 y 13, en el caso del segundo (fig. 2).

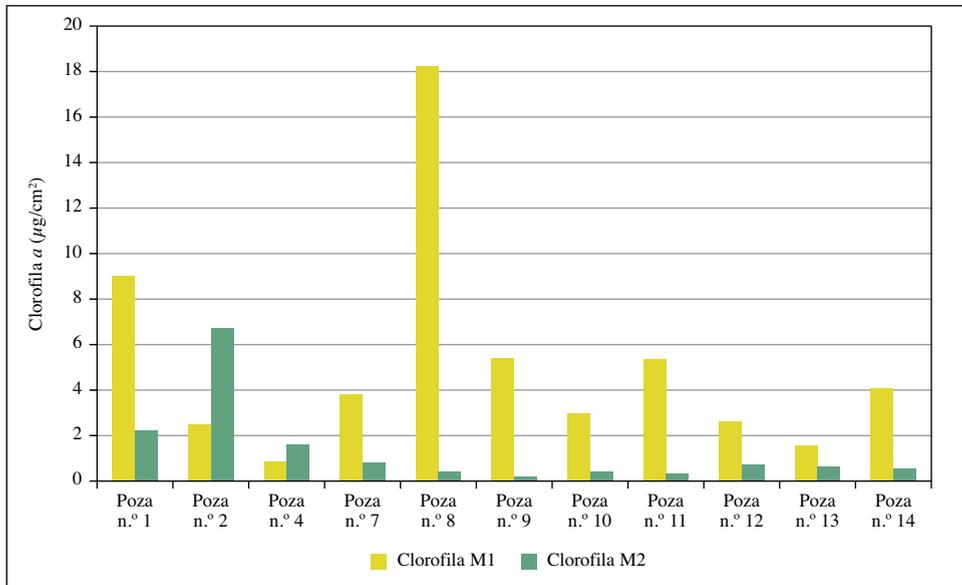


Fig. 2. Concentración de clorofila *a* bentónica ($\mu\text{g}/\text{cm}^2$) en la Canal del Palomo (azul y rojo para los muestreos 1 y 2, respectivamente).

Fitoplancton

Se identificaron trece taxones distintos de la comunidad fitoplanctónica. En ambos muestreos se observó la dominancia de las diatomeas, destacando sobre todo los géneros *Nitzschia* y *Navicula*, y los criptófitos, cuyo mayor representante fue el género *Chroomonas* (fig. 3). Al inicio del verano la mayor riqueza taxonómica se registró en la poza 1 y en tres de las últimas pozas, concretamente en las pozas 11, 12 y 13. De igual manera sucedió con la abundancia de individuos, que fue superior en estas tres últimas. Por el contrario, las pozas intermedias (de la 4 a la 10) registraron los menores valores de abundancia y riqueza (fig. 3).

En el segundo muestreo (fig. 4), la abundancia y la diversidad fueron también superiores en las pozas finales 11, 12 y 13. Las pozas intermedias 7 y 8 también presentaron valores elevados de abundancia y riqueza, mientras que la poza 1 en este segundo muestreo tuvo uno de los valores de riqueza inferiores.

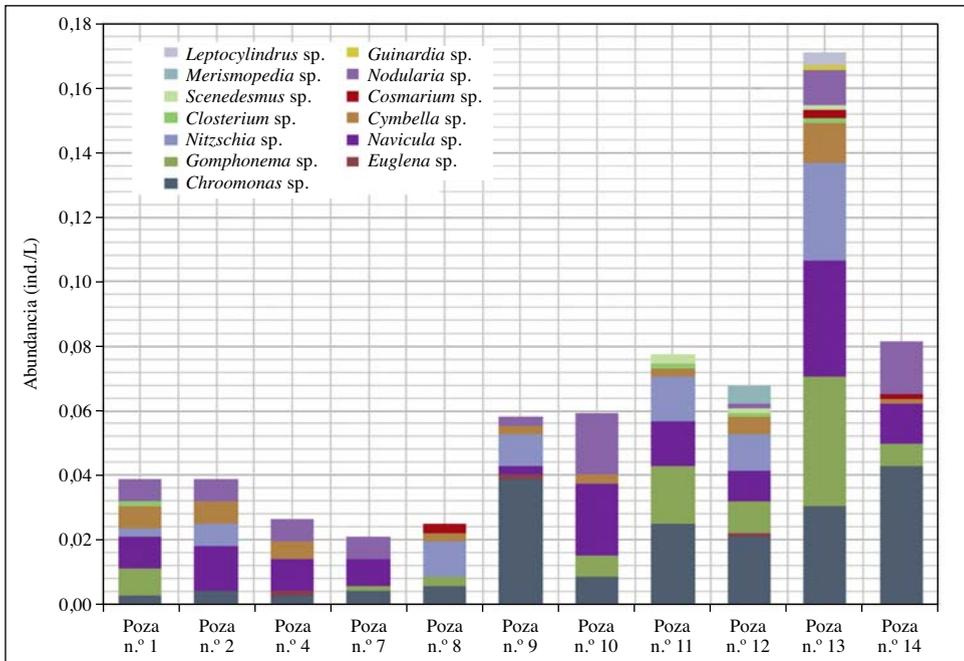


Fig. 3. Abundancia (ind./L) de taxones fitoplanctónicos determinados en el primer muestreo (julio de 2016).

Zooplankton

El zooplankton estuvo compuesto principalmente por copépodos y rotíferos, de los que los primeros fueron dominantes en el primer muestreo, y los segundos, en el segundo, tras el verano. En el primer muestreo (fig. 5) la riqueza mayor se dio en las tres primeras pozas (1, 2 y 4) y se mantuvo menor pero similar entre las pozas intermedias (7, 8, 9 y 10). En las pozas finales (11, 12, 13 y 14) la riqueza fue mínima, con presencia de un solo taxón de zooplankton en la última poza.

Durante el segundo muestreo (fig. 6) se observó una distribución de abundancia similar a la de inicio del verano, pero la diversidad fue nula en varias pozas, en las que solo se encontró un grupo taxonómico, *Rotifera*. Esto se repitió en pozas tanto del tramo inicial (poza 2) como del tramo final (11 y 14).

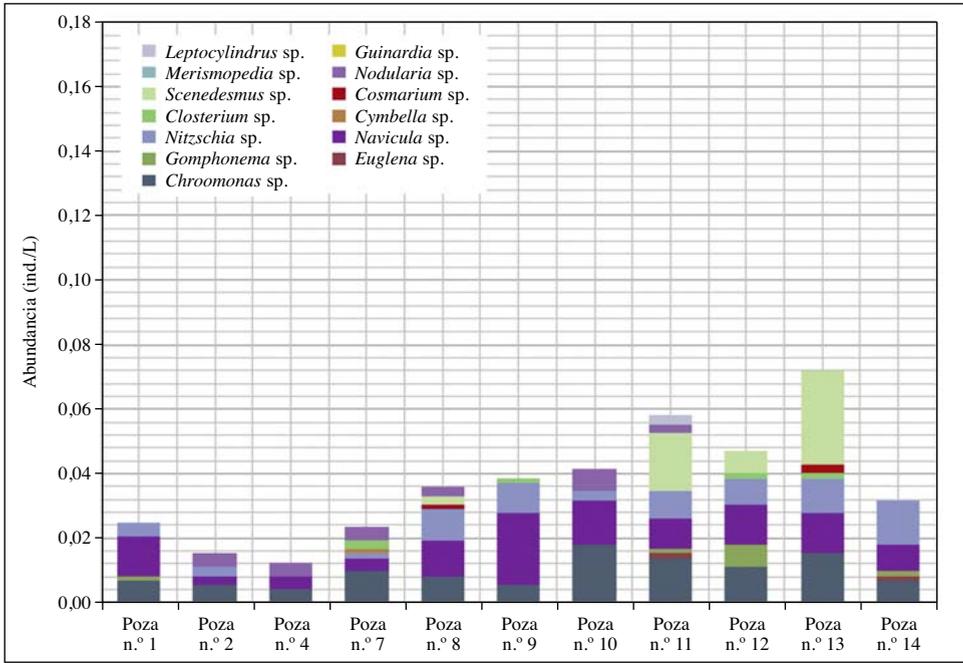


Fig. 4. Abundancia (ind./L) de taxones fitoplanctónicos determinados en el segundo muestreo (septiembre de 2016).

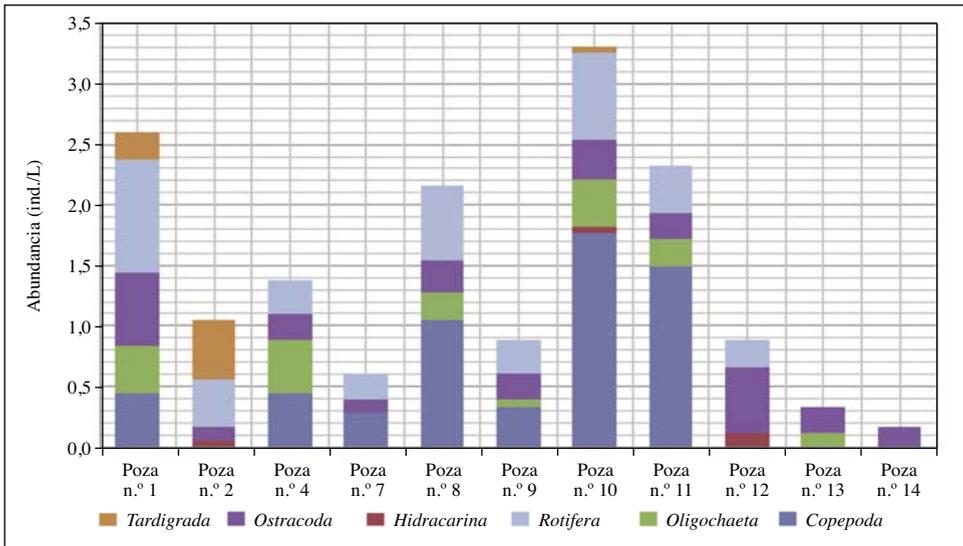


Fig. 5. Abundancia (ind./L) de taxones zooplanctónicos determinados en el primer muestreo (julio de 2016).

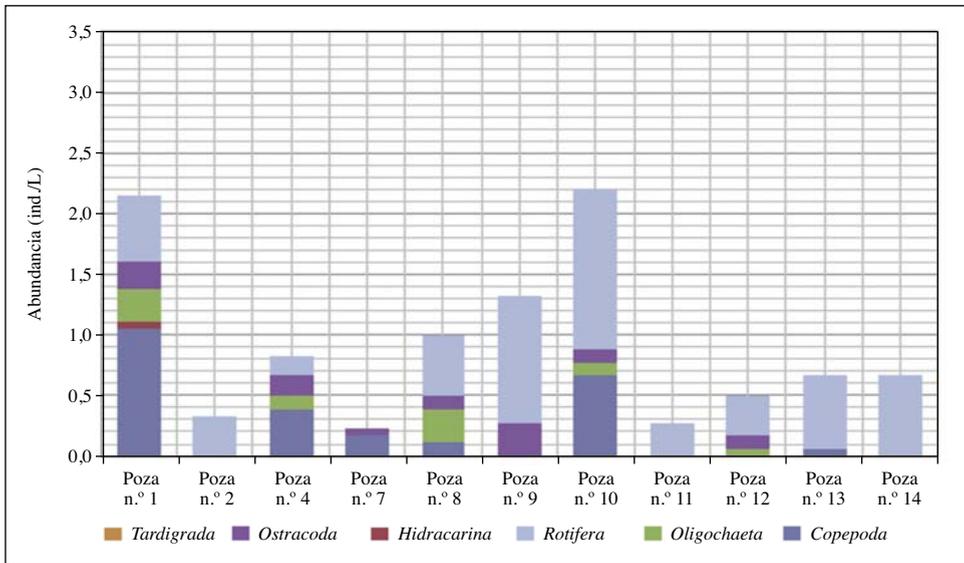


Fig. 6. Abundancia (ind./L) de taxones zooplanctónicos determinados en el segundo muestreo (septiembre de 2016).

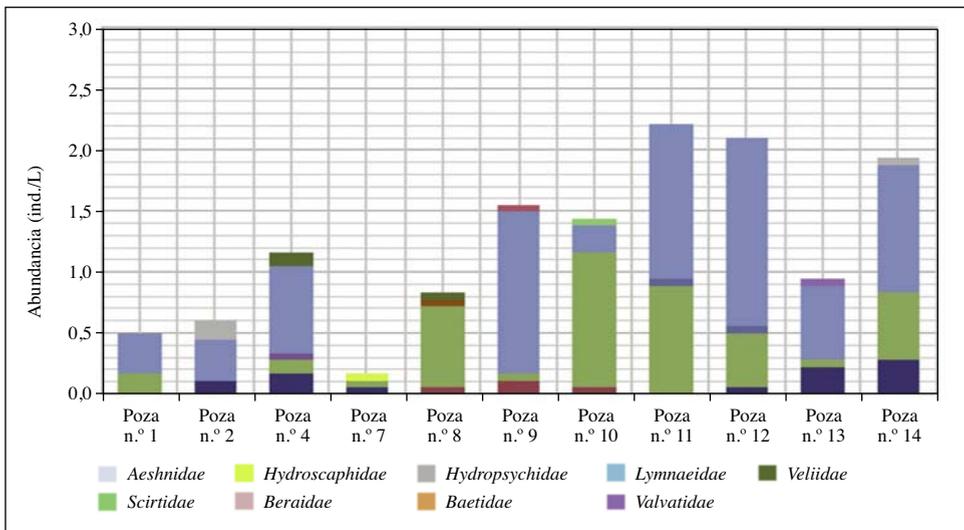


Fig. 7. Abundancia (ind./L) de la comunidad de macroinvertebrados, compuesta por los órdenes *Hydracarina*, *Oligochaeta*, *Diptera* (*Culicidae*, *Limoniidae*, *Psychodidae*, *Stratiomyidae*, *Chironomidae*), *Hemiptera* (*Veliidae*), *Mollusca* (*Lymnaeidae*), *Ephemeroptera* (*Baetidae*), *Trichoptera* (*Hydropsychidae*, *Hydrosaphidae*), *Coleoptera* (*Scirtidae*) y *Odonata* (*Aeshnidae*), detectada en el primer muestreo (julio de 2016).

Composición de la comunidad de macroinvertebrados

Se detectaron un total de catorce taxones (principalmente familias) en los diferentes puntos del primer muestreo (fig. 7). Destacó la presencia predominante de dípteros en todas las pozas, pues fue el único orden presente en todas ellas, especialmente de las familias *Culicidae* y *Chironomidae*.

Durante el segundo muestreo se mantuvo la dominancia de dípteros en todas las pozas (fig. 8), salvo en la 2, donde no se observaron. En las cuatro pozas finales el número de efemerópteros fue similar al de dípteros, incluso superior en algunos casos. Este fenómeno contrasta con los resultados del muestreo de julio, durante el cual no se encontraron efemerópteros.

Abundancia de *Calotriton asper*

La abundancia y la distribución de *Calotriton asper* difieren a lo largo de la Canal. Durante el primer muestreo se contabilizaron un total de 30 individuos

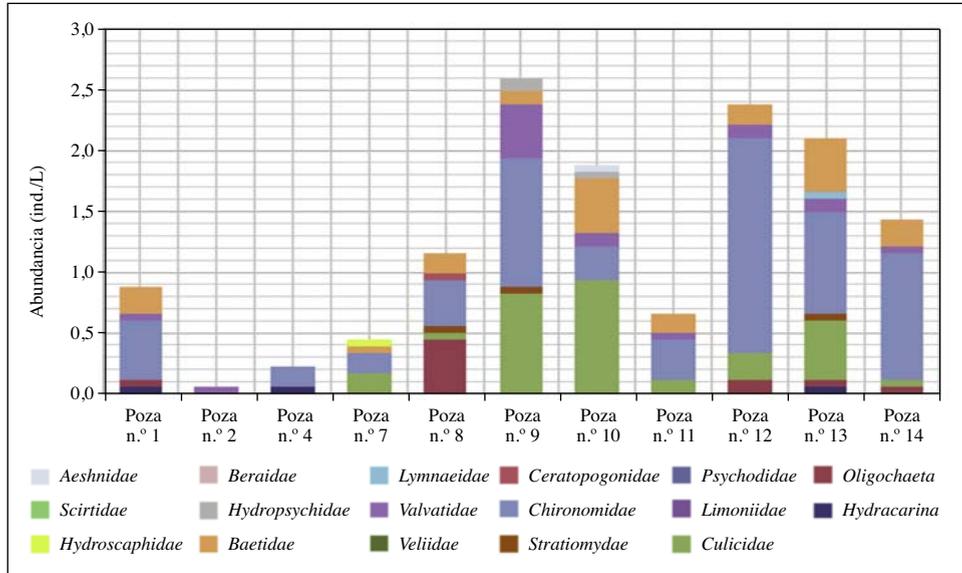


Fig. 8. Abundancia (ind./L) de la comunidad de macroinvertebrados, compuesta por los órdenes *Hydracarina*, *Oligochaeta*, *Diptera* (*Culicidae*, *Limoniidae*, *Psychodidae*, *Stratiomyidae*, *Chironomidae*), *Hemiptera* (*Veliidae*), *Mollusca* (*Lymnaeidae*), *Ephemeroptera* (*Baetidae*), *Trichoptera* (*Hydropsychidae*, *Hydroscaaphidae*), *Coleoptera* (*Scirtidae*) y *Odonata* (*Aeshnidae*), detectada en el segundo muestreo (septiembre de 2016).

en las catorce pozas, y la especie mostró mayor abundancia en las de mayor altitud (11, 12, 13 y 14), destacando especialmente las dos primeras de ese tramo (11 y 12), que acumularon gran parte de los individuos adultos (28 individuos) y 10 en estado larvario de la Canal. En este periodo se detectaron a su vez 2 individuos adultos de forma puntual en la primera poza; 3 en la séptima, donde también se encontraron 2 larvas, y en la décima, 1. En el resto de puntos de muestreo no se hallaron individuos juveniles. Durante el segundo muestreo se detectaron individuos en la mayoría de las pozas, con una distribución más homogénea. Se contabilizaron un total de 46 individuos en las catorce pozas. Solo hubo tres puntos de muestreo sin individuos: las pozas 2, 9 y 10. Se observó un mayor número de individuos agrupados en las pozas intermedias 7 (8 individuos) y 8 (17 individuos). Cabe destacar que los juveniles se encontraron en un punto intermedio (poza 8), con 3 ejemplares, y en dos pozas finales (12 y 14), ambas con 1 individuo en cada una de ellas, sumergidos en el agua junto con el resto de los adultos. Las larvas tuvieron una distribución y una abundancia similares a las de los juveniles.

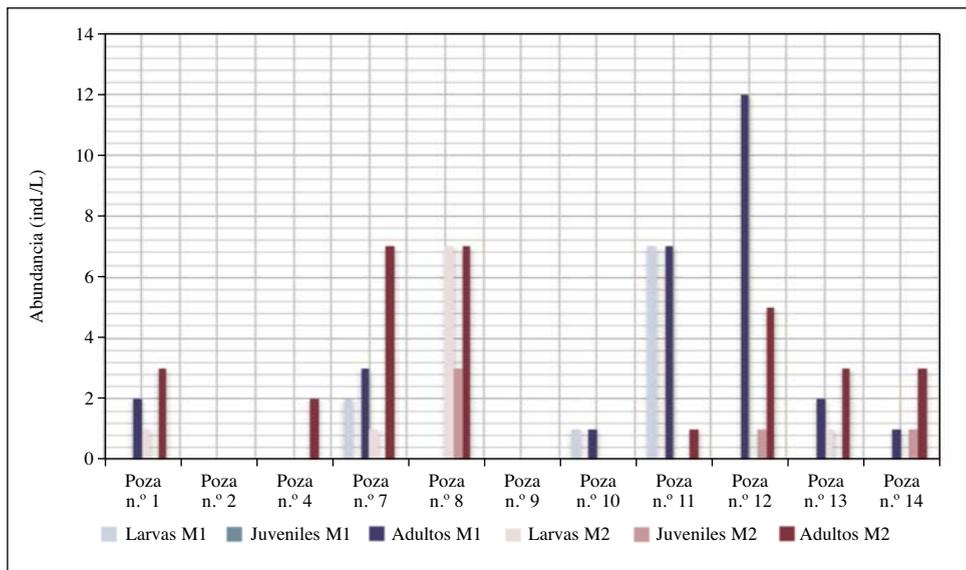


Fig. 9. Sumatorio del número de individuos (ind./poza) de tritón pirenaico en distintos estadios fenológicos en la Canal del Palomo.

M1, muestreo de julio de 2016; M2, muestreo de septiembre de 2016.

Distribución de biomasa en la cadena trófica

Tras transformar la biomasa de todos los organismos de la comunidad a las mismas unidades (g de carbono por poza), se ha podido comparar la distribución de esta variable a lo largo de la cadena trófica de cada una de las pozas. En la figura 10, relativa al primer muestreo, se aprecia una clara dominancia de biomasa de perifiton sobre los otros niveles tróficos. Se trata del productor primario que aporta más biomasa y, además, está en un orden de magnitud por encima de los productores secundarios. Sin embargo, su valor es muy variable y no se puede distinguir un patrón. La primera poza es la que contenía mayor biomasa de perifiton (64 g), mientras que en la poza 4 era de 2,3 g. En el resto de puntos de muestreo la biomasa de perifiton mantuvo unos valores bastante constantes entre 10 y 20 g. En lo que respecta a biomasa fitoplanctónica, los valores obtenidos están muy por debajo del resto de biomazas, pues son de unos pocos microgramos. Por contraposición, la biomasa zooplanctónica es muy superior en la mayoría de los puntos de muestreo la de fitoplancton y macroinvertebrados, tal y como se aprecia en la gráfica, destacando especialmente las pozas 4, 7, 11 y 12. Los análisis de la biomasa

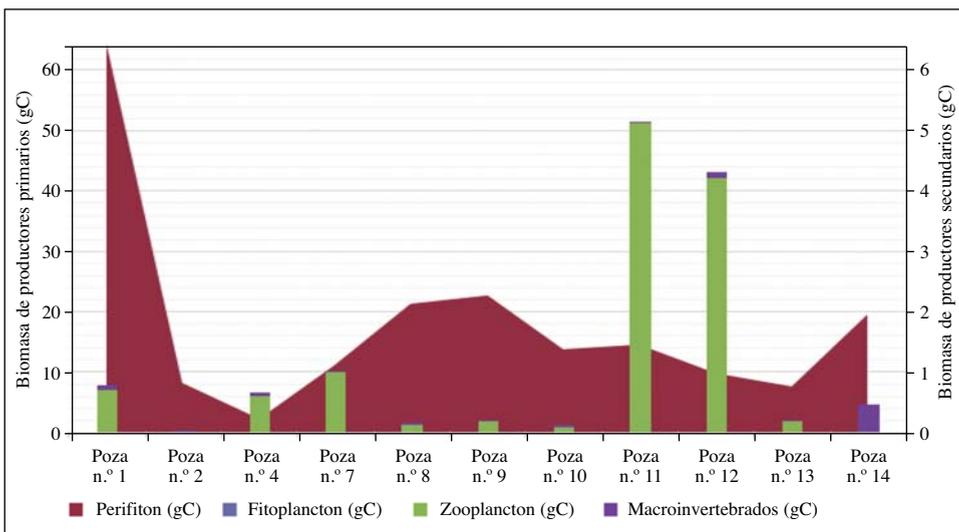


Fig. 10. Biomasa (gC por poza) de los diferentes niveles de cadenas tróficas en cada poza, en la Canal del Palomo durante el primer muestreo (julio de 2016).

relativa a los macroinvertebrados muestran que se mantiene constante a lo largo de la Canal, con valores entre los 0,02 y los 0,05 gC, y destacan las pozas 1, 12 y 14, con valores superiores a la media, que alcanzan en este último caso hasta 0,45 g de biomasa.

Durante el segundo muestreo se aprecia una tendencia similar a la del primero (fig. 11), dada la predominancia de biomasa de perifiton en todos los puntos del muestreo, pero con valores muy inferiores en todas las pozas. En este caso sí se observa un patrón de distribución de la biomasa: son las tres primeras pozas las que tienen más acumulación de biomasa. Respecto a las comunidades planctónicas, el zooplancton obtenido en este muestreo difiere bastante del del primer muestreo, ya que es superior en las pozas iniciales, constante y con valores medios en las pozas intermedias y ve reducida su cantidad en las pozas finales. La biomasa fitoplanctónica en este caso sí que mantiene la tendencia del primer muestreo, con masas muy inferiores al resto. Se observa a su vez que la biomasa de macroinvertebrados fue bastante constante en este segundo muestreo, en el que destacaron la poza 10, con la mayor cantidad obtenida, y las pozas 2, 3 y 11, con los mínimos valores hallados.

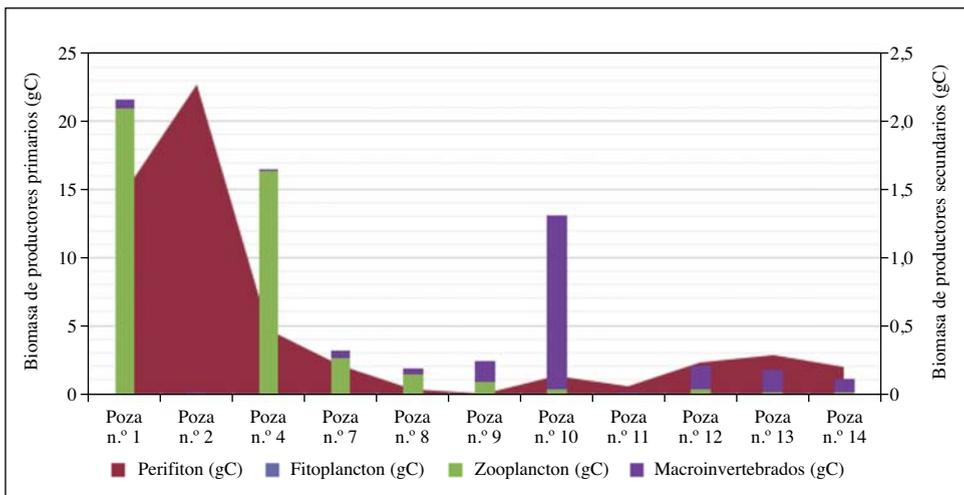


Fig. 11. Biomasa (gC por poza) de los diferentes niveles de cadenas tróficas en cada poza, en la Canal del Palomo durante el segundo muestreo (septiembre de 2016).

DISCUSIÓN

Características meteorológicas

El diagrama ombrotérmico de Gaussen elaborado con los datos meteorológicos facilitados por el SAIH Ebro mostró la ausencia de periodos de sequía dentro del intervalo de años estudiado (1998-2016). Este hecho ha podido ser clave para la supervivencia del tritón pirenaico en un hábitat como el estudiado, donde la disponibilidad de agua depende únicamente del patrón de precipitaciones. De este modo, se pudo comprobar que las sequías producidas dentro de la Canal fueron estacionales y no se prolongaron en exceso, denotando un régimen de precipitación mediterráneo cuyo mínimo pluviométrico aparece en verano, aunque tampoco se trata de un verano extremadamente seco, pues en junio las lluvias son relativamente abundantes, tal y como se ha descrito anteriormente, y en agosto suele verse una recuperación de las mismas (VALLE y ESPONA, 2003). Estas condiciones permiten a la especie sobrevivir en el periodo seco empleando modificaciones etológicas, anatómicas y fisiológicas tales como la adaptación al medio bentónico, la capacidad de enterrarse para conservar la humedad y ser capaces de llevar una vida casi exclusivamente acuática (MONTORI, 1988). Respecto a las temperaturas, las medias anuales se mantuvieron bastante constantes, entre los 14 y 15 °C, favoreciendo así a *Calotriton asper*, ya que se trata de un anfibio acuático que habita preferentemente los torrentes de aguas frías de montaña media-alta con fuerte desnivel cuya agua no supere la temperatura de 15 °C en la vertiente norte del Pirineo y de 16-17 °C en la vertiente sur (CLERGUE-GAZEAU y MARTÍNEZ-RICA, 1978; MONTORI y HERRERO, 2004).

Características físicas de las pozas en la Canal del Palomo

Entre las pozas de mayor volumen (1, 11, 12 y 14; anexo I), la 11 y la 12 parecen ser de especial importancia, ya que se trata de volúmenes de agua que se mantienen más o menos constantes a lo largo del año, incluso en épocas de sequía, y en ellas se detectó la presencia de tritón en todos los muestreos. Cabe la posibilidad de que estas pozas mantengan un porcentaje alto de la población durante todo el año, actuando como hábitat fuente. Desde ellas los tritones podrían dispersarse favorecidos por los torrentes

causados por el agua de las lluvias que baja por la Canal. La confirmación de esta hipótesis requeriría de un estudio poblacional específico, para lo cual debería tenerse también en cuenta la capacidad de *Calotriton asper* de enterrarse bajo el sustrato rocoso para sobrevivir a condiciones adversas (MONTORI y LLORENTE, 2014).

El sustrato de las pozas de la Canal del Palomo es idóneo, al estar formado por grava o piedra sin apenas arenas ni limos. Este tipo de sustrato ha sido resaltado como principal en el hábitat de este anfibio por numerosos autores (CLERGUE-GAZEAU y MARTÍNEZ-RICA, 1978; MONTORI y HERRERO, 2004). El desnivel entre cada poza fue muy marcado, entre los 60° y los 90° de pendiente (anexo I), lo que favorece el desplazamiento de los caudales de agua torrenciales formados por las precipitaciones esporádicamente. La deriva de individuos corriente abajo causada por estas aguas torrenciales se ha descrito como uno de los factores más importantes que pueden modificar la estructura de la población de las comunidades de agua corriente (LANCASTER y HILDREW, 1993). No obstante, los desplazamientos no tienen por qué ser exclusivamente corriente abajo. En el caso de *Calotriton asper*, la migración contracorriente podría ser importante para colonizar nuevos hábitats o para recolonizar hábitats después de inundaciones, tal como ocurre en otros tritones (RODRÍGUEZ-GARCÍA y DIEGO-RASILLA, 2006; ROE y GRAYSON, 2008).

Parámetros fisicoquímicos del agua

Los valores de pH en ambos muestreos se encontraron entre 7,40 y 8,05, salvo en algunos casos puntuales donde el valor fue algo superior, especialmente en el segundo muestreo, posiblemente debido a la producción primaria en dichos puntos. Estos resultados coinciden con estudios realizados en diversos cursos de agua en la sierra de Guara (BUERA y cols., 1997). El incremento del pH en los ecosistemas acuáticos está relacionado con el aumento de la tasa de disolución del sustrato geológico, así como del de la tasa fotosintética (ELOSEGI y SABATER, 2009). Respecto a la conductividad, esta se situó entre los 240 y los 340 $\mu\text{S}/\text{cm}$, inferior a los resultados obtenidos en análisis hidroquímicos realizados en Guara con anterioridad, concretamente en diversos puntos del río Guatizalema, y en la Hoya de Huesca (BUERA y cols., 1997; ZUFIAURRE y cols., 2015).

El oxígeno disuelto en las pozas muestra valores comprendidos entre los 4 y los 8 mg/L en el primer muestreo, salvo algunas excepciones con valores inferiores. Se trata de valores coincidentes con resultados obtenidos en estudios hidroquímicos de aguas del Pirineo cuyos valores, en general, abarcan el mismo intervalo (PUYAL y cols., 1998). Las concentraciones bajas de oxígeno disuelto en el agua se relacionan habitualmente con tasas de respiración elevadas, a causa de la acumulación de materia orgánica muerta (ELO-SEGI y SABATER, 2009). Este es el caso en las pozas de la Canal del Palomo, en algunas de las cuales se acumulaban restos vegetales de la cuenca, pero también restos de organismos animales en descomposición. Por último, los resultados obtenidos respecto a la temperatura muestran homogeneidad a lo largo del tramo estudiado, tanto en el primer muestreo como en el segundo, y concuerdan con la temperatura ambiente en la zona en las épocas de los muestreos.

Índice trófico de las pozas de la Canal del Palomo

La calidad del agua es una de las variables que influyen en la diversidad y en la concentración del perifiton de los ríos y de los arroyos, pero no es la única. La heterogeneidad espacial en cada tramo, en lo que se refiere a diferencias de velocidad, tipo de sustrato, presencia o no de vegetación y radiación incidente, entre otras variables, determinan la evolución de esta comunidad. Las variaciones, tanto estacionales como anuales, de las condiciones ambientales determinan fluctuaciones en las poblaciones de estas algas, cuyo desarrollo depende de la temperatura, la intensidad luminosa, las características hidrodinámicas y fisicoquímicas de las aguas (TOJA, 2008). La concentración de clorofila de las pozas de la Canal del Palomo obtuvo valores de entre 0 y 18 $\mu\text{g}/\text{cm}^2$ para el primer muestreo y 0,017 y 7 $\mu\text{g}/\text{cm}^2$ para el segundo (fig. 2). En el primero, todas las pozas superaron el umbral de la mesotrofia (2 $\mu\text{g}/\text{cm}^2$; DODDS y cols., 1998), excepto la 4 y la 13. Dos de las pozas, la 1 y la 8, resultaron ser eutróficas (> 7 $\mu\text{g}/\text{cm}^2$; DODDS y cols., 1998). En cuanto al segundo muestreo, solo la poza 2 superó el límite de la mesotrofia, el resto resultaron oligotróficas. En las pozas 7, 9, 11 y 14, a pesar de encontrar concentraciones relativamente altas de clorofila *a*, las de oxígeno disuelto en el agua fueron las menores obtenidas, mostrando un balance producción – respiración decantado hacia la vía

heterótrofa. Sin embargo, durante el segundo muestreo, las concentraciones de clorofila *a* obtenidas fueron bastante homogéneas. Este muestreo se produjo a finales de septiembre, periodo en el cual aumenta el número de precipitaciones y la temperatura del agua desciende en algunas pozas hasta en 6 °C. Las condiciones mencionadas anteriormente se tornaron más favorables para la concentración de oxígeno disuelto, ya que a pesar de obtener valores inferiores de clorofila *a* en todas las pozas, excepto la 2 y la 4, la concentración de oxígeno disuelto fue más elevada y homogénea en todas las pozas. Este hecho, a su vez, se vio favorecido por la aparición de escoorrentía puntual en la Canal.

Por otra parte, la absorbancia de los pigmentos carotenoides y licopeno fue elevada en ambos muestreos. El licopeno se encuentra asociado a la presencia de cianobacterias, organismos que son capaces de resistir condiciones extremas de irradiación (HIRSCHBERG y CHAMOVITZ, 1994). De tal manera, las algas del perifiton desarrollan su capacidad de crecer a intensidades de luz bajas y altas, incrementando la concentración de diferentes carotenoides fotoprotectores (FORJÁN y cols., 2007) y otorgándoles las coloraciones pardoamarillentas observadas en las muestras.

Estudio de la comunidad planctónica

Fitoplancton

La composición de la comunidad fitoplanctónica en el primer muestreo está formada fundamentalmente por diatomeas (*Bacillariophyceae*), especialmente de los géneros *Navicula*, *Nitzschia* y *Chroomonas* en la totalidad de las pozas (figs. 3 y 4). Las diatomeas son un taxón cosmopolita del que se conocen multitud de especies; en este caso se detectaron los géneros *Gomphonema*, *Closterium*, *Cymbella*, *Navicula* y *Nitzschia*. Se trata de organismos que viven de manera bentónica asociada a sustratos diversos en aguas generalmente dulces, de calidad buena o intermedia (DÍAZ y cols., 2007). En el caso de las criptofitas, están representadas por el género *Chroomonas* en la totalidad de las pozas. Se trata de un género de algas unicelulares tanto de agua dulce como del medio marino. En los humedales estas algas, que se desarrollan preferentemente en los meses fríos, suelen proliferar dando al agua una coloración pardorrojiza. A muchos taxones se les asocia con lagos

pobres en nutrientes, pero se pueden desarrollar en pequeños cuerpos de agua especialmente enriquecidos con nutrientes. Una característica general es la capacidad de formar quistes de resistencia en condiciones desfavorables (DÍAZ y cols., 2007).

La predominancia de estos dos grandes grupos taxonómicos nos indica que durante el primer muestreo las condiciones ambientales en la Canal del Palomo dieron lugar a ambientes eutróficos en las pozas. Se trata de dos grupos taxonómicos que aprovechan los pulsos de nutrientes gracias a su estrategia de vida *r*, de la que sacan provecho en momentos de avenida, cuando se producen estos pulsos (LÓPEZ-FLORES y cols., 2014). Otros taxones asociados, como *Cosmarium* sp. o *Euglena* sp., encontrados en algunas de las pozas también son propios de aguas efímeras o de aguas estancadas y ríos, tanto de forma planctónica como asociada a diversas superficies; en el caso de *Euglena* sp., se emplea como indicador de eutrofia y contaminación en el agua entre moderada y alta (DÍAZ y cols., 2007).

En el segundo muestreo sucede de igual manera: se observó una predominancia de taxones de las clases *Bacillariophyceae* y *Cryptophyceae* (fig. 16), en este caso con predominancia casi exclusiva en todas las pozas de los géneros *Chroomonas* y *Navicula*, y con una abundancia más reducida. Sin embargo, desapareció casi por completo la presencia de especies características de entornos eutróficos como *Cosmarium* y *Euglena*, que permanecieron únicamente en las pozas 8, 11, 13 y 14, de forma muy reducida. Cabe destacar un gran incremento en la abundancia del género *Scenedesmus* en las pozas 11, 12 y 13, característico este de medios enriquecidos (meso o eutróficos). Se deduce entonces que un cambio en las condiciones ambientales, como el aumento de las precipitaciones, y una reducción de la temperatura favorecen la reducción de la eutrofia a nivel general en la Canal del Palomo, salvo en pozas puntuales donde las condiciones internas de reciclaje propician la acumulación de materia orgánica y nutrientes en el agua.

Zooplancton

El zooplancton identificado durante el primer muestreo sigue el mismo patrón que el fitoplancton (fig. 5). Cuando el nivel trófico es elevado, la densidad fitoplanctónica aumenta y está constituida principalmente por

especies de pequeño tamaño, lo que se traduce a la vez en una comunidad de zooplancton en la que predominan pequeñas tallas (microfiltradores; MARGALEF, 1983). Este hecho se confirma dentro del área de estudio, donde predominaron rotíferos y copépodos, dando lugar a una comunidad zooplanctónica que por sí misma indica eutrofia. Los rotíferos son organismos prácticamente cosmopolitas cuya ecología de la especie y su abundancia pueden ser un índice de eutrofia (DÍAZ y cols., 2007). La clase *Copepoda* constituye un grupo de pequeños crustáceos filtradores que nos acerca también a aspectos como la salinidad, la temperatura, el nivel trófico o la permanencia del agua en los sistemas acuáticos continentales (MARGALEF, 1983). Este taxón puede asumir diferentes papeles ecológicos a medida que va desarrollándose: en estadios larvarios (nauplio) actúan como microfiltradores pasivos, mientras que, a medida que atraviesan los distintos estadios de desarrollo hasta adultos, el tamaño de las partículas que ingieren es mayor y se vuelve selectivo. Cuando son adultos, en el caso de los ciclopoideos que se han detectado en las muestras, pueden incluso actuar como depredadores (MARGALEF, 1983). Este hecho, unido a que la capacidad de movimiento es diferente también en los distintos estadios del copépodo, confiere que una misma especie se caracterice por el uso de distintos nichos ecológicos en el sistema, con el objetivo de evitar la competencia intraespecífica en ambientes con escasez de alimento (DÍAZ y cols., 2007; BRUCET y cols. 2008). Destaca la presencia del *phylum Tardigrada* en el muestreo, ya que se trata de un taxón con una notable resiliencia en condiciones abióticas extremas, incluyendo bajas y altas temperaturas, radiación ionizante, vacío, alta presión y extrema desecación (AGERLIN y cols., 2002).

Durante el segundo muestreo se encontró una predominancia casi exclusiva de rotíferos en todas las pozas, excepto la 7 y la 9 (fig. 6). Este hecho concuerda con la tendencia descrita en el anterior muestreo, salvo que en este caso la población de copépodos se ve reducida en gran medida, tal y como sucedió con la abundancia general de los taxones identificados. Los taxones *Hydracarina* y *Tardigrada* desaparecen por completo en este muestreo, salvo en la poza 1 para el primero. Esta disminución de la abundancia en la comunidad zooplanctónica, así como la desaparición casi completa de algunos de los taxones, se asociaron a un cambio en las condiciones ambientales, principalmente el incremento de la corriente o de la renovación del agua.

Composición de la comunidad de macroinvertebrados

Tal y como se ha comentado en el apartado de resultados, la comunidad de macroinvertebrados analizada durante el primer muestreo mostró una predominancia de dípteros, concretamente de las familias *Culicidae* y *Chironomidae* (fig. 7). Los dípteros acuáticos habitan en más tipos de agua que cualquier otro grupo de insectos y su biología es sumamente diversa (HANSON y cols., 2010). La familia *Culicidae* forma parte del hiponeuston: sus individuos viven justo debajo de la superficie del agua debido a su modo de respiración. Apenas poseen capacidad locomotora, por lo que predominan en ambientes sin corriente de agua y aguas estancadas (HANSON y cols., 2010). En el caso de la familia *Chironomidae*, poseen hábitos bentónicos y utilizan seda para construir refugios y pegarlos al sustrato, que también es empleada como un “hilo de seguridad” para evitar que la larva sea arrasada por la corriente. Se trata de una familia habitual en ambientes eutróficos (TACHET y cols., 2010). Los hábitos biológicos de ambas familias difieren, por tanto, ampliamente en cuanto al nicho ecológico ocupado por cada una. Sin embargo, la predominancia de estos taxones respalda un hecho mencionado anteriormente: el carácter mediterráneo del caudal de los arroyos de montaña en la sierra de Guara. Otros dípteros encontrados en este muestreo son las familias *Stratiomidae*, *Psychodidae*, *Ceratopogonidae* y *Limoniidae*. Estos taxones poseen hábitos bentónicos y se mantienen ocultos bajo el sustrato, o bien semibentónicos y permanecen agarrados a macrófitos y rocas adheridas al sustrato (HANSON y cols., 2010). Destaca la presencia de la familia de hemípteros *Veliidae* en las pozas 4 y 8, que se caracteriza por formar parte del epineuston, al vivir en la fase aérea, sobre la película de aguas tranquilas y estables. Esto concuerda con la amplia abundancia de culícidos y los patrones anteriormente descritos, ya que durante el primer muestreo tuvo lugar un periodo de sequía dentro de la Canal con ausencia de corriente superficial de agua.

Durante el segundo muestreo, sin embargo, encontramos el caso contrario, con una amplia reducción de la abundancia de culícidos en la mayoría de las pozas (fig. 8) y con una distribución pequeña pero homogénea de la familia *Baetidae*. Este tipo de efemerópteros se caracterizan por tener un cuerpo hidrodinámico y un abdomen aplanado para impulsarse y nadar, pudiendo habitar así entornos con corriente de agua. Este hecho, junto con

un incremento en el índice de diversidad en la mayoría de las pozas, concuerda con los anteriores resultados del segundo muestreo, lo que indica una mejora de la calidad de las condiciones ambientales en esa fecha.

Abundancia de Calotriton asper en la Canal del Palomo

El total de individuos detectados durante el primer muestreo fue de 30, mientras que durante el segundo fue de 46. Esta diferencia puede deberse a que el tritón pirenaico posee la capacidad de esconderse bajo las rocas y las piedras y permanecer así indetectable a la vista (MONTORI y cols., 2002). Durante el primer muestreo se pudo apreciar una predominancia en su distribución en las pozas más altas (11, 12, 13 y 14), mientras que en el segundo se observaron individuos en todas las pozas, sin encontrar grandes agrupaciones de estos. El hecho de que durante el primer muestreo se encuentren agrupados los individuos en las pozas finales concuerda con el volumen de agua que estas contienen, ya que son las más voluminosas (anexo 1) y, por tanto, las que más agua mantienen en periodos de sequía. Puede ser que estas pozas conserven gran parte de la población cuando las condiciones ambientales sean desfavorables, permitiendo su posterior dispersión a lo largo de la Canal con la recuperación de la escorrentía al final de este periodo.

Durante el segundo muestreo se identificaron individuos subadultos en las pozas 8, 12 y 14 (fig. 9), que compartían espacio con individuos adultos en el agua, hecho que contrasta con la biología de este estado fenológico descrita (DESPAX, 1923), según la cual los tritones pirenaicos llevan una vida prácticamente terrestre hasta la madurez sexual, momento en el que regresan al agua. DESPAX (1923) y MONTORI (1988) comentan la dificultad de hallar a estos ejemplares en tierra. Sin embargo, en los límites de su distribución existen muchas poblaciones en las que los subadultos llevan una vida prácticamente acuática. Dentro de la mayoría del transecto estudiado encontramos una ausencia de refugio terrestre.

Distribución de biomasa en la cadena trófica

En el ecosistema las transformaciones surgen principalmente de las interacciones tróficas con distintas eficiencias de transferencia de energía,

que expresada en términos de biomasa, fluye con mayor gasto a través de los consumos y se reduce en el biotopo conforme se transfiere en la red trófica (SALCIDO, 2006). Este concepto de circulación de la energía en la cadena se conoce como *diezmo ecológico* y fue introducido por LINDEMAN (1942). Generalmente, se aplica en estudios diversos de ecología, que estiman en un 10 % aproximado la energía que circula desde que se origina con la producción primaria hasta que pasa sucesivamente al siguiente eslabón.

Los resultados obtenidos de biomasa en cada punto de la cadena trófica y el porcentaje de diezmo ecológico que se mantiene en cada punto de la red trófica, desde la producción primaria hasta la biomasa de tritón, muestran que, durante el primer muestreo, en la mayoría de las pozas hay un porcentaje muy inferior al 10 % de paso de producción primaria a producción secundaria, con valores entre 0,32 % y 2,63 %, salvo en las pozas 4, 11 y 12, en las que se multiplican por diez estos valores (anexo II). La media del paso de energía entre el primer y el segundo escalón de la cadena trófica es cercana al 11 %. Esta relación no se mantiene con el porcentaje obtenido del paso de producción secundaria a la biomasa de tritón, ya que este porcentaje sobrepasa el 10 % en todas las pozas con presencia de tritón, con valores entre 68 % y 497 % y un valor medio de 139 %.

Durante el segundo muestreo tampoco se mantiene esta relación para el paso de producción primaria a secundaria, pues sobrepasa en la mayoría de las pozas el 10 % estimatorio, salvo en las pozas más altas (11, 12, 13 y 14). Destaca la poza 2, ya que al no haber prácticamente producción secundaria no hay intercambio de energía con ese nivel trófico. El paso medio de energía desde los productores primarios a los secundarios es del 56 %. El porcentaje de biomasa que se transfiere en la red a la biomasa de tritón continúa con la misma relación que en el primer muestreo, aunque el valor medio es aún mayor (1453 %). Durante la época de sequía gran parte de la producción secundaria se basó en la producción primaria, aunque con gran heterogeneidad entre pozas. En otoño (muestreo 2), el aporte de materia orgánica alóctona asociada a la circulación de agua permitió sostener una biomasa de productores secundarios cinco veces superior a lo esperable. En cuanto al paso de energía al tritón desde la producción secundaria, es insuficiente sobre todo en la época con más caudal (muestreo 2), lo que sugiere que el origen de la alimentación, en este caso, también es principalmente

alóctono. Este hecho manifiesta el carácter generalista de la especie, que es capaz de alimentarse de presas terrestres de deriva, no recogidas por tanto dentro de este estudio, en mayor medida de lo que lo haría en su hábitat óptimo, donde supondría un 8,26 % de su dieta (MONTORI y LLORENTE, 2014). Ejemplo de ello es el hecho de que parte de la alimentación potencial está compuesta por coleópteros y lepidópteros adultos. El carácter aleatorio y variable de este aporte alimenticio alóctono podría suponer que esta población de tritón pirenaico también pase largos periodos de ayuno, al igual que sucede con las poblaciones cavernícolas (CLERGUE-GAZEAU, 1969).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGERLIN, K., D. PERSSON, H. RAMLØV, P. WESTH, R. MØBJERG y N. MØBJERG (2002). *Cyclomorphosis in Tardigrada: adaptation to environmental constraints*. Departamento de Biología, Universidad de Copenhague. Copenhague.
- BRUCET, S., J. COMPTE, D. BOIX, R. LÓPEZ-FLORES y X. D. QUINTANA (2008). Feeding of nauplii, copepodites and adults of *Calanipeda aquaedulcis* (Calanoida) in Mediterranean salt marshes. *Marine Ecology Progress Series*, 355: 183-191.
- BUERA, J., J. A. CUCHÍ y J. A. MANSO (1997). Hidroquímica de las aguas naturales de los sectores occidental y central de la sierra de Guara (Huesca). *Lucas Mallada*, 9: 35-63.
- CLERGUE-GAZEAU, M. (1969). Alimentation de l'*Euprocte* dans les grottes. *Annales de Spéléologie*, 24: 361-364.
- CLERGUE-GAZEAU, M., y J. P. MARTÍNEZ-RICA (1978). Les différents biotopes de l'urodèle pyrénéen, *Euproctus asper*. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 114: 461-471.
- CUCHÍ, J. A., y J. SETRINI (2004). Primera aproximación al cálculo de avenidas en los cañones fluvioikársticos de la sierra de Guara (Huesca, España). *Lucas Mallada*, 11: 93-104.
- CUCHÍ, J. A., J. L. VILLARROEL, R. DOMINGO, L. MONTES y C. OLIVÁN (2013). El edificio tobáceo de Isarre (Santolaria la Mayor, Huesca). *Lucas Mallada*, 15: 85-97.
- DESPAX, R. (1923). *Contribution à l'étude anatomique et biologique des batraciens Urodèles du groupe des Euproctes et spécialement de l'Euprocte des Pyrénées*. Facultad de Ciencias de París. Serie A, n.º 929. Bonnet. Toulouse.
- DÍAZ, J. J., E. PEREA, J. M. MOREIRA, M. GARCÍA, M.^a D. BURGOS y E. GARCÍA (2007). *Atlas de microorganismos planctónicos presentes en los humedales de Andalucía*. Consejería de Medio Ambiente. Junta de Andalucía. Sevilla.
- DÍAZ-PANIAGUA, C., y J. A. MATEO (1999). Geographic variation in body size and life-history traits in Bosca's newt (*Triturus boscai*). *British Herpetological Society: Herpetological Journal*, 9: 21-27.

- DODDS, W., J. JONES y F. WELCH (1998). Suggested classification of stream trophic state: Distributions of temperate stream types by chlorophyll, total nitrogen, and phosphorus. *Water Research*, 32: 1455-1462.
- ELOSEGI, A., y S. SABATER (2009). *Conceptos y técnicas en ecología fluvial*. Fundación BBVA. Bilbao. 444 pp.
- FORJÁN, E., I. GARBAYO, C. CASAL y C. VÍLCHEZ (2007). *Enhancement of carotenoid production in Nannochloropsis by phosphate and sulphur limitation*. Department of Chemistry and Material Sciences. Universidad de Huelva. Huelva.
- HANSON, P., M. SPRINGER y A. RAMÍREZ (2010). Introducción a los grupos de macroinvertebrados acuáticos. *Revista de Biología Tropical*, 58: 3-37. Universidad de Costa Rica.
- HIRSCHBERG, J., y D. CHAMOVITZ (1994). Carotenoids in Cyanobacteria. En *The Molecular Biology of Cyanobacteria*: 559-579. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht.
- LANCASTER, J., y A. G. HILDREW (1993). Flow Refugia and the Microdistribution of Lotic Macroinvertebrates. *Journal of the North American Benthological Society*, 12: 385-393.
- LINDEMAN, R. L. (1942). The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, 23: 399-417.
- LÓPEZ-FLORES, R., X. D. QUINTANA, A. M. ROMANÍ, L. BAÑERAS, O. RUIZ-RUEDA, J. COMPTE, A. J. GREEN y J. J. EGOZCUE (2014). A compositional analysis approach to phytoplankton composition in coastal Mediterranean wetlands: Influence of salinity and nutrient availability. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 136: 72-81.
- MARGALEF, R. (1983). *Limnología*. Omega. Barcelona.
- MELÉNDEZ-MARTÍNEZ, A. J., G. BRITTON, I. VICARIO y F. HEREDIA (2007). Relationship between the colour and the chemical structure of carotenoid pigments. *Food Chemistry*, 101: 1145-1150.
- MIDDLETON, E., J. HERMAN, E. CELARIER, J. WILKINSON, C. CAREY y R. RUSIN (2001). Evaluating ultraviolet radiation exposure with satellite data at sites of amphibian declines in Central and South America. *Conservation Biology*, 15: 914-929.
- MONTORI, A. (1988). *Estudio sobre la biología y ecología del tritón pirenaico Euproctus asper (Dugès, 1852) en La Cerdanya*. Tesis doctoral. Universidad de Barcelona.
- MONTORI, A. (1992). Alimentación de las larvas de tritón pirenaico, *Euproctus asper*, en el Prepirineo de la Cerdaña, España. *Amphibia-Reptilia*, 13: 157-167.
- MONTORI, A., y P. HERRERO (2004). *Caudata*. En M. A. García-París, P. Montori y P. Herrero (eds.), *Amphibia, Lissamphibia*. Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid.
- MONTORI, A., y G. A. LLORENTE (2014). Tritón pirenaico – *Calotriton asper*. *Enciclopedia virtual de los vertebrados españoles*. Museo Nacional de Ciencias Naturales. Madrid.
- MONTORI, A., G. LLORENTE, X. SANTOS y M. CARRETERO (2002). *Euproctus asper* (Dugès, 1852). Tritón pirenaico. En J. M. Pleguezuelos, R. Márquez y M. Lizana (eds.), *Atlas y libro rojo de los anfibios y reptiles de España*: 48-50. Dirección General de la Conservación de la Naturaleza / Asociación Herpetológica Española. Madrid.

- OSCOZ, J., D. GALICIA y R. MIRANDA (2011). *Clave dicotómica para la identificación de macroinvertebrados en la cuenca del Ebro*. Confederación Hidrográfica del Ebro. Zaragoza.
- PARRA-OLEA, G., E. MARTÍNEZ-MEYER y G. PÉREZ-PONCE DE LEÓN (2005). Forecasting climate change effects on salamander distribution in central México highlands. *Biotropica*, 37: 202-208.
- PLEGUEZUELOS, J. M., R. MÁRQUEZ y M. LIZANA (2002). *Atlas y libro rojo de los anfibios y reptiles de España*. Dirección General de la Conservación de la Naturaleza / Asociación Herpetológica Española. Madrid.
- PUYAL, M. Á., J. A. CUCHÍ y J. A. MANSO (1998). Hidroquímica de aguas naturales del Pirineo altoaragonés. *Lucas Mallada*, 10: 173-187.
- RODRÍGUEZ-GARCÍA, L., y F. J. DIEGO-RASILLA (2006). Use of a magnetic compass for Y-axis orientation in premetamorphic newts (*Triturus boscai*). *Journal of Ethology*, 24: 111-116.
- ROE, A. W., y K. L. GRAYSON (2008). Terrestrial movements and habitat use of juvenile and emigrating adult Eastern red-spotted newts *Notophthalmus viridescens*. *Journal of Herpetology*, 42: 22-30.
- SÁ, R. O. de (2005). Crisis global de biodiversidad: importancia de la diversidad genética y la extinción de anfibios. *Agrociencia*, 9: 513-522.
- SALAMERO, E. (2009). *Guía de barrancos de la sierra de Guara: sierras de piedra y agua*. Camping Mascúin. Huesca. 340 pp.
- SALCIDO, L. A. (2006). *Estructura y flujos de biomasa en un ecosistema bentónico explotado en el sur de Sinaloa, México*. Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. La Paz.
- SERRA-COBO, J., T. MARQUÈS-BONET y J. MARTÍNEZ-RICA (2000). Ecological segregation between *Rana pyrenaica* and *Rana temporaria* and differential predation of *Euproctus asper* on their tadpoles. *Netherlands Journal of Zoology*, 50: 65-73.
- SMOK, L. (1980). Relationships between body size and biomass of aquatic insects. *Freshwater Biology*, 10: 375-383.
- STALLARD, R. F. (2001). Possible environmental factors underlying amphibian decline eastern Puerto Rico: analysis of U. S. government data archives. *Conservation Biology*, 15: 943-953.
- STREBLE, H., y D. KRAUTER (1987). *Atlas de los microorganismos de agua dulce: la vida de una gota de agua*. Omega. Barcelona. 372 pp.
- SUN, J., y D. LIU (2003). Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. *Journal of Plancton Research*, 25: 1331-1346.
- TACHET, H., P. USSEGLIO-POLATERA, P. RICHOUX y M. BOURNAUD (2010). *Invertébrés d'eau douce: systématique, biologie, écologie*. CNRS. París.
- TOJA, J. (2008). *Efecto del accidente minero en el perifiton del río Guadiamar: las algas bentónicas como indicadoras de la calidad del agua*. Consejería de Medio Ambiente. Junta de Andalucía. Sevilla.

- TOMAS, C. R. (1997). *Identifying marine phytoplankton*. Academic Press. St. Petersburg (Florida). 858 pp.
- UTERMÖHL, H. (1958). Zur vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Mitt International Ver Limnology*, 9: 1-38.
- VALIENTE-BANUET, A., M. A. AIZEN, J. M. ALCÁNTARA, J. ARROYO, A. COCUCCI, M. GALETTI, M. B. GARCÍA, D. GARCÍA, J. M. GÓMEZ, P. JORDANO, R. MEDEL, L. NAVARRO, J. R. OBE-SO, R. OVIEDO, N. RAMÍREZ, P. J. REY, A. TRAVESET, M. VERDÚ y R. ZAMORA (2015). Beyond species loss: The extinction of ecological interactions in a changing world. *Functional Ecology*, 29: 299-307.
- VALLE, M. del, y J. ESPONA (2003). *Análisis territorial del Parque de la Sierra y Cañones de Guara y su entorno*. Consejo de Protección de la Naturaleza de Aragón. Zaragoza.
- VREDENBURG, V. T. (2004). Reversing introduced species effects: Experimental removal of introduced fishes leads to rapid recovery of a declining frog. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101: 7646-7650.
- WATKINS, J., L. RUDSTAM y K. HOLECK (2011). *Length-weight regressions for zooplankton biomass calculations: A review and a suggestion for standard equations*. Universidad de Cornell.
- ZUFIAURRE, R., L. TRABA y J. A. CUCHÍ (2015). Caracterización hidroquímica de las aguas en la Hoya de Huesca. *Lucas Mallada*, 17: 17-44.

<i>N.º de poza</i>	<i>Largo (m)</i>	<i>Ancho (m)</i>	<i>Profundidad (m)</i>	<i>Composición del lecho</i>	<i>Distancia (m)</i>	<i>Pendiente media (°)</i>	<i>Volumen (m³)</i>
Entrada	0,00	0,00	0,00	N/A	29,10	52	–
1	3,20	2,40	0,72	Grava 100 %	1,00	90	1,448
2	1,50	0,50	0,60	Sin sustrato, 100 % piedra desnuda	8,24	55	0,118
3	2,20	1,50	1,00	30 % grava, 70 % piedra desnuda	4,50	90	0,864
4	1,93	1,80	0,80	30 % grava, 55 % piedra, 15 % ramas	5,00	90	0,728
5	1,00	0,50	1,20	60 % grava	19,05	80	0,157
6	1,25	0,78	1,60	30 % grava, 70 % roca	7,50	58	0,408
7	1,37	2,22	1,00	80 % grava, 10 % fango, 10 % ramas	4,20	70	0,796
8	1,20	0,80	1,00	100 % grava	1,70	50	0,251
8.1	0,20	0,30	0,20	100 % grava	6,40	60	0,003
9	1,90	1,70	0,40	100 % grava	3,70	70	0,338
10	0,90	0,60	0,20	100 % grava	5,90	90	0,028
10.1	1,00	1,23	1,60	100 % grava intermedia	3,80	70	0,644
11	2,15	1,15	1,40	90 % piedras, 10 % grava	4,60	70	0,906
12	2,12	2,12	0,80	50 % grava, 50 % roca	1,50	0	0,941
13	2,40	1,60	0,60	80 % grava y arena, 10 % MO, 10 % piedra	11,70	58	0,603
14	2,70	1,90	0,80	100 % grava	10,30	90	1,074
15	2,50	3,60	1,20	70 % grava, 30 % roca	5,00	90	2,827
16	1,60	1,80	0,60	100 % grava	–	–	0,452

Anexo 1. Características físicas de las pozas en la Canal del Palomo.

<i>Muestreo</i>	<i>Poza</i>	<i>Producción primaria (PP, g)</i>	<i>PP-PS (%)</i>	<i>Producción secundaria (PS, g)</i>	<i>PS-BT (%)</i>	<i>Biomasa tritón (BT, g)</i>
1	1	64,21	1,22	0,78	128,73	1,01
1	2	8,13	0,32	0,03	0,00	0,00
1	4	2,31	28,68	0,66	0,00	0,00
1	7	11,16	9,04	1,01	149,62	1,51
1	8	21,38	0,77	0,16	0,00	0,00
1	9	22,61	0,90	0,20	0,00	0,00
1	10	13,68	0,85	0,12	432,42	0,50
1	11	14,51	35,41	5,14	68,57	3,52
1	12	9,79	44,01	4,31	140,11	6,04
1	13	7,70	2,63	0,20	497,71	1,01
1	14	19,44	2,38	0,46	108,68	0,50
<i>Media de muestreo 1</i>		<i>17,72</i>	<i>11,47</i>	<i>1,19</i>	<i>138,71</i>	<i>1,28</i>
2	1	14,88	14,56	2,17	69,70	1,51
2	2	22,73	0,00	0,00	0,00	0,00
2	4	4,72	34,78	1,64	61,26	1,01
2	7	2,09	14,91	0,31	1131,30	3,52
2	8	0,37	48,26	0,18	1948,60	3,52
2	9	0,07	337,11	0,24	0,00	0,00
2	10	1,28	102,08	1,31	0,00	0,00
2	11	0,57	0,95	0,01	9228,98	0,50
2	12	2,29	8,90	0,20	1235,10	2,52
2	13	2,81	6,23	0,18	860,96	1,51
2	14	1,96	5,31	0,10	1454,31	1,51
<i>Media de muestreo 2</i>		<i>4,89</i>	<i>52,10</i>	<i>0,58</i>	<i>1453,66</i>	<i>1,42</i>

Anexo II. Biomosas en la cadena trófica en la Canal del Palomo.