

IMPORTANCIA Y CALIDAD NUTRITIVA DE LAS PRESAS TERRESTRES EN LA ALIMENTACIÓN DEL SALVELINO, *SALVELINUS FONTINALIS* (MITCHILL, 1814)

SÁNCHEZ HERNÁNDEZ, Javier¹, COBO GRADÍN, Fernando¹
Universidad de Santiago de Compostela
Estación de Hidrobiología «Encoro do Con»

RESUMEN

Se describe la alimentación del salvelino, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill, 1814), en cinco lagunas de origen glaciar de la sierra de Gredos (España), durante el periodo estival. Se han analizado 49 estómagos en los que se identificaron 10.709 presas. Los salvelinos ingieren una dieta abundante e hipercalórica en la que las presas dominantes fueron los *Nabidae* (Heteroptera), los *Formicidae* (Hymenoptera) y los adultos de *Chironomidae* (Diptera). El porcentaje de alimento consumido en superficie aumenta con la edad y las presas terrestres aportan, con el 83,53 %, la mayor parte de la energía. Los salvelinos muestran

¹ Queremos expresar nuestro agradecimiento a los compañeros Ricardo Sánchez Grande, Emilio Álvarez Álvarez y María del Carmen Cobo Llovo, que nos ayudaron a capturar el material durante las campañas de muestreo y al Dr. Carlos Otero (Departamento de Zooloxía e Antropoloxía Física, USC) por su asesoramiento en la identificación de los Coleópteros de los contenidos estomacales. Gracias también a Félix López Moyano (Junta de Castilla y León) por habernos facilitado la tramitación de los permisos oportunos para la captura del material.

Parte de este trabajo se realizó en los laboratorios de la Estación de Hidrobiología de la USC «Encoro do Con» de Vilagarcía de Arousa, y con el apoyo del proyecto CGL2005-03644 del Ministerio de Educación y Ciencia, Dirección General de Investigación.

una elevada estabilidad alimentaria en función del análisis inmediato de la dieta, que está compuesta por el 51,50 % de proteínas, el 22,78 % de extracto libre de nitrógeno, el 19,16 % de lípidos y el 6,55 % de fibra.

Palabras clave: *Salvelinus fontinalis*, Salmónidos, alimentación, presas terrestres, España.

ABSTRACT

The feeding of the brook charr, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill, 1814), was studied during the summer in five lagoons of glacier origin at Gredos Mountains (Spain). A total of 49 stomachs were analyzed, and 10.709 preys were obtained. The brook charr ingest an abundant and hypercaloric diet in which *Nabiidae* (Heteroptera), *Formicidae* (Hymenoptera) and adults of *Chironomidae* (Diptera) were dominant. The food consumed at the surface increase with the age and the terrestrial component provides the 83,53 % of energy intake. The diet was composed by 51,50 % of proteins, 22,78 % of free nitrogen extract, 19,16 % of lipids and 6,55 % of fiber. The food intakes of the brook charr present a high feeding stability based on their immediate contents.

Key words: *Salvelinus fontinalis*, Salmonid, feeding, terrestrial prey, Spain.

1. INTRODUCCIÓN

El salvelino, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill, 1814), fue introducido en Europa procedente de Norteamérica entre 1878 y 1884. La introducción en las Cinco Lagunas de la sierra de Gredos (Ávila) se realizó en la década de los 40 del siglo XX (Toro y Granados, 2001).

La fuente de energía principal para los salvelinos son los invertebrados acuáticos (Magnan y Fitzgerald, 1984; Tremblay y Magnan, 1991; Magnan y Stevens, 1993; Bourke et ál., 1999; Cavalli et ál., 1997; Klemetsen et ál., 2003), sin embargo los estudios más recientes indican que los invertebrados terrestres pueden tener un papel dominante como fuente de energía en los Salmónidos (Dussart, 1952; Brun et ál., 1983; Nakano et ál., 1999; Kawaguchi y Nakano, 2001; Gregersen et ál., 2006; Sotiropoulos et ál., 2006; Utz y Hartman, 2007); de hecho Edwards y Huryn (1995) sugieren que el consumo de presas terrestres puede ayudar a comprender la paradoja de Allen (Allen, 1951), según la cual la producción del bentos por sí misma es incapaz de sostener la producción total de peces.

La abundancia de las presas aéreas en los contenidos estomacales de Salmónidos es muy variable, oscilando normalmente entre el 15 y el 28 % (Nielsen, 1992), pero en muchos casos los porcentajes son superiores al 50 % (Hunt, 1975; Kawaguchi y Nakano, 2001), y pueden llegar a alcanzar valores del 90 %, cuando además de presas terrestres propiamente dichas, también se incluyen los estadios adultos voladores de los macroinvertebrados (Nelly-Quinn y Braceen, 1990).

Los datos más actualizados sobre los peces de la sierra de Gredos proceden de Elvira y Gisbert (1998), Almodóvar y Elvira (2000), Toro y Granados (2001) y Lizana y Ciudad (2002). Aunque no existen estudios detallados sobre la alimentación del salvelino en el Sistema Central, Toro y Granados (2001) afirman que el salvelino se alimenta de invertebrados bentónicos, mientras que Granados et ál. (2006) discuten el impacto que ejerce el salvelino sobre la comunidad bentónica, lo que ha llegado a plantear la oportunidad de su erradicación en otros sistemas lagunares del Sistema Central.

Los estudios acerca del uso de los recursos alimentarios en poblaciones silvestres de Salmónidos españoles son aún escasos y se centran especialmente en el tipo, en la cantidad de alimento y en la actividad alimentaria, pero casi ninguno de ellos se ocupa del valor nutritivo del recurso. Sobre este último aspecto la rareza de estudios se produce a nivel mundial, a pesar de que la calidad nutritiva del alimento es determinante en la explicación de fenómenos como el comportamiento territorial y social, los ritmos de actividad y estrategias migradoras, el crecimiento y la fecundidad.

2. METODOLOGÍA

Las lagunas que alimentan a la garganta del Pinar, en la sierra de Gredos de Ávila (Vid. Fig. 1) son de origen glaciario, están linealmente comunicadas y se caracterizan por ser oligotróficas y de diferente morfometría. Por orden de altitud se denominan: Bajera (9.599 m², 2.100 m s.n.m.), Brincalobitos (981 m², 2.100 m s.n.m.), Mediana (3.240 m², 2.130 m s.n.m.), Galana (15.251 m², 2.135 m s.n.m.) y Cimera (44.900 m², 2.140 m s.n.m.). La ictiofauna de estas lagunas está representada únicamente por *Salvelinus fontinalis* (Toro y Granados, 2001).

Ante las dificultades de acceso a las lagunas con un equipo de muestreo pesado, se optó por la captura de los ejemplares mediante la pesca con caña. Así, entre los días 7 y 8 de julio del 2006 se obtuvo una muestra de 49 ejemplares, 24 hembras y 25 machos (13 en la laguna Bajera, 10 en la laguna Brincalobitos, 1 en la laguna Mediana, 14 en la laguna Galana y 11 en la

laguna Címera). Los salvelinos fueron capturados durante todo el día y no se encontró ningún individuo con el estómago vacío.

Se registraron como datos biométricos el peso fresco y la longitud furcal, y además se determinó el sexo. Los ejemplares fueron diseccionados y las vísceras, previamente etiquetadas, se guardaron en bolsas de polietileno y se conservaron temporalmente en los neveros naturales, hasta su posterior congelación a -30°C en el laboratorio.

La ración teórica de mantenimiento (D_{main} , mg peso seco / día) o ración requerida para el metabolismo ha sido calculada, de manera aproximada, a partir de la ecuación obtenida por Elliott (1975) para la trucha común (*Salmo trutta*).

La composición inmediata de la dieta se determinó, en todos los ejemplares, en función de las presas identificadas. Los coeficientes para el cálculo de la energía, las proteínas, los lípidos, la fibra y el extracto libre de nitrógeno se obtuvieron de la bibliografía (véase French et ál., 1957; Cummins & Wuycheck, 1971; Ohtsuka et ál., 1984; Cherikoff et ál., 1985; Dufour, 1987; Bergeron et ál., 1988; Robel et ál., 1995; Kumar, 1996; Cobo et ál., 1999; Mera et ál., 1999; Riccardi & Mangoni, 1999; Cobo et ál., 2000; Meier et ál., 2000). Con los resultados obtenidos, se calculó la relación E/P (energía/proteína) sobre la base de la energía digestible. Se trata de un índice de calidad de la dieta, resultado del cociente entre el contenido energético del alimento, expresado en kJ/g, y el porcentaje de proteína bruta en dicho alimento.

Para determinar la edad de los individuos se emplearon dos métodos: la lectura de escamas y el método de Petersen basado en el análisis de las frecuencias de las longitudes de los individuos.

En el laboratorio el contenido estomacal de cada individuo se monto en preparaciones semipermanentes de gel de glicerina. Las presas se separaron en tres grandes grupos: invertebrados acuáticos (incluye larvas y adultos del bento, zooplankton e imagos pelágicos y neustónicos), imagos acuáticos voladores (adultos aéreos de insectos acuáticos), e invertebrados terrestres; y se identificaron, siempre que fue posible, hasta el nivel de familia.

Para el conjunto de estómagos se determinó el número de ítems (S) o variedad de la dieta, la frecuencia de ocurrencia de cada tipo de presa (porcentaje de estómagos donde aparece cada tipo concreto), la abundancia relativa (P_i) de cada tipo de presa (porcentaje respecto al número total de presas) y la relación de presas terrestres (porcentaje de presas aéreas respecto al número de presas totales).

Para el análisis estadístico de los datos se utilizó el paquete estadístico SPSS (*Statistical Package for the Social Sciences*, versión 13.0). Se realizaron análisis de varianza para comparar las medias de las variables, aceptando que todas estas pruebas eran estadísticamente significativas siempre que la probabilidad asociada resultara ser menor que 0,05.

3. RESULTADOS

3.1. Descripción de la dieta

En el cuadro 1 se incluye información relativa a la biometría de los salvelinos capturados. En los 49 estómagos analizados se identificaron 10.709 presas agrupadas en 63 ítems (Vid. Cuadro. 2). El número medio de presas consumidas fue $218,5 \pm 23,4$ y el número medio de ítems por ejemplar fue $20,1 \pm 0,9$; además el número de presas aumenta con el número de ítems ($r = 0,438$; $p = 0,02$).

En términos de abundancia, las presas más importantes fueron los *Nabidae* (Heteroptera) con una abundancia del 25,54 %, seguidos de los *Formicidae* (Hymenoptera) con un 18,50 % y de los adultos de *Chironomidae* (Diptera), con una abundancia del 11,02 %. Estas abundancias varían ligeramente con la edad, de manera que las cohortes 1+ y 2+ prefieren consumir *Nabidae* con abundancias del 17,92 % y del 28,30 %, respectivamente, mientras que en la cohorte 3+ los *Formicidae* alcanzan una abundancia del 45,60 %. En el cuadro 3 se incluye información relativa a la composición faunística de la dieta los salvelinos.

Las presas con una mayor frecuencia de ocurrencia fueron los *Formicidae*, que es el único ítem que está en todos los estómagos analizados, seguido de los *Chironomidae* adultos que presentan una frecuencia de ocurrencia del 89,80 %. En los estómagos se han encontrado restos que no proporcionan ningún aporte energético, como son las exuvias de Tricóptero (presentes en 27 salvelinos), los fragmentos minerales (presentes en 12 individuos) y los restos vegetales (presentes en 15 ejemplares). Además 10 individuos presentaron huevos de insectos que no fueron identificados. No se han encontrado individuos ictiófagos y la dieta está constituida mayoritariamente por presas exógenas a las lagunas (Vid. Cuadro 4).

La cohorte que presenta la relación más equilibrada entre las presas aéreas y las acuáticas es la 1+, con un 68,53 % y 31,47 % respectivamente. La clase de edad 2+ presenta esta relación a favor de las primeras con un 84 % y la cohorte 3+ muestra una dieta casi exclusivamente formada por presas aéreas, alcanzando el 97 %.

(Vid. Cuadro. 5). La relación media de este tipo de presa es del $77,40\% \pm 3,78$; no obstante el valor máximo alcanzado individualmente es del $99,31\%$.

El porcentaje de alimento en superficie (imágenes acuáticos voladores e invertebrados terrestres) consumido se incrementa con la talla y el peso ($r = 0,377$; $p = 0,008$, $r = 0,345$; $p = 0,015$, respectivamente). El $20,78\%$ del total de las presas consumidas por los salvelinos está compuesto por presas acuáticas y el $79,22\%$ lo constituye el alimento de superficie. Existen diferencias significativas en el porcentaje de presas aéreas consumidas entre las clases de edad ($F = 3,67$; $p = 0,036$) de manera que la clase de edad 3+ es la que consume un mayor porcentaje de presas exógenas (valor medio = $96,88\% \pm 1,21$), pero no hemos encontrado diferencias entre las lagunas ($F = 1,86$; $p = 0,141$) ni entre los sexos ($F = 0,00$; $p = 0,99$), así hemos observado que tanto los machos como las hembras consumen preferentemente presas terrestres (Vid Cuadro 6).

El peso seco medio del contenido estomacal fue $5,97\text{ g} \pm 0,675$. No se apreciaron diferencias entre los sexos ($F = 0,25$; $p = 0,614$), ni entre las clases de edad ($F = 1,64$; $p = 0,203$) ni entre las lagunas ($F = 1,88$; $p = 0,130$). Considerando que la ración teórica media de mantenimiento es de $0,264\text{ g/día} \pm 0,015$, los salvelinos consumen una dieta por encima de la ración de mantenimiento ($t = 8,51$; $p = 0,000$), aunque hemos observado diferencias significativas entre los sexos y entre clases de edad ($F = 5,32$; $p = 0,026$, $F = 54,50$; $p = 0,000$ respectivamente).

3.2. Calidad de la dieta

El contenido en energía, proteínas, lípidos, fibra, extracto libre de nitrógeno y la relación E/P no presentó variaciones significativas entre los sexos ni entre las lagunas. No obstante, hemos encontrado que la proporción de fibra ingerida en la dieta es diferente entre cohortes ($F = 4,30$; $p = 0,019$), así la cantidad de fibra es mayor en la cohorte 1+ y disminuye con la edad (Vid. Cuadro 7). La energía y los lípidos ingeridos en la dieta aumentan con el número de presas terrestres ($r = 0,96$; $p = 0,000$, $r = 0,345$; $p = 0,015$ respectivamente), mientras que las proteínas aumentan con las presas bentónicas ($r = 0,45$; $p = 0,001$) (Vid. Cuadro 8).

En el cuadro 9 se muestra la composición y el valor nutritivo de la dieta de los salvelinos, así la dieta está compuesta por un $51,50\%$ de proteínas, un $22,78\%$ de extracto libre de nitrógeno, un $19,16\%$ de lípidos y un $6,55\%$ de fibra. La similitud media de Bray-Curtis entre los individuos en función de la calidad de la dieta es del $90,65\% \pm 0,166$.

Hemos encontrado que el alimento consumido en superficie es la principal fuente de energía para los salvelinos durante el periodo estival, y el 83,53 % de la energía ingerida proviene de este tipo de presas, que además proporcionan también la mayoría de los componentes de la dieta: 81,92 % de proteínas, 87,5 % de lípidos, 82,17 % de fibra y 83,03 % de extracto libre de nitrógeno.

4. DISCUSIÓN

Aunque en las investigaciones de la dieta de peces se recomiendan los métodos de captura por artes pasivas (redes) o activas (pesca eléctrica), pero están contraindicados los métodos con cebado (natural o artificial) porque podrían sesgar algunos resultados, el objetivo primordial de este trabajo justifica la utilización de esta técnica, pues solamente los ejemplares con presas en el estómago suministran información al respecto. Por otro lado, la biología del salvelino, y no el método de captura empleado, explica la ausencia de ejemplares de la clase de edad 0+ en la muestra, pues estos mayoritariamente se encuentran en los arroyos de comunicación entre lagunas donde la profundidad y la velocidad de la corriente es adecuada para su desarrollo.

Las lagunas glaciares son ecosistemas caracterizados por tener baja productividad, y consecuentemente la cantidad y calidad del alimento disponible juega un importante papel en el crecimiento, reclutamiento y mortalidad de las poblaciones de peces.

Diferentes autores (Dussart, 1952; Brun et ál., 1983; Nakano et ál., 1999; Kawaguchi y Nakano, 2001; Gregersen et ál., 2006; Sotiropoulos et ál., 2006; Utz y Hartman, 2007) han observado que el salvelino puede consumir más presas terrestres que acuáticas. En los lagos de las «Cinco Lagunas» durante el verano, los ítems terrestres son muy importantes en la alimentación del salvelino y el aporte energético que suministran supera al de los invertebrados acuáticos. De esta manera, determinadas presas como los *Nabiidae* y los *Formicidae* muestran un papel importante en el mantenimiento de la población.

La gran cantidad de presas aéreas consumidas respecto a las bentónicas induce a considerar que el salvelino es capaz de utilizar las presas que en cada momento son más accesibles. Un fenómeno similar fue observado por L'Abée-Lund et ál. (1993) al comprobar que los salvelinos seleccionaban las presas epibentónicas en lugar del zooplancton. En las poblaciones de lagos canadienses, las diferencias individuales en los contenidos estomacales fueron interpretadas por Bourke et ál. (1997) por la existencia de una parte de la población especializada en capturar presas en la zona litoral, y otra generalista adaptada a una alimentación pelágica.

Se ha afirmado que la selección del alimento por parte de los peces se realiza principalmente por su valor nutritivo en términos de su contenido proteico y lipidico (Newman, 1991), de acuerdo con estos antecedentes, hemos encontrado que los salvelinos presentan una elevada estabilidad alimentaria en función del contenido en proteínas, en lípidos, en extracto libre de nitrógeno y la energía ingerida, mientras que la fibra consumida disminuye con la edad. Allan (1981) encontró que seleccionan presas grandes, que le proporcionan una mayor energía, pero nunca rechazan o ignoran completamente a las presas pequeñas. Nuestros datos relegan estas conclusiones al campo estrictamente teórico, pues de los contenidos estomacales estudiados se infiere que el número de presas y la energía están correlacionados, y cuando los peces consumen presas poco energéticas compensan el déficit incrementando la tasa de consumo de las mismas (Cho, 1992; Kaushik y Médale, 1994). Hemos encontrado diferencias individuales tanto en el peso seco del contenido estomacal como en la energía ingerida; pero cuando los análisis se agrupan por clases de edad, por sexos o por lagunas, los valores son semejantes.

Como un índice más de la calidad de la dieta se ha calculado la relación E/P (energía/proteína) sobre la base de la energía digestible. En función del valor obtenido, podemos concluir que no existen diferencias en las dietas independientemente de la laguna, del sexo o la edad de los peces. Además hemos observado que cuanto mejor es la calidad de la dieta en función de este índice, es mayor el porcentaje de alimento en superficie contenido en el estómago y la variedad de la dieta.

Es posible que la ingesta de una dieta hipercalórica y abundante, como la aquí descrita, y muy superior a la ración teórica de mantenimiento, esté relacionada con el incremento de reservas ante la reducción de los recursos alimentarios durante el invierno, cuando los lagos permanecen helados.

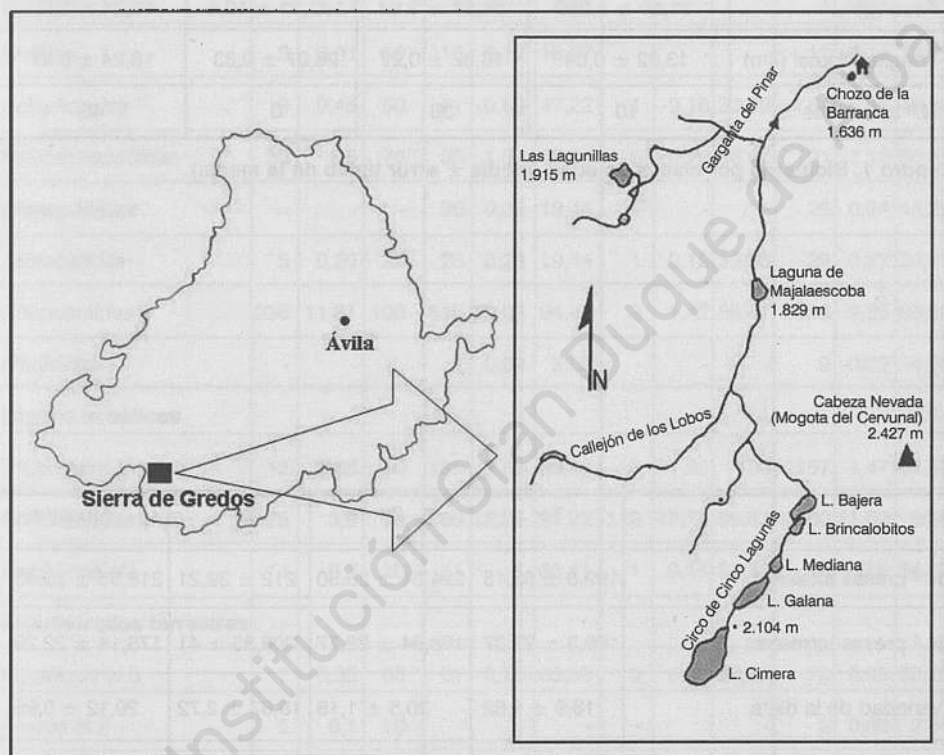


Fig. 1. Localización de las Cinco Lagunas en Ávila (España).

	1+	2+	3+	Muestra
Peso (g)	31,50 ± 5,089	71,67 ± 3,52	182,33 ± 12,6	70,24 ± 5,52
Longitud furcal (cm)	13,82 ± 0,64	18,82 ± 0,27	26,07 ± 0,63	18,24 ± 0,47
N.º individuos	10	36	3	49

Cuadro 1. Biometría por clases de edad (media ± error típico de la media).

	1+	2+	3+	Muestra
N.º presas totales	199,8 ± 53,15	224,31 ± 28,50	212 ± 39,21	218,55 ± 23,43
N.º presas terrestres	106,3 ± 23,37	188,94 ± 28,77	206,33 ± 41	173,14 ± 22,20
Variedad de la dieta	18,9 ± 1,82	20,5 ± 1,19	19,67 ± 2,72	20,12 ± 0,95
Relación presas terrestres (%)	68,53 ± 11,67	78,24 ± 3,92	96,88 ± 1,21	77,4 ± 3,78
Peso seco contenido estomacal (g)	3,37 ± 0,480	6,41 ± 0,873	8,18 ± 1,804	5,97 ± 0,675
Ración teórica de mantenimiento (D _{main} , mg peso seco / día)	0,14 ± 0,029	0,27 ± 0,010	0,54 ± 0,029	0,26 ± 0,015

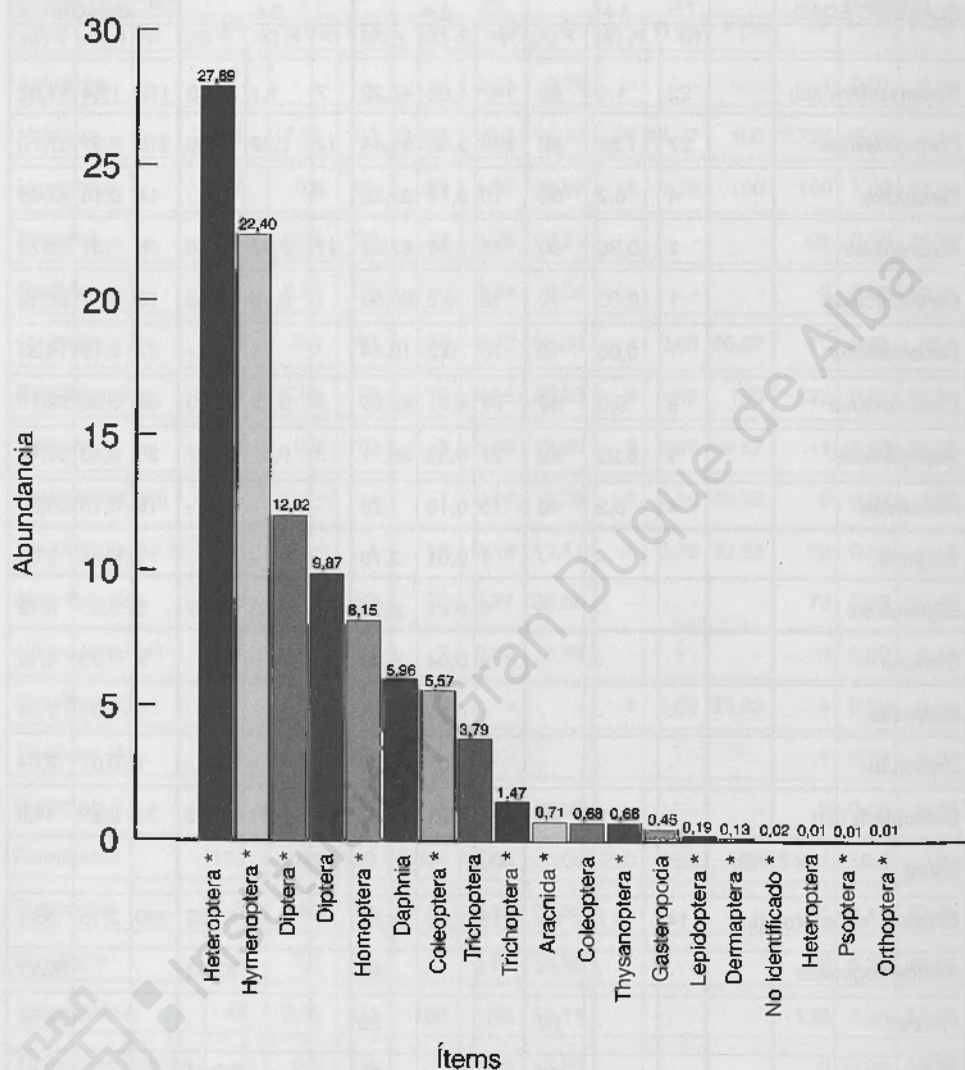
Cuadro 2. Valores medios por cohortes de la dieta (media ± error típico de la media).

CLASE DE EDAD	1+			2+			3+			Muestra		
	Nº	P _i (%)	F (%)	Nº	P _i (%)	F (%)	Nº	P _i (%)	F (%)	Nº	P _i (%)	F (%)
Invertebrados acuáticos												
<i>Ancylidae</i>	-	-	-	48	0,59	22,22	-	-	-	48	0,45	16,33
<i>Daphnia</i>	638	31,93	10	-	-	-	-	-	-	638	5,96	2,04
<i>Gerridae</i>	-	-	-	1	0,01	2,78	-	-	-	1	0,01	2,04
<i>Elmidae</i>	2	2,01	10	10	0,12	16,67	-	-	-	12	0,11	14,29
<i>Helophoridae</i>	9	0,45	50	51	0,63	47,22	1	0,16	33,33	61	0,57	48,98
<i>Polycentropodidae</i>	30	1,5	70	86	1,07	69,44	5	0,79	66,67	121	1,13	30,61
<i>Limnephillidae</i>	-	-	-	26	0,32	19,44	-	-	-	26	0,24	14,29
<i>Leptoceridae</i>	5	0,25	20	23	0,28	19,44	1	0,16	33,33	29	0,27	20,41
<i>Chironomidae</i>	236	11,81	100	810	10,03	94,44	9	1,42	66,67	1.055	9,85	93,88
<i>Empididae</i>	-	-	-	2	0,02	5,56	-	-	-	2	0,02	4,08
Imagos acuáticos												
Trichoptera (A) (s.i)	13	0,65	50	136	1,68	69,44	8	1,26	100	157	1,47	67,35
<i>Chironomidae</i> (A)	78	3,9	70	989	12,25	97,22	113	17,77	66,67	1.180	11,02	89,8
<i>Empididae</i> (A)	14	0,7	30	81	1	36,11	1	0,16	33,33	96	0,9	34,69
Invertebrados terrestres												
Araneidos (s.i)	7	0,35	60	61	0,76	63,89	5	0,79	66,67	73	0,68	63,27
Ácaros (s.i)	2	0,1	10	-	-	-	-	-	-	2	0,02	2,04
Pseudoescorpiones (s.i)	-	-	-	1	0,01	2,78	-	-	-	1	0,01	2,04
Orthoptera (s.i)	-	-	-	1	0,01	2,78	-	-	-	1	0,01	2,04
<i>Forficulidae</i>	1	0,05	10	6	0,07	8,33	7	1,1	100	14	0,13	14,29
Psocoptera (s.i)	-	-	-	1	0,01	2,78	-	-	-	1	0,01	2,04
<i>Cicadellidae</i>	30	1,5	90	201	2,49	86,11	20	3,14	66,67	251	2,34	85,71
<i>Psyllidae</i>	142	7,11	90	478	5,92	83,33	1	0,16	33,33	621	5,8	81,63

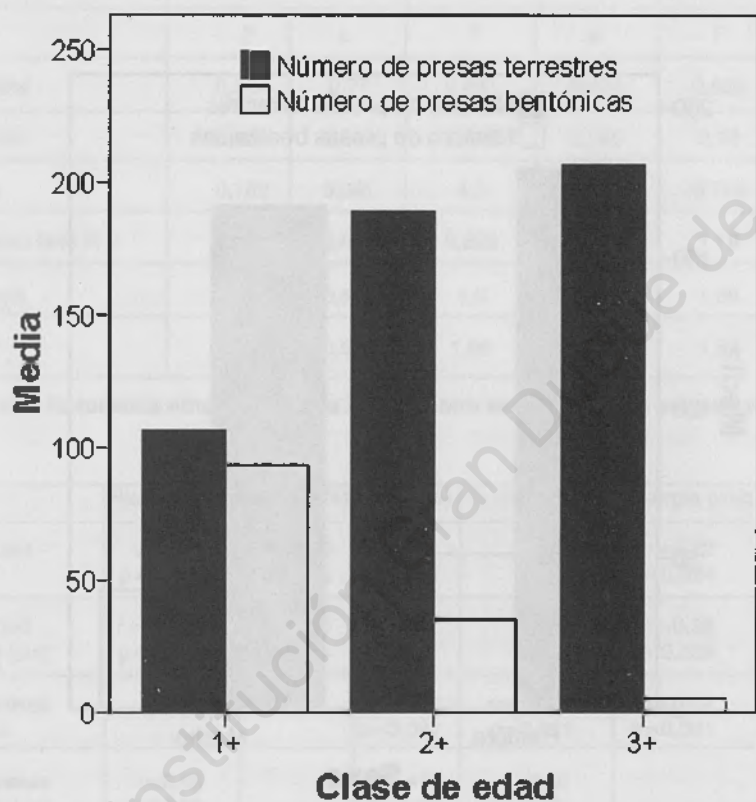
CLASE DE EDAD	1+			2+			3+			Muestra		
	Nº	P _i (%)	F (%)	Nº	P _i (%)	F (%)	Nº	P _i (%)	F (%)	Nº	P _i (%)	F (%)
<i>Aphididae</i>	-	-	-	1	0,01	2,78	-	-	-	1	0,01	2,04
<i>Nabiidae</i>	358	17,92	100	2.285	28,3	94,44	92	14,47	100	2.735	25,54	8,16
<i>Lygaeidae</i>	19	0,9	60	86	1,07	66,67	5	0,79	100	109	1,02	67,35
<i>Tingidae</i>	7	0,35	60	21	0,26	36,11	-	-	-	28	0,26	38,78
<i>Saldidae</i>	3	0,15	30	3	0,04	8,33	-	-	-	6	0,06	12,24
<i>Cydnidae</i>	8	0,4	40	58	0,72	58,33	4	0,63	66,67	70	0,65	55,1
<i>Pentatomidae</i>	1	0,05	10	13	0,16	33,33	9	1,42	100	23	0,21	32,65
<i>Reduviidae</i>	4	0,2	10	7	0,09	13,89	3	0,47	66,67	14	0,13	16,33
Heteroptera (s.i)	-	-	-	1	0,01	2,78	1	0,16	33,33	2	0,02	4,08
Lepidoptera (L) (s.i)	-	-	-	15	0,19	11,11	5	0,79	33,33	20	0,19	10,2
<i>Merothripidae</i>	43	2,15	50	30	0,37	30,56	-	-	-	73	0,68	32,65
<i>Chloropidae</i> (A)	1	0,05	10	2	0,02	5,56	-	-	-	3	0,03	6,12
<i>Sepsidae</i> (L)	-	-	-	-	-	-	4	0,63	33,33	4	0,04	2,04
<i>Tipulidae</i> (A)	1	0,05	10	-	-	-	-	-	-	1	0,01	2,04
Diptera (s.i)	-	-	-	3	0,04	8,33	-	-	-	3	0,03	6,12
<i>Formicidae</i>	187	9,36	100	1.504	18,63	100	290	45,6	100	1.981	18,5	100
<i>Sphecidae</i>	5	0,25	40	15	0,19	30,56	-	-	-	20	0,19	30,61
<i>Cynipidae</i>	12	0,6	40	17	0,21	30,56	-	-	-	29	0,27	30,61
<i>Pteromalidae</i>	43	2,15	80	133	1,65	61,11	-	-	-	176	1,64	61,22
<i>Trichogrammatidae</i>	4	0,2	30	5	0,06	13,89	-	-	-	9	0,08	16,33
<i>Platygasteridae</i>	-	-	-	2	0,02	5,56	-	-	-	2	0,02	4,08
<i>Ichneumonidae</i>	-	-	-	1	0,01	2,78	-	-	-	1	0,01	2,04
<i>Apoidea</i>	-	-	-	1	0,01	2,78	-	-	-	1	0,01	2,04
<i>Chalcidoidea</i>	-	-	-	3	0,04	5,56	-	-	-	3	0,03	4,08

CLASE DE EDAD	1+			2+			3+			Muestra		
	Nº	P _i (%)	F (%)	Nº	P _i (%)	F (%)	Nº	P _i (%)	F (%)	Nº	P _i (%)	F (%)
Hymenoptera (s.i.)	22	1,1	60	147	1,82	47,22	7	1,1	33,33	176	1,64	51,02
<i>Chrysomelidae</i>	27	1,35	80	279	3,46	94,44	12	1,89	100	318	2,97	87,76
<i>Carabidae</i>	4	0,2	30	10	0,12	22,22	-	-	-	14	0,13	22,45
<i>Escarabidae</i>	7	0,35	50	41	0,51	63,89	17	2,67	100	65	0,61	36,73
<i>Cerambycidae</i>	1	0,05	10	16	0,2	30,56	1	0,16	33,33	18	0,17	26,53
<i>Coccinellidae</i>	1	0,05	10	16	0,2	19,44	-	-	-	17	0,16	16,33
<i>Curculionidae</i>	6	0,3	50	57	0,71	63,89	5	0,79	33,33	68	0,63	59,18
<i>Staphylinidae</i>	5	0,25	40	27	0,33	36,11	3	0,47	66,67	35	0,33	38,78
<i>Nitidulidae</i>	4	0,2	40	15	0,19	25	-	-	-	19	0,18	26,53
<i>Trogidae</i>	-	-	-	1	0,01	2,78	-	-	-	1	0,01	2,04
<i>Buprestidae</i>	-	-	-	1	0,01	2,78	4	0,63	66,67	5	0,05	6,12
<i>Cleridae</i>	-	-	-	3	0,04	8,33	-	-	-	3	0,03	6,12
<i>Melyridae</i>	-	-	-	1	0,01	2,78	-	-	-	1	0,01	2,04
<i>Dryopidae</i>	-	-	-	1	0,01	2,78	-	-	-	1	0,01	2,04
Coleoptera (s.i.)	4	0,2	40	25	0,31	47,22	2	0,31	33,33	31	0,29	44,9
Otros												
Exuvias Tricópteros (s.i.)	14	0,7	40	215	2,66	52,78	1	0,16	33,33	230	2,15	55,1
Restos vegetales	-	-	-	-	-	33	-	-	33,33	-	-	30,61
Piedras	-	-	20	-	-	28	-	-	-	-	-	24,49
Huevos (s.i.)	-	-	20	-	-	17	-	-	66,67	-	-	20,41
No identificado	1	0,05	10	1	0,01	2,78	-	-	-	2	0,02	4,08

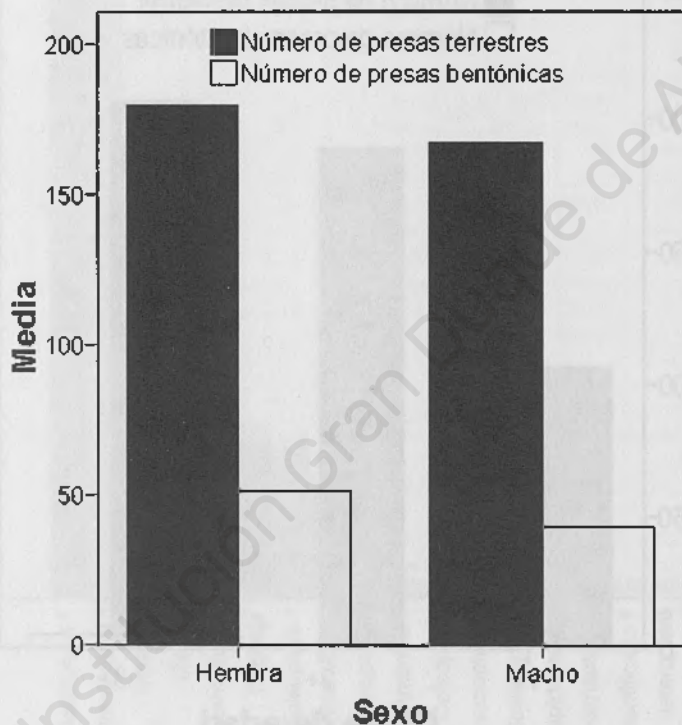
Cuadro 3. Composición de la dieta de las «Cinco Lagunas» según la clase de edad. Sin identificar (s.i.), número de presas (N.º), abundancia relativa (P_i) y frecuencia de ocurrencia (F).



Cuadro 4. Abundancia relativa (%) de los ítems encontrados en los estómagos. * Imagos acuáticos voladores e invertebrados terrestres.



Cuadro 5. Tipos de presas consumidos por los salvelinos en función de la clase de edad.



Cuadro 6. Tipos de presas consumidos por los salvelinos en función del sexo.

	Sexo		Clases de edad		Lagunas	
	F	p	F	p	F	p
Proteína	0,664	0,77	0,851	0,434	0,683	0,307
Lípidos	0,406	0,527	1,745	0,186	2,10	0,096
Fibra	0,782	0,381	4,3	0,019	0,764	0,554
Extracto libre N ₂	2,839	0,099	0,823	0,446	1,18	0,33
Energía	0,302	0,585	1,9	0,161	1,89	0,129
E / P	0,291	0,592	1,98	0,149	1,86	0,133

Cuadro 7. Resultados obtenidos en las ANOVA entre sexos, cohortes y lagunas.

	Proteínas (%)	Lípidos (%)	Fibra (%)	E. libre N ₂ (%)	Energía (kJ/g)	Relación E/P
Peso pez	r=0,32 p=0,025	r=0,418 p=0,003	-	-	r=0,32 p=0,024	r=0,33 p=0,018
Longitud furcal (cm)	r=-0,328 p=0,021	r=0,40 p=0,004	-	-	r=0,36 p=0,009	r=0,38 p=0,007
N.º presas totales	-	-	r=0,38 p=0,007	r=-0,498 p=0,001	r=0,84 p=0,001	r=0,82 p=0,001
N.º presas bentónicas	r=0,45 p=0,001	-	r=0,413 p=0,03	r=0,51 p=0,001		
N.º presas terrestres	-	r=0,345 p=0,015	-	-	r=0,96 p=0,001	r=0,96 p=0,001
Variedad de la dieta	r=-0,425 p=0,002	r=0,317 p=0,026	-	-	r=0,60 p=0,001	r=0,61 p=0,001
Relación presas aéreas	r=-0,56 p=0,001	r=0,511 p=0,001	-	-	r=0,43 p=0,002	r=0,44 p=0,001

Cuadro 8. Correlaciones encontradas entre la calidad de la dieta y el resto de las variables estudiadas.

	1+	2+	3+	Muestra
Proteínas ingeridas (%)	52,30 ± 0,808	51,40 ± 0,477	0,07 ± 0,785	51,50 ± 0,392
Lípidos ingeridos (%)	18,42 ± 1,021	19,09 ± 0,559	22,43 ± 1,210	19,16 ± 0,477
Fibra ingerida (%)	7,48 ± 0,808	6,50 ± 0,272	3,98 ± 0,218	6,55 ± 0,277
Extracto libre de N2 ingerido (%)	21,78 ± 1,304	23 ± 0,412	23,50 ± 0,563	22,78 ± 0,403
Energía ingerida	73,63 ± 0,200	150,83 ± 36,051	147,21 ± 7,365	130,53 ± 102,931
Relación E/P	1,39 ± 0,090	2,96 ± 0,710	2,9 ± 0,205	2,56 ± 2,042

Cuadro 9. Calidad de la dieta (media ± error típico de la media).

BIBLIOGRAFÍA

- Allan, J. D. «Determinants of diet of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in a mountain stream». *Can. J. Fish Aquat. Sci.*, 1981; 38: 184-192.
- Allen, K. R. «The horokiwi stream. A study of a trout population». *N. Z. Mar. Dept. Fish. Bull.*, 1951; 10: 1-231.
- Almodóvar, A. y Elvira, B. «Clasificación y conservación de los lagos de alta montaña de España según su ictiofauna». En: Granados, I. y Toro, M. (eds.). *Conservación de los lagos y Humedales de Alta Montaña de la Península Ibérica*. Madrid: Universidad Autónoma de Madrid, 2000, p. 201-206.
- Bergeron, D., Bushway, R. J., Roberts, F. L., Kornfield, I., Okedi, J. y Bushway, A. A. «The nutrient composition of an insect flour sample from Lake Victoria, Uganda». *J. Food Compos. Anal.*, 1988; 1: 371-377.
- Bourke, P., Magnan, P. y Rodríguez, M. A. «Individual variations in habitat use and morphology in brook charr». *J. Fish Biol.*, 1997, 51: 783-794.
- Bourke, P., Magnan, P. y Rodríguez, M. A. «Phenotypic responses of lacustrine brook charr in relation to the intensity of interspecific competition». *Evol. Ecol.*, 1999; 13: 19-31.
- Brun, G., Olivari, G. y Radenen-Girard, D. «Régime alimentaire et croissance de la truite *Salmo trutta* L. dans un lac de haute montagne des Alpes françaises». *Verh internat Vereins theor angew Limnol*, 1983; 22: 2.615-2.619.

- Cavalli, L., Chappaz, R., Bouchard, P. y Brun, G. «Food availability and growth of the brook trout, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill), in a French Alpine lake». *Fisheries Manag. Ecol.*, 1997; 4: 167-177.
- Cherikoff, V., Brand, J. C. y Truswell, A. S. «The nutritional composition of Australian Aboriginal bushfoods». *Animal foods Food Technol. Aust.*, 1985; 37: 208-211.
- Cho, C. Y. «Feeding systems for rainbow trout and other salmonids with reference to current estimates of energy and protein requirements». *Aquaculture*, 1992; 100: 107-123.
- Cobo, F., Mera, A. y González, M. A. «Análisis químico y valor energético de algunas familias de insectos heterometábolos dulceacuícolas». *Boln. Asos. esp. Ent.*, 1999; 23: 213-221.
- Cobo, F., Mera, A. y González, M. A. «Análisis químico y contenido energético de algunas familias de insectos holometábolos dulceacuícolas». *N. A. C. C.*, 2000; 10: 1-12.
- Cummins, K.C. y Wuycheck, J.C. «Caloric equivalents for investigations in ecological energetics». *Mitteilungen der Internationalen Vereinigung for Theoretische und Angewandte Limnologie*. 1971.
- Dufour, D. L. «Insect as food: A case study from the Northwest Amazon». *Am. Anthropol.*, 1987; 89: 383-397.
- Dussart, B. «Contribution à l'étude des lacs de Savoie. Le lac du Mont-Cenis». *Bull. Fr. Piscic.*, 1952; 24: 89-98.
- Edwards, E. D. y Huryn, A. D. «Annual contribution of terrestrial invertebrates to a New Zealand trout stream». *New Zeal. J. Mar. Fresh.*, 1995; 29:467-477.
- Elliott, J. M. «The growth rate of brown trout (*Salmo trutta* L.) fed on reduced rations». *J. Anim. Ecol.*, 1975; 44: 823-842.
- Elvira, B. y Gisbert, J. «Estudio faunístico de los peces de la sierra de Gredos». *Bol. Univ. UNED-Ávila*, 1989; 7: 95-101.
- French, C. E., Liscinsky, A. y Millar, D. «Nutrient composition of earthworms». *J. Wildlife Management*, 1957; 21: 348.

- Granados, I., Toro, M. y Rúbio-Romero, A. *Laguna Grande de Peñalara. 10 años de seguimiento limnológico*. Madrid: Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio, 2006.
- Gregersen, F., Aass, P., Vøllestad, L. A. y L'Abée-Lund, J. H. «Long-term variation in diet of Arctic char, *Salvelinus alpinus*, and brown trout, *Salmo trutta*: Effects of changes in fish density and food availability». *Fisheries Manag. Ecol.*, 2006; 13: 243-250.
- Hunt, R. L. «Food relations and behavior of salmonid fishes. Use of terrestrial invertebrates as food by salmonid». En: Hassler, A. D. (ed.). *Coupling of land and water systems*. New York: Springer-Verlag, 1975, p. 137-151.
- Kaushik, S. J. y Médale, F. «Energy requirements, utilization and dietary supply to salmonids». *Aquaculture*, 1994; 124: 81-97.
- Kawaguchi, Y. y Nakano, S. «Contribution of terrestrial invertebrates to the annual resource budget for salmonids in forest and grassland reaches of a headwater stream». *Freshwater Biol.*, 2001; 46: 303-316.
- Klemetsen, A., Knudsen, R., Staldvik, J. F. y Amundsen, P. A. «Habitat, diet and food assimilation of Arctic charr under the winter ice in two subArctic lakes». *J. Fish Biol.*, 2003; 62:1.082-1.098.
- Kumar, A. «Seasonal variations in the calorific contents of certain predatory insects in a village fish pond of Santhal Parganas (Bihar)». *J. Environ Biol.*, 1996; 17: 59-62.
- L'Abée-Lund, J. H., Langeland, A., Jonsson, B. y Ugedal, O. «Spatial segregation by age and size in Arctic Charr: a trade-off between feeding possibility and risk of predation». *J. Anim Ecol.*, 1993; 62: 160-168.
- Lizana, M. y Ciudad, M. J. «Ictiofauna de las Sierras de Gredos». En: Corrales, L. (ed.), *Recursos naturales de la Sierra de Gredos*. Ávila: Institución Gran Duque de Alba, 2002, p. 193-199.
- Magnan, P. y Stevens, E. D. «Pyloric caecal morphology of brook charr, *Salvelinus fontinalis*, in relation to diet». *Environ. Biol. Fishes*, 1993; 36: 205-210.
- Magnan, P. y FitzGerald, G. «Mechanisms responsible for the niche shift of brook charr, *Salvelinus fontinalis* Mitchill, when living sympatrically with creek chub, *Semotilus atromaculatus* Mitchill». *Can. J. Zool.*, 1984; 62: 1.548-1.555.

- Meier, G. M., Meyer, E. I. y Meyns, S. (2000). «Lipid content of stream macroinvertebrates». *Arch. Hydrobiol.*, 2000; 147: 447-463.
- Mera, A., Cobo, F. y González, M. A. «Valor nutritivo y energético de algunas familias de macroinvertebrados dulceacuícolas pertenecientes a la base trófica del Salmón Atlántico (*Salmo salar* L., 1758) en estadios juveniles». En: KRK (ed.). *El Salmón Atlántico en la Península Ibérica: Un reto del Siglo XXI. Libro de ponencias y comunicaciones de la 1ª semana del Salmón Atlántico en la Península Ibérica*. Oviedo: Universidad de Oviedo, 1999, p. 155-162.
- Nakano, S., Miyasaka, H. y Kuhara, N. «Terrestrial aquatic linkages: riparian arthropod inputs alter trophic cascades in a stream food web». *Ecology*, 1999; 80: 2.435-2.441.
- Nelly-Quinn, M. y Braceen, J. J. «A seasonal analysis of the diet and feeding dynamics of brown trout, *Salmo trutta* L., in a small nursery stream». *Aquacult Fish Manage.*, 1990; 21: 107-124.
- Newman, R. M. «Herbivory and detritivory on freshwater macrophytes by invertebrates: a review». *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 1991; 10: 89-114.
- Nielsen, J. L. «Microhabitat-specific foraging behaviour, diet, and growth of juvenile coho salmon». *Trans. Am. Fish Soc.*, 1992; 121: 617-634.
- Ohtsuka, R., Kawabe, T., Inaoka, T., Suzuki, T., Hongo, T., Akimichi, T. et al. «Composition of local and purchased foods consumed by the Gidra in lowland Papua». *Ecol. Food Nutr.*, 1984; 15: 159-169.
- Riccardi, N. & Mangoni, M. «Considerations on the biochemical composition of some freshwater zooplankton species». *J. Limnol.*, 1999; 58: 58-65.
- Robel, R. J., Press, B. M., Henning, B. L. y Johnson, K. W. «Nutrient and energetic characteristics of sweepnet-collected invertebrates». *J. Field Ornithol.*, 1995; 66: 44-53.
- Sotiropoulos, J. C., Nislow, K. H. y Ross, M. R. «Brook trout, *Salvelinus fontinalis*, microhabitat selection and diet under low summer stream flows». *Fisheries Manag. Ecol.*, 2006; 13: 149-155.

Toro, M. y Granados, I. *Las lagunas del parque regional de la Sierra de Gredos. Monografías de la red de Espacios Naturales de Castilla y León*. Valladolid: Serie Técnica, Junta de Castilla y León, 2001.

Tremblay, S. y Magnan, P. «Interactions between two distantly related species, brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and white sucker (*Catostomus commersoni*)». *Can. J. Fish Aquat. Sci.*, 1991; 48: 857-867.

Utz, R. M. y Hartman, K. J. «Identification of critical prey items to Appalachian brook trout (*Salvelinus fontinalis*) with emphasis on terrestrial organisms». *Hydrologia*, 2007; 575: 259-270.