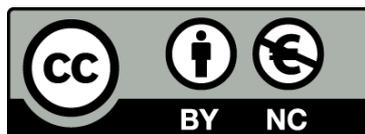




UNIVERSITAT DE
BARCELONA

Efectos de las puntas de caudal hidroeléctricas (hidropuntas) en las poblaciones de trucha común (*Salmo trutta*) de ríos pirenaicos

Rafel Rocaspana Jové



Aquesta tesi doctoral està subjecta a la llicència [Reconeixement- NoComercial 3.0. Espanya de Creative Commons](#).

Esta tesis doctoral está sujeta a la licencia [Reconocimiento - NoComercial 3.0. España de Creative Commons](#).

This doctoral thesis is licensed under the [Creative Commons Attribution-NonCommercial 3.0. Spain License](#).



UNIVERSITAT DE BARCELONA

Facultad de Biología

Departamento de Biología Evolutiva, Ecología y Ciencias Ambientales

Programa de doctorado en Biodiversidad

Efectos de las puntas de caudal hidroeléctricas (hidropuntas) en las poblaciones de trucha común (*Salmo trutta*) de ríos pirenaicos.

Memoria presentada por

Rafel Rocaspana Jové

para optar al grado de

Doctor por la Universidad de Barcelona

Barcelona, julio de 2017

Rafel Rocaspana Jové

(Doctorando)

El Director de la tesis
Dr. Antoni Palau Ibars
Universidad de Lleida

La Tutora de la tesis
Dra. Dolors Vinyoles Cartanyà
Universidad de Barcelona

AGRADECIMIENTOS

Han pasado un par de décadas de mi vida desde que me marqué la meta de realizar un doctorado sobre una de mis pasiones: los peces de río. Finalmente, después de mucho esfuerzo personal, he llegado al punto que culmina este hito y me permite seguir avanzando buscando nuevos retos. No ha sido fácil ya que, compatibilizar las tareas de investigación con la actividad profesional y la familia, requiere un reparto del tiempo que, frecuentemente, se decanta a favor de las dos primeras, en detrimento de las personas más queridas: mi mujer Carme y mi hija Júlia. Sin duda ellas han sido las que más han padecido mi dedicación, durante estos años, a la elaboración de la Tesis y, sin embargo, nunca han dejado de ser el puntal que me ha acompañado en todo momento, dándome ánimos, con su paciencia infinita cuando estaba de campaña de campo o me pasaba horas y horas frente al ordenador, cuando no las podía acompañar, cuando no las atendía adecuadamente porque tenía la mente concentrada en datos, análisis, etc. Sin la paciencia y comprensión de Carme y especialmente de Júlia, estoy convencido de que no habría podido alcanzar esa meta que me marqué hace ya muchos años, casi los mismos que hoy tiene mi hija. También de forma ininterrumpida he podido contar con el apoyo de mis padres, hermanos y todos mis otros familiares, siempre a mi lado y “empujando hacia delante”.

Antes de expresar mi agradecimiento a todas aquellas personas que han contribuido, de una forma u otra, a que haya podido finalizar esta tesis, quiero expresar mi reconocimiento a la naturaleza, por haber configurado un medio tan precioso y relajante como es el ecosistema fluvial. Y también se merecen un reconocimiento muy especial, todas y cada una de las truchas que han participado en las diferentes partes de esta Tesis. Sin ningún lugar a dudas, haber pasado por descargas eléctricas, operaciones quirúrgicas, marcas en el cuerpo y todas las manipulaciones a las que se vieron sometidas, no ha debido ser nada agradable. Intentaré que el conocimiento adquirido en mi Tesis Doctoral, revierta en favor de la conservación de los ecosistemas fluviales en general y de las poblaciones de truchas en particular.

Quiero agradecer enormemente a Antoni Palau la confianza que depositó en mí desde el primer día que nos conocimos, cuando un joven biólogo recién licenciado entraba en su despacho ofreciéndose a colaborar, desinteresadamente, en cualquier proyecto relacionado con ecosistemas fluviales, antes de sumergirse en la búsqueda de un empleo laboral. Desde ese día hasta la actualidad me he nutrido de su conocimiento, su forma de trabajar, su visión crítica y especialmente su experiencia en la gestión aplicada de ecosistemas acuáticos. Con el paso del tiempo fuimos forjando la confianza necesaria para que, sabiendo él que yo tenía la meta de realizar un doctorado, me fuese animando para no dejarlo aparcado. Así llegó el día que decidí iniciarlo y que él aceptó mi propuesta para dirigírmelo.

También debo un reconocimiento a Dolors Vinyoles por su tutoría, apoyándome desde el inicio con sus sugerencias, su atención y su colaboración siempre que me ha sido necesario.

A Enric Aparicio le agradezco la multitud de horas que hemos compartido en el río trabajando con truchas y hablando sobre cualquier cosa relacionada con ellas o con los peces de aguas

continentales, en general. No puedo pasar por alto la paciencia infinita que ha tenido intentando resolver todas aquellas dudas que me surgían y que le preguntaba mientras estaba analizando los datos y redactando la Tesis.

Tampoco me olvido de Jacint Nadal que, a pesar de no haber participado directamente en la Tesis, siempre ha creído en mí y me ha apoyado con sus palabras. Hay personas que con muy poco, transmiten mucho. De él siempre recibía aquella dosis de energía suficiente y necesaria para afrontar momentos bajos, que siempre los hay, y en los que se está a punto de tirar la toalla. Una conversación, aparentemente insignificante, a mediados de la carrera marcó el camino que me ha llevado a ser el biólogo que soy a día de hoy.

También quiero manifestar mi agradecimiento a todos los que han participado de forma desinteresada a mi lado, en un momento u otro, a lo largo de esta Tesis. Allí han estado Roger, Carme, Vittorio y todos aquellos otros que compartieron “horas de río y truchas” conmigo. Igualmente agradezco al Cuerpo de Agentes Rurales de la Generalitat de Catalunya, en especial a Miquel Arilla y a Josep M^a Puigarnau, su colaboración en los trabajos de campo y la importante información facilitada.

Finalmente, esta Tesis no habría sido posible (o en cualquier caso hubiera sido sin duda bien distinta) sin la inestimable colaboración de ENDESA, propietaria de la Central Hidroeléctrica de Esterri-Unarre, a través de la Dirección de Medio Ambiente de ENDESA y su Plan para la Conservación de la Biodiversidad. Han sido realmente importantes las facilidades y la ayuda de Fermí Trujillo, responsable de la central de Esterri-Unarre y Ángel García Quintial, responsable del centro de control de la Unidad de Producción Hidráulica Ebro-Pirineos.

Gracias a todos/as por vuestro apoyo, ¡incluidas las truchas!

RESUMEN

Las puntas de caudal de origen hidroeléctrico (hidropuntas) provocan cambios de distinta intensidad y alcance, a todos los niveles de organización de los ecosistemas fluviales donde tienen lugar. No hay en condiciones naturales, una situación comparable y por tanto no hay ni especies ni ecosistemas específicamente adaptados a ella. Comprender en profundidad la magnitud de los efectos es la única opción para poder definir y llevar a la práctica, medidas eficaces y equilibradas entre la producción de energía hidroeléctrica y la conservación de los ecosistemas fluviales.

Esta Tesis Doctoral pretende mejorar el conocimiento sobre los efectos de las hidropuntas en las poblaciones de trucha (*Salmo trutta*) de ríos pirenaicos de la vertiente mediterránea. Para ello se ha estudiado la dinámica poblacional, la movilidad y la alimentación de la trucha en un tramo con hidropuntas, comparándolo con uno de control y otro de referencia más alejado pero dentro de la misma cuenca. Los resultados obtenidos indican que las hidropuntas tienen una influencia directa y muy significativa sobre la organización del cauce y el hábitat físico, lo que a su vez determina cambios en las densidades de trucha, especialmente de alevines (disminución de frezaderos, condiciones hidráulicas desfavorables,...). Estos efectos, no obstante, se atenúan río abajo, especialmente cuando se incorporan tributarios con aporte de carga sedimentaria. Se ha constatado también que la estructura demográfica de la trucha en tramos sujetos a hidropuntas es más estable al paso de crecidas naturales de cierta entidad.

Las poblaciones de trucha de los tramos altos de los ríos Flamisell y Noguera Pallaresa tienen un carácter marcadamente sedentario a lo largo del año. El 76,8% de ejemplares realizan movimientos inferiores a 20 m y solo un 3,6% los realizan superiores a 200 m. Las hidropuntas no parece que influyan directamente sobre los patrones de movilidad de las truchas. Sí que se observan diferencias considerables en la amplitud de los movimientos relacionados con la época de freza, significativamente mayores en el tramo de hidropuntas, sin duda debido a la falta de zonas aptas para la freza.

A escala de una hidropunta, la movilidad de las truchas es mayor durante la primera mitad de la punta de caudal, especialmente en sentido río arriba. Coincide con el incremento de la deriva de macroinvertebrados y se manifiesta como el momento de mayor ingesta de alimentos por parte de las truchas. En general, en el tramo con hidropuntas las truchas presentaron mayor tasa de consumo de alimentos y una dieta más generalista y heterogénea, lo que indica un comportamiento alimentario oportunista. Las hidropuntas no parecen causar impactos negativos directos en la alimentación de la trucha adulta.

De acuerdo con los resultados obtenidos, algunas actuaciones sobre el hábitat físico en tramos con hidropuntas como la incorporación de gravas, la restitución de zonas de freza, la creación de refugios, etc., pueden contribuir sustancialmente a la conservación de las poblaciones de trucha de estos tramos sometidos a un régimen de caudales altamente fluctuante.

RESUM

Les puntes de cabal d'origen hidroelèctric (hidropuntes) provoquen canvis de diferent intensitat i abast, a tots els nivells d'organització dels ecosistemes fluvials on tenen lloc. No hi ha en condicions naturals, una situació comparable i per tant no hi ha ni espècies ni ecosistemes específicament adaptats a ella. Comprendre en profunditat la magnitud dels efectes és l'única opció per poder definir i portar a la pràctica, mesures eficaces i equilibrades entre la producció d'energia hidroelèctrica i la conservació dels ecosistemes fluvials.

Aquesta tesi doctoral pretén millorar el coneixement sobre els efectes de les hidropuntes en les poblacions de truita (*Salmo trutta*) de rius pirinencs del vessant mediterrani. Per això s'ha estudiat la dinàmica poblacional, la mobilitat i l'alimentació de la truita en un tram amb hidropuntes, comparant-lo amb un de control i un altre de referència més allunyat però dins de la mateixa conca. Els resultats obtinguts indiquen que les hidropuntes tenen una influència directa i molt significativa sobre l'organització de la llera i l'hàbitat físic, el que al seu torn determina canvis en les densitats de truita, especialment d'alevins (disminució de zones de fressa, condicions hidràuliques desfavorables, ...). Aquests efectes, però, s'atenuen riu avall, especialment quan s'incorporen tributaris amb aportació de càrrega sedimentària. S'ha constatat també que l'estructura demogràfica de la truita en trams subjectes a hidropuntes és més estable al pas de crescudes naturals de certa entitat.

Les poblacions de truita dels trams alts dels rius Flamisell i Noguera Pallaresa tenen un caràcter marcadament sedentari al llarg de l'any. El 76,8% d'exemplars realitzen moviments inferiors a 20 m i només un 3,6% els realitzen superiors a 200 m. Les hidropuntes no sembla que influeixin directament sobre els patrons de mobilitat de les truites. Sí que s'observen diferències considerables en l'amplitud dels moviments relacionats amb l'època de fresa, significativament majors en el tram de hidropuntes, sens dubte a causa de la manca de zones aptes per a la fresa.

A escala d'una hidropunta, la mobilitat de les truites és major durant la primera meitat de la punta de cabal, especialment en sentit riu amunt. Coincideix amb l'increment de la deriva de macroinvertebrats i es manifesta com el moment de major ingesta d'aliments per part de les truites. En general, en el tram amb hidropuntes les truites van presentar una major taxa de consum d'aliments i una dieta més generalista i heterogènia, la qual cosa indica un comportament alimentari oportunista. Les hidropuntes no semblen causar impactes negatius directes en l'alimentació de la truita adulta.

D'acord amb els resultats obtinguts, algunes actuacions sobre l'hàbitat físic en trams amb hidropuntes, com ara la incorporació de graves, la restitució de zones de fresa, la creació de refugis, etc. poden contribuir substancialment a la conservació de les poblacions de truita d'aquests trams sotmesos a un règim de cabals altament fluctuant.

ABSTRACT

Peak flows of hydroelectric origin (hydropeaking) lead to changes of different intensity and scope at all levels of organization of fluvial ecosystems where they occur. In natural conditions, there is no comparable situation and therefore no species or ecosystems are specifically adapted to it. A deep understanding of the magnitude of the effects is the only option in order to define and implement effective and balanced measures between hydroelectric power production and the conservation of river ecosystems.

This Doctoral Thesis aims to improve the knowledge of the effects of hydropeaking on populations of brown trout (*Salmo trutta*) of the Pyrenean rivers in the mountain Mediterranean catchments. To do so, the population dynamics, mobility and feeding of the brown trout have been studied in a stretch with hydropeaking, comparing it with a control stretch and another benchmark stretch further away but still within the same watershed. The results obtained show that hydropeaking has a direct, significant influence on the organization of the watercourse and the physical habitat, which in turn determines changes in brown trout population densities, especially of juveniles (fewer spawning grounds, unfavourable hydraulic conditions,...). These effects, however, are attenuated downstream, especially when tributaries contribute sedimentary load. It has also been found that the demographic structure of brown trout in stretches of river subject to hydropeaking is more stable in front of the occurrence of natural flooding of a certain magnitude.

The brown trout populations in the upper sections of the Flamisell and Noguera Pallaresa rivers have a markedly sedentary character throughout the year. A 76.8% of specimens move less than 20 m and only 3.6% move further than 200 m. Hydropeaking does not seem to directly influence brown trout mobility patterns. However, considerable differences are observed in the breadth of movements associated with the spawning season, being significantly higher in the section of hydropeaking, doubtless due to the lack of areas suitable for spawning.

On the scale of a hydropeak, the mobility of the brown trout is greater during the first half of the flow peak, especially in the upstream direction. It coincides with the increase of macroinvertebrate drift and manifests itself as the time of greatest food intake by brown trout. In general, in the stretch with hydropeaking the brown trout had a higher rate of food consumption and a more general and heterogeneous diet, indicating opportunistic feeding behaviour. Hydropeaking does not seem to cause direct negative impacts on adult brown trout feeding.

According to the results obtained, acting on the physical habitat in stretches with hydropeaking as the incorporation of gravel, restoring spawning grounds, the creation of shelters, etc., may contribute substantially to the conservation of the populations of brown trout in these stretches with a highly fluctuating flow regime.

ÍNDICE DE CONTENIDOS

1	Introducción	11
1.1	<i>Las hidropuntas: características y efectos generales</i>	11
1.2	<i>Efectos de las hidropuntas sobre la trucha.....</i>	12
1.3	<i>Las hidropuntas en la planificación hidrológica</i>	13
2	Estrategia de estudio y objetivos	15
2.1	<i>Diseño de estudio.....</i>	15
2.2	<i>Objetivos.....</i>	19
3	Material y métodos.....	21
3.1	<i>Área de estudio.....</i>	21
3.1.1	Cuenca de la Noguera Pallaresa	21
3.1.2	Río Flamisell (tramo regulado sin hidropuntas)	23
3.1.3	Río Noguera Pallaresa (tramo regulado con hidropuntas)	26
3.1.4	Central de Esterri-Unarre (régimen de hidropuntas).....	32
3.2	<i>Metodología</i>	38
3.2.1	Caracterización hidromorfológica	38
3.2.2	Dinámica poblacional	40
3.2.2.1	Estaciones de muestreo	40
3.2.2.2	Muestreo de peces.....	41
3.2.2.3	Estructura de tallas	44
3.2.2.4	Edad y estructura demográfica	44
3.2.2.5	Densidad y biomasa	45
3.2.3	Movilidad de la trucha.....	46
3.2.3.1	Estrategia de muestreo	46
3.2.3.2	Selección de la técnica de marcaje	48
3.2.3.3	Transponedores Pasivos Integrados (PIT-tag).....	49
3.2.3.4	Transmisores de radiofrecuencia.....	52
3.2.3.5	Análisis del movimiento	55
3.2.4	Alimentación	55
3.2.4.1	Estrategia de muestreo	55
3.2.4.2	Contenido estomacal	56
3.2.4.3	Macroinvertebrados	56
3.2.4.4	Análisis de la dieta.....	58
3.2.5	Análisis estadístico	59
4	Resultados y discusión.....	61
4.1	<i>La trucha en un río pirenaico regulado: río Flamisell</i>	61
4.1.1	Dinámica poblacional	62
4.1.1.1	Condiciones hidromorfológicas	62

4.1.1.2	Longitud, peso y factor de condición	63
4.1.1.3	Estructura de tallas, edad y crecimiento.....	65
4.1.1.4	Densidad y biomasa	66
4.1.1.5	Discusión	67
4.1.2	Movilidad.....	69
4.1.2.1	Número de truchas marcadas	69
4.1.2.2	Retención de las PIT-tags y eficiencia de detección.....	69
4.1.2.3	Patrón de los movimientos a nivel poblacional	71
4.1.2.4	Movimientos a escala individual	74
4.1.2.5	Discusión	75
4.2	<i>La trucha en un río con hidropuntas: Noguera Pallaresa</i>	80
4.2.1	Condiciones de referencia para el tramo control.....	81
4.2.2	Dinámica poblacional	84
4.2.2.1	Condiciones hidromorfológicas.....	84
4.2.2.2	Longitud, peso y factor de condición	86
4.2.2.3	Estructura de tallas.....	87
4.2.2.4	Edad y estructura demográfica	89
4.2.2.5	Densidad y biomasa	92
4.2.2.6	Discusión	95
4.2.3	Movilidad.....	99
4.2.3.1	Patrón de movilidad diaria	99
4.2.3.2	Movilidad durante las hidropuntas	100
4.2.3.3	Patrón de movilidad estacional.....	101
4.2.3.4	<i>Home range</i> y desplazamiento neto	103
4.2.3.5	Discusión	104
4.2.4	Alimentación.....	108
4.2.4.1	Poblaciones de invertebrados.....	108
4.2.4.2	Actividad alimentaria	109
4.2.4.3	Análisis de la dieta.....	111
4.2.4.4	Discusión	113
5	Conclusiones	117
6	Bibliografía.....	121

1 INTRODUCCIÓN

1.1 LAS HIDROPUNTAS: CARACTERÍSTICAS Y EFECTOS GENERALES

La energía hidroeléctrica es una fuente de energía renovable no exenta de afectaciones ambientales en los ecosistemas donde se produce. De todas las fuentes disponibles, la energía hidroeléctrica es la que posibilita un ajuste más rápido y preciso para satisfacer las oscilaciones de la demanda. En pocos minutos, las centrales hidroeléctricas pueden compensar variaciones imprevistas en la producción de otras fuentes. Esta forma de operar crea rápidos aumentos de caudal en los ríos utilizados para la producción hidroeléctrica, conocidos como hidropuntas.

Las crecidas repentinas que las hidropuntas producen aguas abajo de las centrales presentan un hidrograma que se mantiene en su caudal punta durante un determinado periodo de tiempo (de minutos a horas), para después devolver el río a su situación original. Generalmente se realizan a primeras horas de la mañana y en días laborables, como respuesta a la mayor demanda energética relacionada con el aumento de la actividad en hogares e industrias. Puede haber también puntas de demanda por la tarde que se abastecen igualmente mediante hidropuntas. El resultado, a efectos hidrológicos y ecológicos, se manifiesta en forma de fluctuaciones de caudal de distinta amplitud, pero siempre en intervalos de tiempo muy pequeños, (alta tasa de cambio de caudal por unidad de tiempo) y con la posibilidad de varios ciclos durante un mismo día, lo que modifica las principales variables que definen el hábitat fluvial de muchos organismos acuáticos, como la velocidad, la profundidad, y por extensión el tipo de sustrato o incluso la temperatura del agua en según qué casos (Young *et al.*, 2011).

Los efectos de las hidropuntas en los ecosistemas fluviales han sido ampliamente estudiados desde diferentes puntos de vista. Cuando las hidropuntas son de gran magnitud, la fuerza generada por la corriente puede superar el umbral de puesta en movimiento de los sedimentos del cauce, llegando a desestabilizar el lecho fluvial (Vericat *et al.*, 2008). Así, pues, las hidropuntas pueden incidir directamente en cambios en el hábitat físico y la composición del sustrato. Además, las hidropuntas pueden provocar cambios en la calidad del agua (Casas-Mulet & Alfredsen, 2012). En consecuencia, las hidropuntas provocan un ambiente potencialmente desafiante para la biota, en el que se han reportado efectos negativos sobre los invertebrados bentónicos (Moog, 1993; Bruno *et al.*, 2013), las poblaciones de peces (Moog, 1993; Liebig *et al.*, 1999) y el funcionamiento ordinario de los ecosistemas fluviales (Smokorowski *et al.*, 2011; Sanz *et al.*, 2012).

En la Península Ibérica están en funcionamiento más de 1.600 centrales hidroeléctricas (Montes *et al.*, 2005), la mayoría de ellas situadas en ríos de montaña habitados por la trucha (*Salmo trutta* Linnaeus, 1758). Una parte sustancial de estas centrales son de tipo fluyente y por tanto las posibilidades de operar en régimen de hidropuntas son limitadas (aunque no imposibles). En cualquier caso, la gestión de este tipo de infraestructuras puede tener una alta relevancia para el mantenimiento de las poblaciones ibéricas de este salmónido. La mejora en el conocimiento sobre los posibles efectos de las interacciones entre los aprovechamientos hidroeléctricos y la trucha, puede redundar sin duda, en una gestión más sostenible para compatibilizar, de la forma más eficiente posible, la producción energética con el mantenimiento de unas poblaciones de trucha en buen estado.

1.2 EFECTOS DE LAS HIDROPUNTAS SOBRE LA TRUCHA

Existe una creciente necesidad de conservar y mejorar las poblaciones nativas de trucha de la Península Ibérica, que han disminuido debido a varios factores, como la sobrepesca (Almodóvar & Nicola, 2004), la introgresión genética (Aparicio *et al.*, 2005), la fragmentación fluvial (Gosset *et al.*, 2006) y los regímenes de caudales alterados causados por las presas (Almodóvar & Nicola, 1999). Con el fin de eliminar o reducir estos impactos negativos, se requiere una mejor comprensión de la ecología de la trucha en los sistemas fluviales regulados, para poder implementar mejores decisiones de gestión y contribuir de manera más efectiva a la conservación de los peces y los ecosistemas acuáticos continentales.

Los efectos de las hidropuntas se han estudiado en muchas zonas (ver revisión realizada por Young *et al.*, 2011). Este autor realiza una revisión de aspectos relevantes y destaca lagunas en el conocimiento de los efectos de las hidropuntas sobre los peces (Tabla 1). No siempre estos efectos se referencian como negativos (embarrancamiento, arrastre aguas abajo, reducción de zonas de freza, desecado de frezaderos, baja supervivencia de alevines, migración alterada); a veces, se han considerado positivos (mantenimiento del hábitat, estímulos de freza, de eclosión, de migración,...). Cabe destacar que en la Tabla 1 no aparecen referenciados los efectos sobre la alimentación o la movilidad, específicamente asociados a las hidropuntas.

Tabla 1. Efectos de las hidropuntas sobre los peces agrupados por tipos de efectos adversos o beneficiosos, modificado de Young *et al.*, (2011).

Tipo de efecto	Efecto
Potencialmente Adverso	Varado o embarrancamiento
	Desplazamientos aguas abajo
	Alteración de las condiciones de freza (desecación, remoción,...)
	Reducción supervivencia alevines
	Alteración migración
Potencialmente Beneficioso	Mantenimiento del cauce (hábitat físico)
	Generación de estímulos reófilos para la freza, la eclosión o la migración (en función de la magnitud, frecuencia y tipo de hidropunta)

La estructura poblacional en los salmónidos, especialmente en el caso de la trucha (*Salmo trutta*), depende en gran medida de las condiciones del hábitat físico, como la velocidad y la profundidad del agua o el sustrato (Baran *et al.*, 1997; Ayllón *et al.*, 2010). En consecuencia, las hidropuntas tienen un efecto diferido sobre las poblaciones de truchas, a través de cambios en la disponibilidad de hábitat físico, que acaban afectando a la densidad de sus poblaciones (Almodóvar & Nicola, 1999). Las hidropuntas también pueden tener efectos directos sobre la trucha. En este sentido, están descritos desde hace años, los efectos de las puntas de caudal en el desplazamiento de peces, en especial de aquellos de menor tamaño, en dirección aguas abajo (Heggenes, 1988; Liebig *et al.*, 1998) o los embarrancamientos en las zonas emergidas tras una disminución repentina del caudal (Saltveit *et al.*, 2001; Halleraker *et al.*, 2003). Cabe precisar que el alcance y la magnitud de los efectos de las hidropuntas sobre las poblaciones de peces son, en todo caso, dependientes de la fisiografía del cauce (Irvine, 1984; Rimmer, 1985; Heggenes, 1988).

En resumen, las fluctuaciones de caudal a las que se ven sometidos los tramos con un régimen de hidropuntas, pueden generar un estrés muy elevado en los organismos acuáticos a través de distintos factores y bajo diferentes manifestaciones. En el caso de la trucha puede influir notablemente en su comportamiento, afectando al crecimiento (Korman & Campana, 2009), alterando sus desplazamientos (Scruton *et al.*, 2005) o ajustando su patrón de alimentación a la deriva de macroinvertebrados bentónicos (Lagarrigue *et al.*, 2002; Rocaspana *et al.*, 2016).

Con relación a los patrones de movilidad de la trucha son ciertamente muy variables según las poblaciones y, entre los factores que más influyen en la movilidad de las poblaciones se encuentran las dimensiones y características del hábitat físico. Una revisión bibliográfica sobre este aspecto permite concluir que en los tramos medios de ríos de cierta entidad (Clapp *et al.*, 1990; Young, 1994), la movilidad de las truchas a lo largo del año tiende a ser significativamente mayor en comparación con las zonas de cabecera (Bachman, 1984; Knouft & Spotila, 2002), donde las poblaciones de truchas tienden a estar compuestas por una mayoría de individuos con un comportamiento sedentario y un dominio vital más reducido. Sin embargo, durante la época de reproducción, la trucha incluso en esos tramos de cabecera, puede realizar notables desplazamientos en busca de zonas adecuadas para la freza (Clapp *et al.*, 1990; Meyers *et al.*, 1992). Hay estudios sobre los efectos de las hidropuntas en los movimientos de la trucha en ríos de la zona boreal (Heggenes *et al.*, 2007), pero hay poca información disponible para los ríos mediterráneos.

Una parte de la movilidad de la trucha está vinculada a su alimentación. En este sentido, se sabe que en los ríos, la trucha es un consumidor visual que se alimenta principalmente de la deriva de invertebrados, pero también del bentos, y presenta una alta plasticidad dietética (Elliott, 1973; Bachman, 1984). Se ha documentado que las puntas de caudal asociadas a las operaciones de hidropuntas alteran los patrones de deriva de los invertebrados, lo que sin duda cambia la disponibilidad de alimento para la trucha (Céréghino *et al.*, 2002; Lagarrigue *et al.*, 2002). Dado que las tasas de consumo de energía y el nivel de ingesta de alimento influyen en el crecimiento y en última instancia, en la supervivencia (Elliott, 1976), tiene interés profundizar en el conocimiento de cómo las poblaciones de truchas adaptan sus patrones de alimentación a estos entornos hidrológicamente alterados.

La presente Tesis Doctoral se aplica en el análisis pormenorizado de los efectos de las hidropuntas sobre las poblaciones de trucha mediterránea, a través del estudio de la estructura de las poblaciones y sus patrones de movilidad y alimentación.

1.3 LAS HIDROPUNTAS EN LA PLANIFICACIÓN HIDROLÓGICA

En el Sistema Eléctrico Español, el operador único (Red Eléctrica Española; REE) planifica el abastecimiento de la curva de demanda diaria de energía eléctrica (265.300 GWh al año; REE, 2016¹), a partir de las distintas fuentes de producción disponibles en cada momento. Dentro de los sistemas de producción no todas las fuentes pueden desempeñar la misma función. En

¹ Red Eléctrica Española, 2016. El sistema eléctrico español. Avance 2016 (www.ree.es).

el caso de la energía hidroeléctrica, tal y como ya se ha indicado, su rápida capacidad de respuesta la hace imprescindible para el ajuste automático y preciso de la producción a la demanda y también para la eventual necesidad de compensar las oscilaciones accidentales de producción por fuentes convencionales. Por otro lado, la hidroelectricidad es igualmente clave en el mantenimiento de la potencia-frecuencia de la red (regulación primaria), lo que permite mantener la calidad de producción, distribución y suministro de energía.

Actualmente, la importante potencia instalada en España para la producción de energía eólica (23.020 MW; REE, 2016), que con 48.927 GWh anuales la convierte en la segunda fuente en producción de energía solo superada por la energía nuclear, ha dado a la hidroelectricidad una nueva e importante función a través de las centrales hidroeléctricas reversibles, que permiten aprovechar excedentes de energía renovable (eólica básicamente) en horas de baja demanda para bombear agua a los depósitos (embalses) superiores y producir energía mediante turbinado hacia los embalses inferiores durante los momentos de mayor demanda.

La potencia hidroeléctrica instalada en España, según el último informe de REE de 2016 es de 20.354 MW, con una producción anual asociada de 39.053 GWh. Es la tercera fuente de producción de energía eléctrica, tanto en potencia instalada como en producción. La importancia de esta situación y en particular la necesidad de acotar las afectaciones de las hidropuntas queda, por otro lado, de manifiesto en la planificación hidrológica.

Para la incorporación al ordenamiento jurídico español de la Directiva Marco del Agua², se desarrolló la Instrucción de Planificación Hidrológica³ (IPH) con el objetivo de establecer los criterios técnicos para la homogeneización y sistematización de los trabajos de elaboración de los planes hidrológicos de cuenca. En esta norma, dentro del apartado relativo a los componentes del régimen de caudales ecológicos, se hace referencia a la limitación de las tasas de cambio de caudal, tanto en ascenso como en descenso, para evitar los efectos negativos de las variaciones bruscas de caudal (i.e. hidropuntas).

En la IPH se determina que se debe establecer una tasa máxima de cambio, definida como la máxima diferencia de caudal entre dos valores sucesivos de una serie hidrológica por unidad de tiempo, tanto para las condiciones de ascenso como de descenso de caudal. Su estimación se realiza a partir del análisis de las avenidas ordinarias de una serie hidrológica representativa de caudales medios diarios. La estimación media de las tasas de cambio de la serie de datos, tanto en ascenso como en descenso, es la que determina la tasa de cambio recomendada para un determinado río. La IPH recomienda limitarla al percentil 70-90 de la serie analizada.

Algunos trabajos técnicos realizados en los años 90 ya abordaron la problemática ambiental de las hidropuntas (Palau, 1995) y algunos métodos de cálculo de caudales de mantenimiento como el QBM (Caudal Básico de Mantenimiento; Palau, 1994; Palau & Alcázar, 1999, 2012) incorporaron criterios para el establecimiento de limitaciones a las tasas de cambio de caudal por unidad de tiempo.

² Directiva 2000/60/CE por la que se establece un marco comunitario de actuación en el ámbito de la política de aguas.

³ Orden ARM/2656/2008, de 10 de septiembre, por la que se aprueba la instrucción de planificación hidrológica.

2 ESTRATEGIA DE ESTUDIO Y OBJETIVOS

2.1 DISEÑO DE ESTUDIO

La finalidad de este estudio de investigación es analizar los efectos de las hidropuntas sobre las poblaciones de trucha común (*Salmo trutta*) de linaje mediterráneo, en base a aspectos discriminantes tales como el movimiento y la dieta.

La Figura 1 muestra el esquema conceptual base de la hipótesis de trabajo adoptada en la presente Tesis Doctoral.

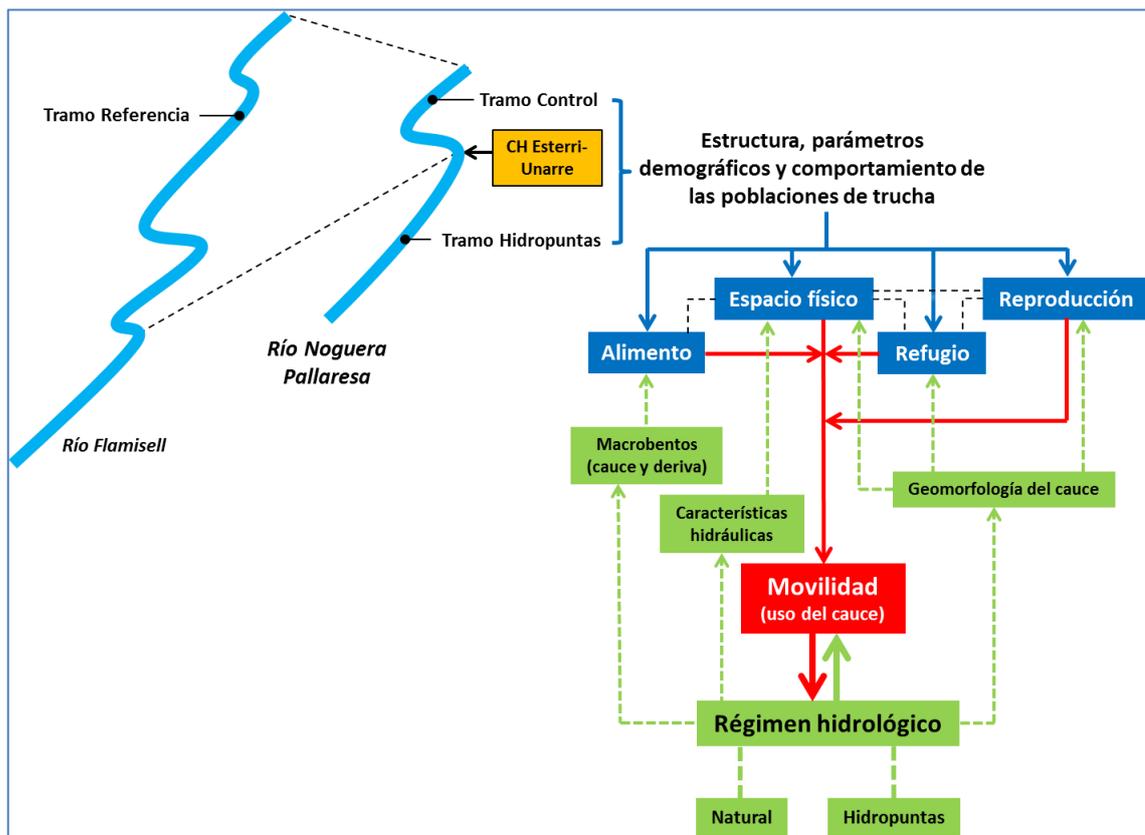


Figura 1. Esquema conceptual que ha guiado el desarrollo de la tesis.

El punto de partida fue la selección *ad hoc* de un tramo de río pirenaico sujeto a un régimen de hidropuntas, con la trucha (*Salmo trutta*) como especie íctica única, bajo los siguientes criterios:

- La disponibilidad de datos hidrológicos.
- La accesibilidad al cauce para su caracterización hidromorfológica y los muestreos de la población de trucha.
- La existencia de un tramo aguas arriba susceptible de ser utilizado como control para evaluar los efectos de las hidropuntas.
- La disponibilidad, por parte de la empresa propietaria de la central hidroeléctrica, de modular los caudales turbinados en determinados momentos de forma acorde a las necesidades del estudio.

Se seleccionó un tramo del río Noguera Pallaresa afectado por puntas de caudal diarias (tramo de hidropuntas) y un tramo de control contiguo situado aguas arriba de la central hidroeléctrica generadora del régimen de hidropuntas. La elección de esta zona de estudio vino determinada, precisamente, por la presencia de la central hidroeléctrica de Esteri-Unarre (ENDESA) y, sobre todo, por la predisposición de la empresa a facilitar condiciones de hidropuntas experimentales “a medida” de las necesidades del estudio.

Con el fin de asegurar la representatividad del tramo de control y poder afinar en la evaluación de los efectos de las hidropuntas sobre la población de trucha, se adoptó un segundo escenario de trabajo: un tramo largo del río Flamisell situado en La Plana de Mont-ros. Se trata de un tramo de río de características biogeográficas e hidrológicas similares al de estudio, pero más largo y que se ha utilizado para llevar a cabo ensayos de movilidad de la trucha (tramo de referencia).

No hay dos ríos iguales, por más que se parezcan, de manera que la comparación entre el tramo de control (Noguera Pallaresa aguas arriba de la central hidroeléctrica) y el tramo de referencia (Flamisell) se ha llevado a cabo en términos de similitud suficiente, a los efectos del presente estudio.

Sobre la base de estos dos escenarios, el objetivo de la Tesis Doctoral se ha centrado en analizar los efectos de las hidropuntas sobre la estructura, los parámetros demográficos y el comportamiento de la población de trucha. De forma sintética, todos estos aspectos son dependientes de cuatro componentes interrelacionados entre sí: las características generales del espacio físico (mesohábitat), la cantidad y calidad de refugios y de zonas aptas para la reproducción en particular, y la disponibilidad de alimento. Estos cuatro componentes, aglutinan la mayor parte de los estímulos justificativos de la movilidad de la trucha; es decir, del uso que la especie hace del cauce.

A su vez, el régimen hidrológico de un tramo de río es el agente determinante: i) de la geomorfología fluvial (de la que dependen la disponibilidad de refugios y zonas de freza, así como la estructura del espacio físico en general); ii) de las características hidráulicas (de las que depende la calidad y cantidad de espacio físico útil para la especie); y iii) de la estructura de todas las comunidades naturales presentes (a los efectos del presente estudio, de las propias poblaciones de trucha y de las comunidades que guardan una relación trófica directa con la trucha como fuente de alimento: los invertebrados acuáticos y de ribera, en forma de bentos y deriva).

De acuerdo con estos planteamientos, las hipótesis de trabajo adoptadas para el presente estudio de investigación, se enuncian mediante la siguiente secuencia lógica:

- El régimen de caudales circulantes determina el mesohábitat de la trucha, tanto en sus aspectos abióticos como en los bióticos.
- Las hidropuntas afectan al mesohábitat de la trucha y a su propio comportamiento, modificando el uso que la especie hace del cauce (mesohábitat).
- El uso del cauce puede medirse analizando la movilidad de la trucha.
- Los motivos principales de inducción al movimiento son la alimentación, la reproducción y la ocupación de refugios (de distinto tipo y finalidad).

- Analizando los cambios en los patrones de movilidad (diaria y estacional) y de alimentación de la trucha, es posible inferir los efectos sistémicos de las hidropuntas sobre esta especie.

A partir de esta hipótesis se diseñaron los estudios a realizar tal y como se comentan seguidamente.

Previo a los estudios sobre movilidad y dieta se realizó una caracterización del estado de las comunidades de trucha mediante el análisis de la densidad, la biomasa y la estructura de edades de la población en cada uno de los tramos de estudio seleccionados.

Para describir el estado de las poblaciones de trucha se requiere conocer su historia y evolución a lo largo de una serie de años dado que estos parámetros (densidad, biomasa y estructura) pueden variar de forma considerable entre años o en función de la época en que se han realizado los inventarios ictiológicos, ya que son altamente dependientes de las características del hábitat (Baran *et al.*, 1997; Ayllón *et al.*, 2010; Rocaspana *et al.*, 2010). Por este motivo, se diseñó el estudio en campo para un periodo de 3 años (2011 a 2013). Sin embargo, la crecida extraordinaria que acaeció en junio de 2013 (correspondiente a un periodo de retorno estimado de unos 20-25 años) permitió incorporar este singular escenario al estudio. Este tipo de perturbaciones de baja frecuencia no pueden planificarse en un diseño experimental, pero aportan mucha información relevante sobre la respuesta de los ecosistemas y las comunidades naturales residentes, razón por la cual se optó por prologar el periodo de estudio de campo 2 años más, hasta 2015.

De esta forma, se dispone de una serie de 5 años de información que, a pesar de ser relativamente corta, ya permite obtener una buena aproximación a la dinámica temporal de las poblaciones de trucha en la zona de estudio. La disponibilidad de series más dilatadas en el tiempo (i.e. > 10 años) permitiría sin duda mayor precisión en la valoración de las tendencias de cambio y los resultados, pero esta opción estaba fuera del alcance y los objetivos planteados en la presente tesis.

En paralelo al establecimiento del escenario temporal en el que caracterizar la población de truchas en la zona de estudio, se planificó la estrategia a seguir para abordar el análisis de los efectos que las hidropuntas podían tener sobre la movilidad de la trucha a escala diaria (durante el periodo estival) y a escala estacional (relacionada con la época de reproducción). En este sentido, el estudio se ha centrado en la comparación de los movimientos de la trucha, en términos de amplitud y dirección, entre un tramo afectado por puntas de caudal diarias y un tramo control no afectado.

Para aumentar la representatividad y consistencia de los resultados sobre el comportamiento móvil de la trucha, antes de entrar en la evaluación de los efectos de las hidropuntas sobre la trucha, se consideró necesario disponer de datos que permitieran contrastar el tramo de control del río Noguera Pallaresa con otro escenario perteneciente a la misma área biogeográfica.

Cabe indicar que apenas existe información publicada relativa a la movilidad de la trucha de linaje mediterráneo. En el momento de redactar esta tesis solo se conoce un amplio estudio

técnico inédito realizado en el Pirineo (Sostoa *et al.*, 1995) pero no se dispone de información científicamente referenciada. Para suplir esta falta de información se diseñó un estudio *ad hoc* para disponer de un marco de referencia sobre la movilidad de la trucha mediterránea en pequeños ríos de los Pirineos. El escenario adecuado como referencia debía cumplir unas premisas básicas esenciales, similares a las del tramo de control: a) un caudal medio anual bajo ($\approx 1 \text{ m}^3/\text{s}$) y un cauce vadeable; b) una longitud de cauce libre de obstáculos de como mínimo 2 km; y c) unas buenas condiciones hidromorfológicas y de hábitat que no pudiesen alterar significativamente el comportamiento natural de las truchas. Adicionalmente, se valoró también el hecho de que este tramo de referencia pudiera disponer de información histórica sobre su población de truchas.

El tramo de control del Noguera Pallaresa cumplía del todo estas premisas excepto la de la longitud de cauce libre de obstáculos. Por su parte, el tramo del río Flamisell regulado por la central hidroeléctrica de La Plana (BENJAC) cumplía todas las premisas, incluida la disponibilidad de antecedentes históricos. A pesar de ser un tramo con derivación de caudales, su régimen hidrológico puede considerarse cuasi-natural ya que, las obras de captación tienen muy poca capacidad de embalse y en consecuencia son de tipo semifluente, presentando un mismo patrón de variación de caudal idéntico al natural, aunque ligeramente atenuado (ver apartado 3.1.2).

La caracterización de las poblaciones de trucha y de su comportamiento en términos de movilidad, en el tramo de referencia del río Flamisell, resulta por tanto un aspecto clave en el estudio de los efectos de las hidropuntas. Su comparación con los resultados obtenidos en el tramo de control del río Noguera Pallaresa aporta al presente estudio los siguientes valores:

- a) Permite objetivar los resultados obtenidos en el tramo de control del río Noguera Pallaresa, por comparación con los obtenidos en el río Flamisell (tramo de referencia).
- b) Aporta representatividad y consistencia a los resultados obtenidos.
- c) Posibilita la identificación de posibles interferencias de índole local en el tramo de control que pudieran alterar el análisis de los efectos de las hidropuntas sobre la población de trucha.
- d) Amplifica las posibilidades de extrapolar los resultados del estudio a otros cursos de agua distintos al tramo estudiado en el río Noguera Pallaresa y pertenecientes a su misma área biogeográfica.

Teniendo en cuenta que varios estudios han descrito a la alimentación de la trucha como la actividad dominante en verano (Bunnell *et al.*, 1998; Young, 1999; Ovidio *et al.*, 2002) y, en consecuencia, potencialmente relacionada con la movilidad diaria estival, se planificó un estudio para observar si las hidropuntas podían tener efectos sobre el patrón de alimentación estival de la trucha (composición de la dieta y estrategia de alimentación) y contribuir así a explicar su comportamiento móvil.

2.2 OBJETIVOS

De acuerdo con lo que ya se ha expuesto, los objetivos de esta tesis se centran en evaluar los efectos de las hidropuntas sobre las poblaciones de trucha residentes en los tramos de río regulados, sobre los siguientes tres aspectos y los correspondientes hitos asociados:

1. Efectos sobre la dinámica de las poblaciones de trucha. Los hitos correspondientes a este apartado se concretan en el análisis de los posibles cambios de los parámetros poblacionales de la trucha (densidad, biomasa, crecimiento) y la estructura demográfica (distribución por clases de edad). Dentro de este objetivo queda incluida la caracterización básica de las características hidromorfológicas de todos los tramos de estudio considerados.
2. Efectos sobre el patrón de movilidad diaria y estacional de la trucha. Para la consecución de este objetivo se ha procedido a determinar la amplitud y la dirección de los movimientos de la trucha en un escenario bajo condiciones cuasi-naturales, como referencia para el tramo de estudio. Se ha diferenciado entre movilidad a escala diaria, a escala estacional y durante el paso de las hidropuntas.
3. Efectos sobre el patrón de alimentación estival de la trucha. Dado el papel que desempeña la alimentación como vector de movilidad de la trucha, se ha estudiado la dieta (composición y abundancia de alimento en el contenido estomacal), y su coherencia con la comunidad existente de macroinvertebrados bentónicos, así como con muestras de deriva, a lo largo del ciclo diario, con y sin hidropuntas.

Los objetivos de esta Tesis Doctoral se han planteado como contribución al avance científico y aplicado, en los siguientes ámbitos:

1. Contribución al conocimiento científico de los efectos de las hidropuntas sobre las poblaciones de trucha y su posible aplicación a la evaluación del impacto ambiental de este tipo de operaciones hidroeléctricas, así como al diseño de medidas de minoración de sus efectos ambientales no deseables.
2. Contribución al conocimiento científico sobre la ecología de la trucha y la relación entre alimentación y movilidad bajo una situación de perturbación específica (hidropuntas).
3. Contribución al conocimiento científico del patrón de movilidad de la trucha en tramos altos de ríos pirenaicos, de posible interés aplicado en el análisis del efecto barrera de las obras hidráulicas sobre la continuidad fluvial.

3 MATERIAL Y MÉTODOS

3.1 ÁREA DE ESTUDIO

3.1.1 CUENCA DE LA NOGUERA PALLARESA

El presente estudio se ha realizado en dos tramos altos de río de dos subcuencas próximas, (Noguera Pallaresa y Flamisell), pertenecientes a la misma cuenca hidrográfica, situados a una altitud similar y con cabeceras de litología predominantemente granodiorítica.

El río Noguera Pallaresa es un afluente del río Segre (cuenca del Ebro; NE España), que fluye por la vertiente sur de los Pirineos (Figura 2). Su cuenca vertiente presenta una forma estrecha y alargada, encajada entre los ríos Noguera Ribagorzana y Segre. Tiene una superficie de 2.807 km², una longitud de algo más de 140 km y una altitud que oscila entre los 2.906 m snm en la zona pirenaica, y los 300 m snm de la desembocadura al río Segre. Su eje principal tiene una dirección dominante norte-sur y recibe las aportaciones de varios afluentes principales como los ríos Noguera de Cardós (30 km) y Valfarrera (27 km) por la margen izquierda, y el Flamisell (32 km) por la derecha. Según los datos de la Confederación Hidrográfica del Ebro⁴ (CHE) el régimen hidrológico natural de la cuenca en su conjunto, es de tipo nivopluvial, presentando caudales máximos durante el deshielo, entre mayo y julio, con valores mensuales en torno a 180-260 hm³/mes. El caudal medio mensual máximo se produce en junio y el mínimo en febrero. Este régimen hidrológico está notablemente condicionado por la presencia de los embalses de Borén, Tavascan, La Torrassa, Sallente, Talarn, Terradets y Camarasa así como por el resto de pequeñas centrales hidroeléctricas existentes. Más recientemente, algunas actividades lúdicas asociadas a cursos fluviales (rafting,...) también aprovechan y a la vez son dependientes de las hidropuntas, particularmente en los meses de verano. Además, una parte importante de los lagos de la cabecera de la cuenca, están represados y son también utilizados para usos hidroeléctricos. Todo ello, a escala de cuenca, ha variado de forma notable el régimen hídrico original aunque no la escorrentía absoluta al tratarse muy mayoritariamente de usos del agua no consuntivos.

La aportación media total de la cuenca en régimen natural se estima del orden de 1.327 hm³/año (CHE). Se trata de una cuenca con muy poca demanda de agua urbana, industrial o agrícola, de acuerdo con la densidad de población y las actividades socioeconómicas presentes. Según Palau *et al.* (2010) la relación entre escorrentía y capacidad de embalse es del orden de 2,5, lo que significa que está relativamente poco regulada si se compara con otros cursos de agua principales de la cuenca del Segre (0,6 para el río Noguera Ribagorzana y 1,8 para el río Segre), a pesar del número de embalses. La escorrentía con respecto a la demanda presenta una relación muy alta (74,9 %) indicativa de la ya indicada baja demanda consuntiva de agua. Finalmente la relación entre la demanda y la reserva de agua embalsable es inferior a 0,1, lo que reitera la ya citada baja demanda.

Dentro de la cuenca se han seleccionado dos zonas para abordar los objetivos planteados en esta tesis: Alta Noguera Pallaresa y río Flamisell (Figura 2).

⁴ <http://www.chebro.es/>

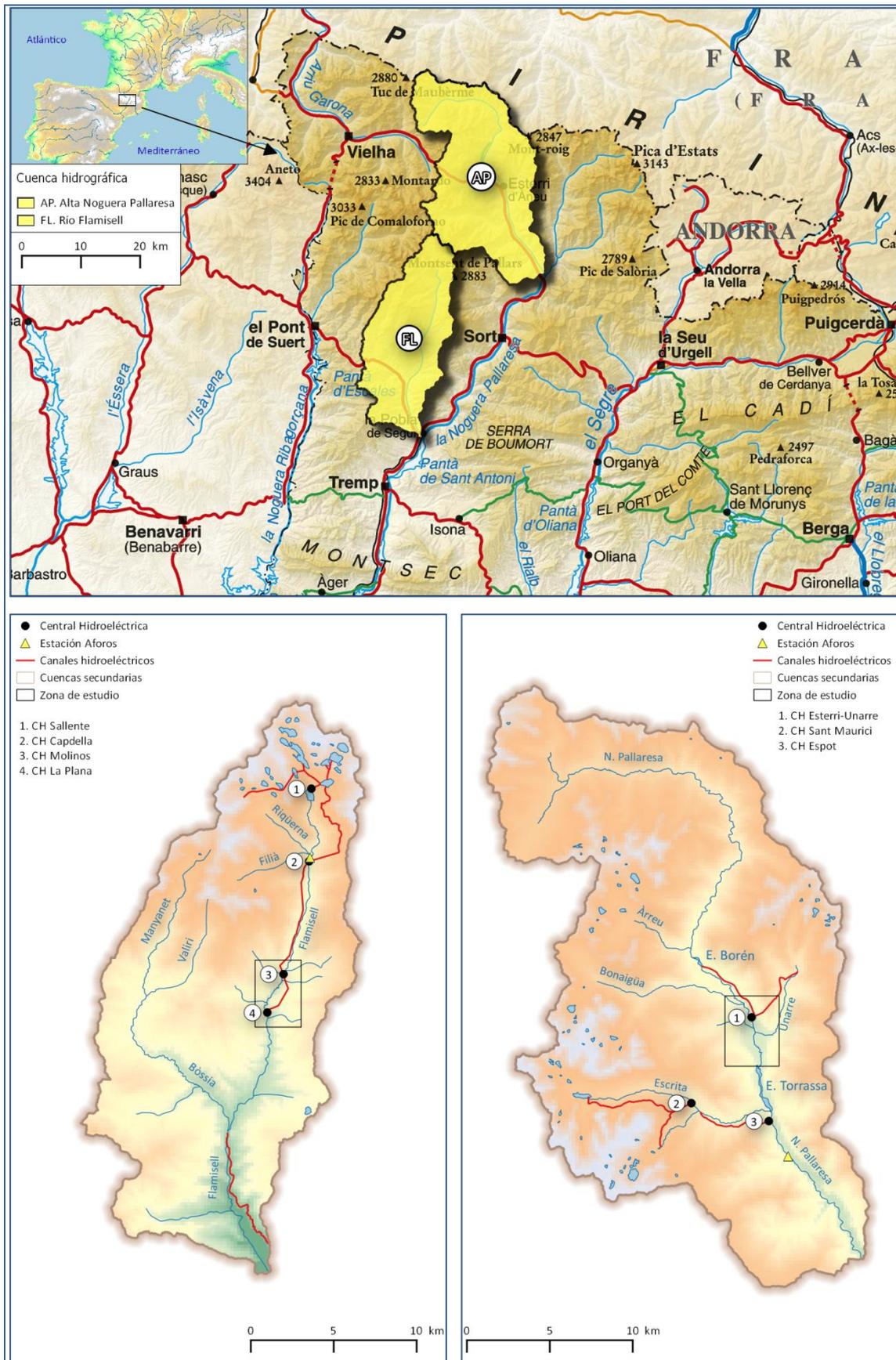


Figura 2. Situación general de las dos zonas de estudio y detalle de cada una de ellas en el marco de su subcuenca hidrográfica (Flamisell y Alta Noguera Pallaresa) y sus aprovechamientos hidroeléctricos existentes.

La Alta Noguera Pallaresa se escogió debido a que allí se localiza la central hidroeléctrica de Esterri-Unarre que trabaja con un régimen de hidropuntas importante. ENDESA es propietaria de la central y colaboró en la realización de estos estudios adaptando su régimen de turbinado a los distintos escenarios de seguimiento de hidropuntas planificados. Aguas arriba de la central el régimen hidrológico del río es cuasi-natural gracias a los aportes del río Bonaigua (ver apartado 3.1.3), de tal forma que se podía utilizar como tramo de control anexo para el tramo de hidropuntas. No obstante, como se ha comentado en el capítulo 2, por diversos motivos ya expuestos se estableció un tramo adicional de referencia en otro río distinto; en concreto en un tramo medio-alto del río Flamisell sobre el que, además, se disponía de datos históricos de su población de truchas.

3.1.2 RÍO FLAMISELL (TRAMO REGULADO SIN HIDROPUNTAS)

El río Flamisell es un afluente por la margen derecha del río Noguera Pallaresa. Recibe la escorrentía de diversos lagos de alta montaña, aunque no es hasta debajo del embalse de Sallente donde se forma el verdadero curso fluvial, que discurre durante 34 km hasta unirse al Noguera Pallaresa, en la cola del embalse de Sant Antoni, con una aportación media anual de unos 150 hm³ (CHE; Figura 2). En su tramo central tiene una pendiente media del 2,9% mientras que en el tramo bajo, donde el valle es más abierto, es del 2,1%.

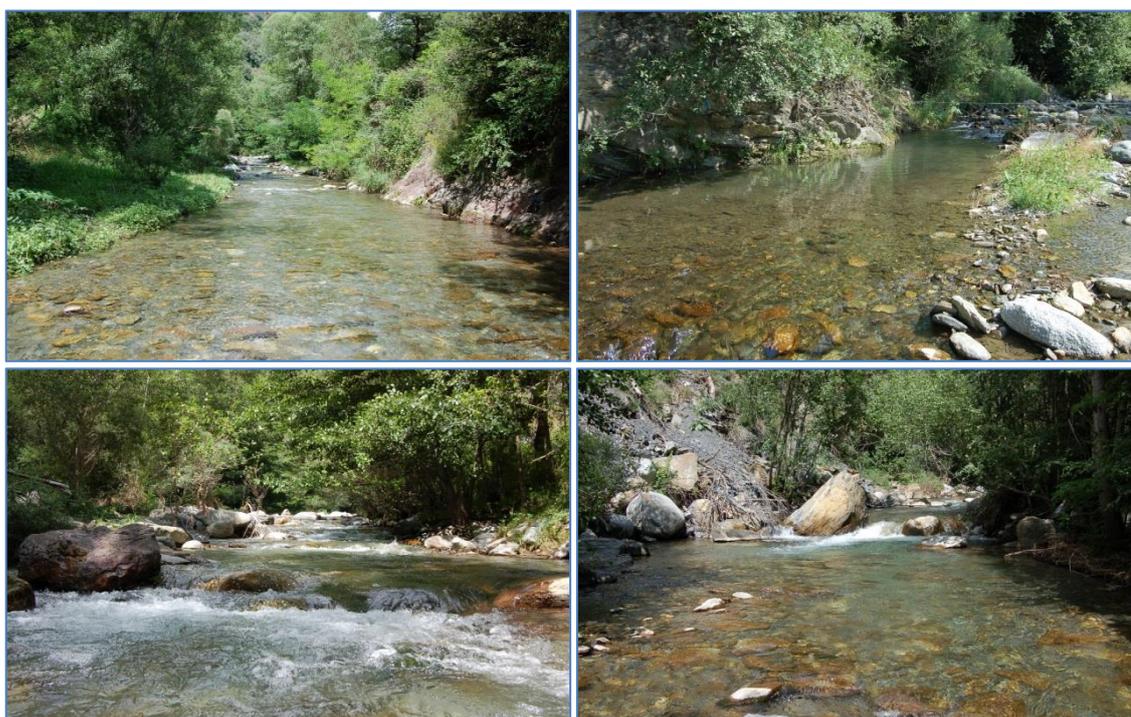


Figura 3. Diferentes tipos de ambientes fluviales característicos del río Flamisell en la zona de estudio.

El régimen hidrológico de la parte alta del río Flamisell está condicionado por la actividad hidroeléctrica. Una parte de los pequeños tributarios asociados al sistema lacustre de cabecera, son conducidos al lago represado de Estany Gento, que abastece dos centrales hidroeléctricas: Estany Gento-Sallente, de tipo reversible (turbina-bomba) y Capdella (Figuras 2 y 4), desde la cual las aguas se incorporan directamente al canal de derivación de la central de Molinos, al que también se añade gran parte del caudal que el río Flamisell ha ganado por las

aportaciones de los arroyos de Filià y Riquèrna. El desagüe de la central de Molinos vierte directamente en la captación de la central de La Plana y, estas aguas, ya no retornan al río hasta después de ser turbinadas aguas abajo, por dicha central.

El tramo de estudio seleccionado se encuentra en las proximidades del núcleo urbano de La Plana de Mont-ros (latitud: 42º 23 '16 'N; longitud: 0º 57' 40' E). Su longitud es de 3.560 m, su altitud media de 900 m snm y está afectado por la derivación de caudales de la central de La Plana (Figuras 2, 4 y 27). Por lo tanto, el caudal circulante en el tramo de estudio es menor respecto al que le correspondería en condiciones naturales, si bien los patrones hidrológicos siguen variaciones asimilables a las naturales ya que las captaciones de las centrales de Molinos y la Plana, de tipo fluyente, no tienen suficiente capacidad para laminar ni siquiera las crecidas ordinarias.

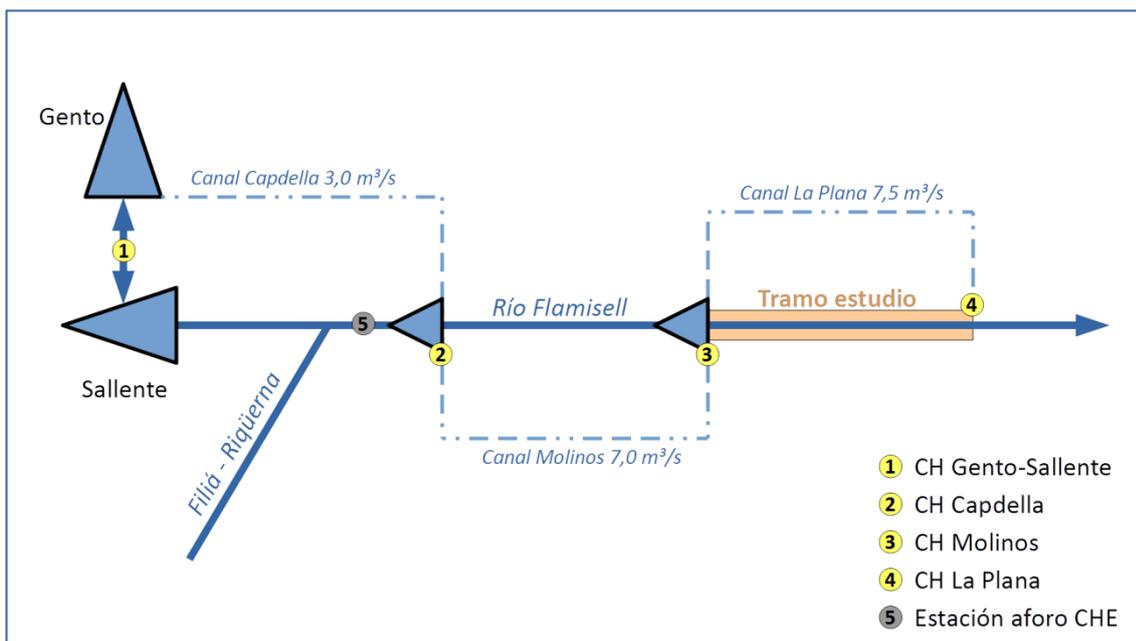


Figura 4. Esquema hidroeléctrico del río Flamisell en relación al tramo de estudio y la estación de aforos de Capdella. Se indica la concesión de los canales hidroeléctricos (Fuente: CHE, <http://www.chebro.es/>).

El régimen hidrológico es de tipo nivopluvial, con caudales mínimos en verano y en invierno, y máximos generalmente en primavera durante el deshielo y las lluvias de otoño (Tabla 2; Figura 5b). A nivel de datos medios anuales se observa que, para el periodo 2011-2015 la variabilidad interanual es reducida y el caudal medio en la estación de aforos de Capdella fue de 1,77 m³/s con un intervalo entre 0,54 y 15,24 m³/s. Las medias mensuales y diarias son más variables, como es lógico, y son un reflejo del tipo de régimen hidrológico. El rango de caudales extremos instantáneos para este periodo fue de 0,46 a 23,41 m³/s.

La Figura 5a muestra el hidrograma diario para toda la serie analizada. Se observa como son habituales las crecidas de más de 4 m³/s y que la más grande de ellas se registró en junio de 2013, con un caudal medio diario de 15,24 m³/s. La curva de caudales clasificados (Figura 5c) muestra que en el periodo 2011-2015 el caudal igualado o superado el 50% del tiempo (Q50) fue de 1,43 m³/s. El rango de variabilidad natural, caracterizado por el intervalo Q10-Q90, fue de 0,96 a 2,95 m³/s.

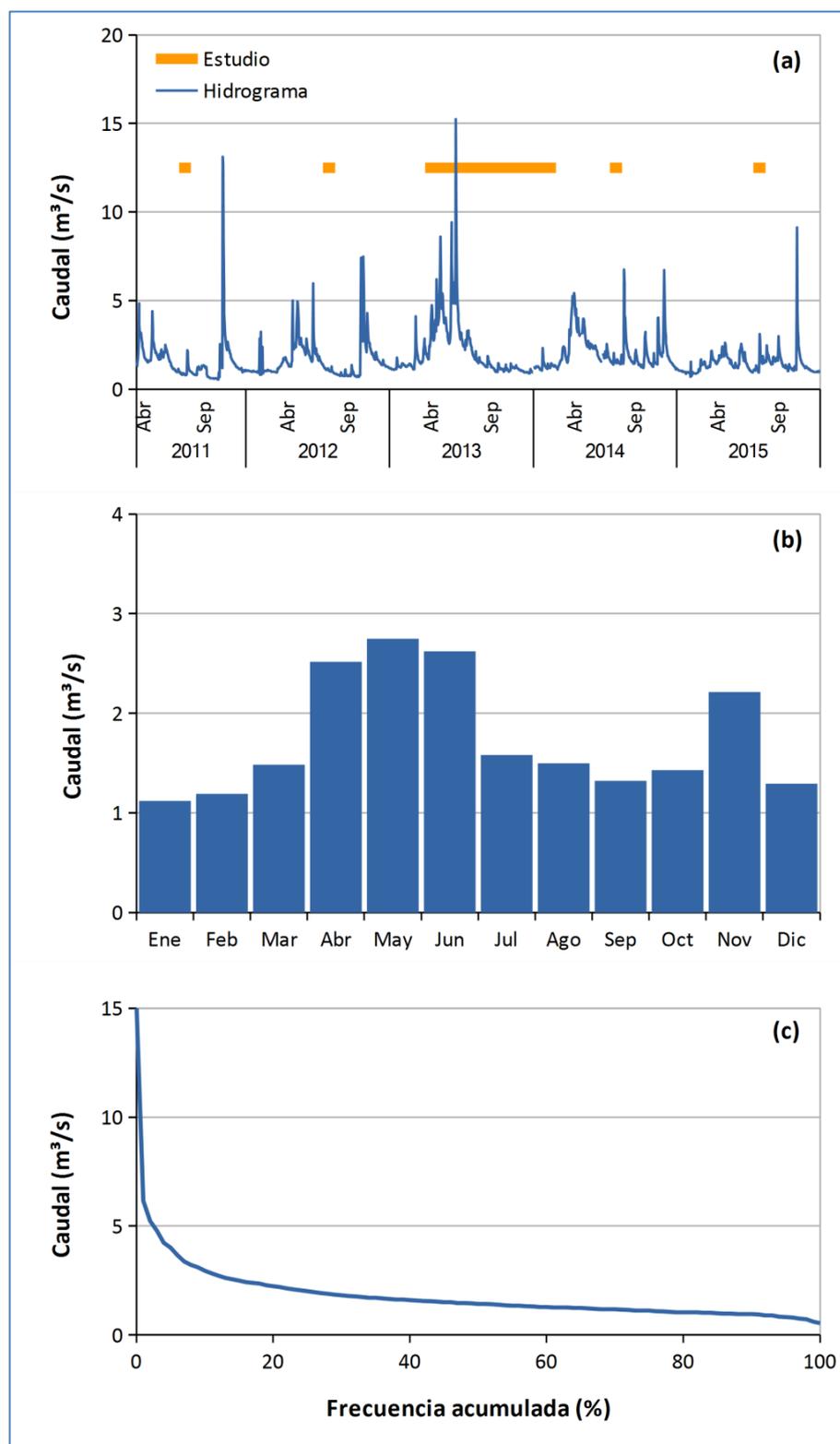


Figura 5. Hidrograma de caudales medios diarios (a), medios mensuales (b) y curva de caudales clasificados (c) de la estación de aforos de Capdella (CHE) en el periodo comprendido entre marzo de 2011 y diciembre de 2015. (Fuente: Elaboración propia a partir de datos de la CHE).

Tabla 2. Caudales medios, máximos y mínimos de la estación de aforos de Capdella, presentados bajo distintas agrupaciones temporales (días, meses, años) para el periodo 2011-2015 (CHE; <http://www.chebro.es/>).

	Datos instantáneos	Datos medios diarios	Datos medios mensuales	Datos medios anuales
Caudal medio (m ³ /s)	-	1,77	1,77	1,77
Caudal máximo (m ³ /s)	23,41	15,24	5,29	2,15
Caudal mínimo (m ³ /s)	0,46	0,54	0,83	1,44
Coefficiente de variación (%)	-	66,9	49,4	17,6

No existen barreras físicas ni afluentes significativos a lo largo del tramo de estudio, excepto en el extremo superior del tramo donde se encuentra el azud de Molinos, que constituye una barrera infranqueable para los peces. La anchura media del tramo con los caudales de regulación ordinarios (~ 0,5 m³/s) es de aproximadamente 6 m y la morfología del canal se describe en un apartado posterior.

La trucha común es la única especie íctica presente y la población pertenece al linaje Mediterráneo (Aparicio *et al.*, 2005). Durante la duración del estudio, la presión de pesca deportiva fue por lo general muy baja. El tramo está reglamentado como de “captura y suelta” y solo los últimos 700 m son “con muerte”.

3.1.3 RÍO NOGUERA PALLARESA (TRAMO REGULADO CON HIDROPUNTAS)

La cuenca de la Alta Noguera Pallaresa comprende toda la red de drenaje desde su nacimiento hasta la confluencia con el río Noguera de Cardós, en la localidad de Llavorsí (Figura 2). Tiene una superficie de 508,9 km² que se reparte entre varias subcuencas principales como las de la Pallaresa por encima del río de la Bonaigua (218,2 km²), la de la Bonaigua (43,9 km²), la del Unarre (45,1 km²) o la del Escrita (79,9 km²).

Su régimen hidrológico está regulado por los embalses de Borén (0,9 hm³) y La Torrassa (2,0 hm³), la actividad hidroeléctrica y la práctica del rafting que en las últimas décadas se ha convertido en un recurso económico muy importante para esta zona del Pirineo. Las aguas del cauce principal se derivan en el embalse de Borén hacia la central hidroeléctrica de Esterrri-Unarre, que también recibe los aportes del río Unarre a través de una captación situada en su parte alta (Figura 6). Entre la presa de Borén y la central hidroeléctrica, el caudal del río Bonaigua no regulado (unos 2 m³/s de media) se incorpora al Noguera Pallaresa y le imprime un régimen cuasi-natural aguas abajo de la confluencia. Río abajo las aguas se vuelven a retener en el embalse de La Torrassa que las deriva hacia la central de Espot-La Torrassa que, a su vez, también recibe las aguas derivadas de la parte alta del río Escrita.

El tramo de estudio se sitúa en las proximidades de la localidad de Esterrri d'Àneu (latitud: 42° 37' 36" N; longitud: 1° 7' 33" E). Su longitud es de 2.760 m, incluyendo el tramo de experimentación afectado por hidropuntas (en adelante tramo de hidropunta) situado aguas abajo de la central hidroeléctrica Esterrri-Unarre, con una longitud total de 1.670 m, y el tramo control de 1.090 m de largo situado aguas arriba de dicha central. No existen barreras físicas a lo largo de los 2.760 m de cauce considerados. La altitud media es de 955 m snm (rango

940-970 m snm) y tiene una cuenca de drenaje de 321 km². El lecho fluvial se caracteriza por tener un sustrato pedregoso con una pendiente media del 1,1% y una anchura media de 13,2 m (rango: 5,1-18,5 m). El tramo en su conjunto cuenta con un bosque de ribera totalmente desarrollado y la comunidad de peces está compuesta por la trucha nativa del linaje mediterráneo (Aparicio *et al.*, 2005) como especie dominante y la trucha arco-iris *Oncorhynchus mykiss* y el piscardo *Phoxinus sp.* como acompañantes, estas últimas con una abundancia muy baja.

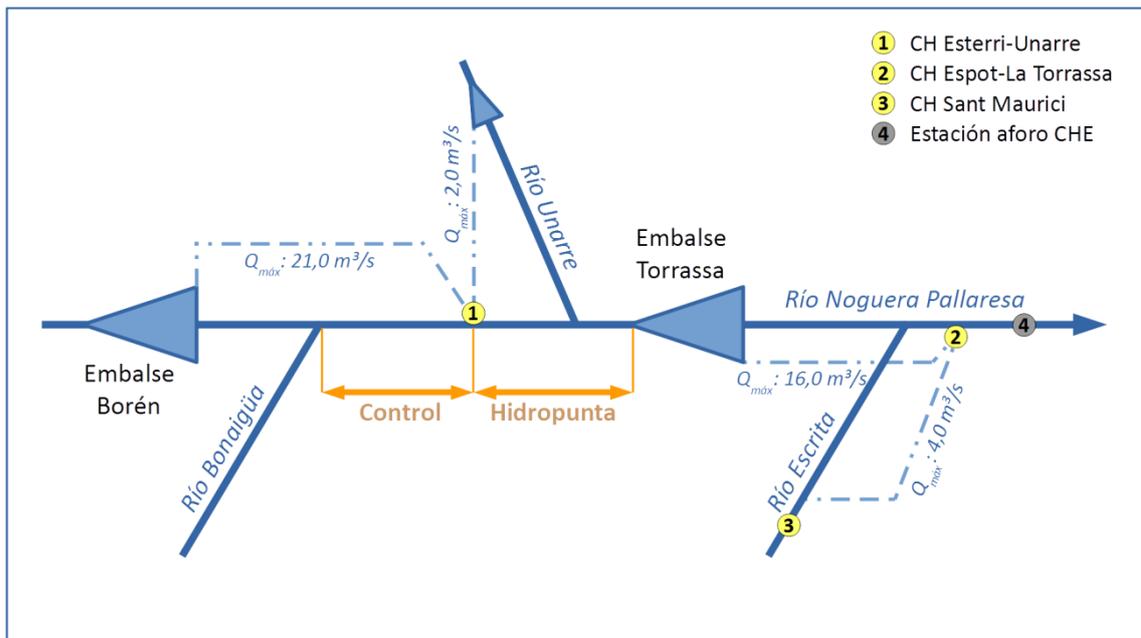


Figura 6. Esquema hidroeléctrico de la cuenca del Alto Noguera Pallaresa en relación al tramo de estudio (control e hidropunta) y la estación de aforos de Espot. Se indica la concesión máxima de los canales hidroeléctricos (Fuente: CHE, <http://www.chebro.es/>).

La única estación de aforos en la cuenca Alta de la Noguera Pallaresa se ubica aguas abajo del embalse de La Torrassa (Figuras 2 y 6). Para el tramo de estudio (control e hidropunta) se dispone de dos fuentes de información hidrológica, correspondientes a dos periodos de tiempo distintos:

- Los registros diarios de aportaciones que ENDESA realiza a partir de la variación del nivel de los embalses de Borén y La Torrassa ($Q_{Torrassa}$) y los caudales turbinados por la central hidroeléctrica de Esterri-Unarre ($Q_{Central}$). Se corresponden al periodo 2001-2012 y por tanto solo dos de estos años (2011 y 2012) quedan dentro del periodo de estudio. A partir de estos datos, es posible obtener los caudales circulantes tanto para el tramo de control ($Q_{control}$) como para el de hidropunta ($Q_{Hidropunta}$), mediante las siguientes expresiones:

$$Q_{Control} = Q_{Torrassa} - Q_{Central}$$

$$Q_{Hidropunta} = Q_{Torrassa}$$

- Los datos de la estación de aforos de la CHE en Escaló, de los que se dispone de datos de todo el periodo de estudio (2011-2015).

A falta de los datos de ENDESA para una parte del periodo de estudio (2013-2015), una serie estimada de los caudales circulantes por el tramo de hidropunta, puede obtenerse de los registros de la estación de aforos de la CHE (Q_{Aforo}) corregidos mediante un factor ($F_{Corrección}$) de 0,60 calculado a partir del porcentaje de superficie de cuenca correspondiente al tramo de hidropunta respecto a la superficie total de la estación de aforos:

$$Q_{Hidropunta} = Q_{Aforo} \times F_{Corrección}$$

Este ajuste para el periodo 2011-2012 (Figura 7a), muestra que los hidrogramas obtenidos son equivalentes e indicativos de que este proceder resulta hidrológicamente consistente.

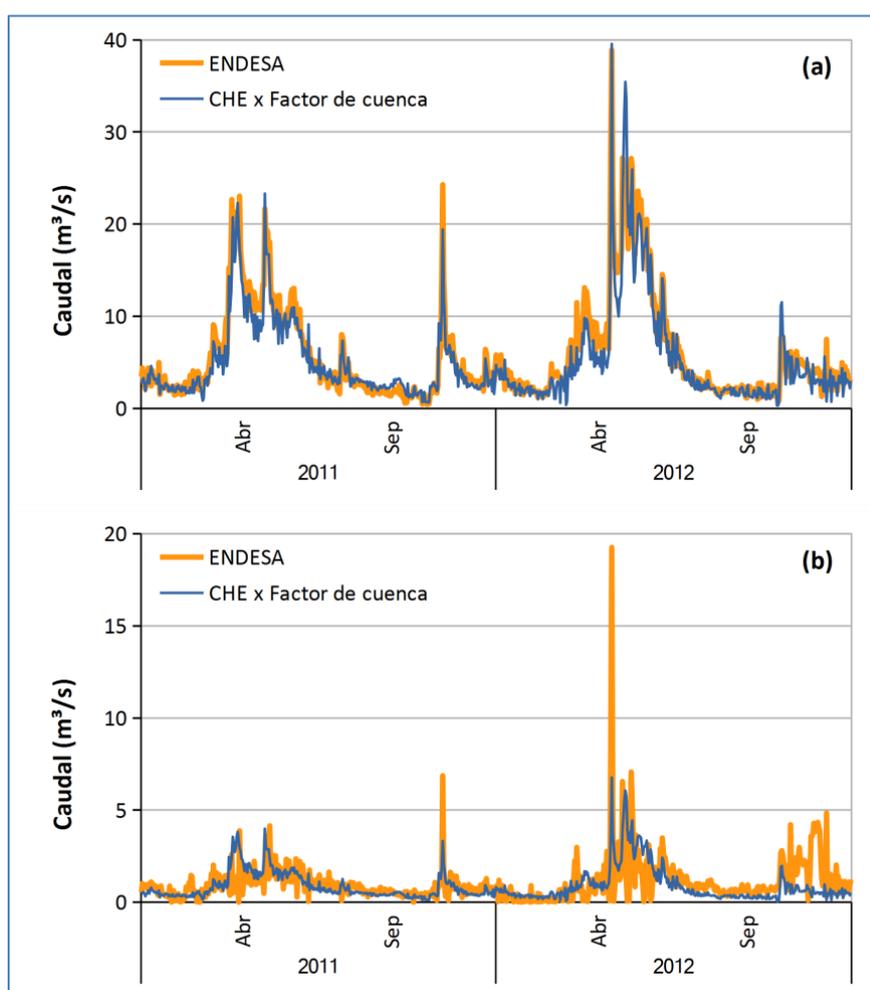


Figura 7. Análisis gráfico comparado (calibración) entre los caudales estimados para el tramo de hidropuntas (a) y el de control (b) a partir de los datos de ENDESA y de la estación de aforos de la CHE.

En el caso del tramo de control, el resultado obtenido (Figura 7b) de aplicar el mismo criterio de ajuste (en este caso con un valor de 0,13) y comparar el hidrograma resultante con el obtenido a partir de los datos de ENDESA, muestra desviaciones significativas debidas a situaciones en las que se gestionan los niveles de embalse y los volúmenes vertidos directamente al cauce, de forma independiente a la central hidroeléctrica, como por ejemplo en el caso de vertidos por avenidas o de retención de caudales para recuperar niveles de embalse, bien sea en Borén, en la Torrassa o en ambos. Aunque estas desviaciones se

distribuyen con un patrón temporal lógico (las discordancias de caudales máximos se localizan en periodos con altos caudales circulantes por deshielo o lluvias otoñales y las de mínimos, después del deshielo y en verano), no puede utilizarse esta calibración para la obtención de series hidrológicas diarias válidas del tramo de control a partir de los registros de la estación de aforos de la CHE.

La magnitud y variabilidad de los caudales circulantes por el tramo de hidropuntas, obtenidas del ajuste expuesto y referidas al periodo de estudio (2011-2015), se presenta en la Figura 8.

La Figura 8a muestra el hidrograma de caudales medios diarios para el tramo de hidropuntas durante el periodo de estudio, donde se aprecia la recurrencia de periodos de caudales altos anuales relacionados con el deshielo (abril a junio) que por lo general no superan los 40 m³/s. Destaca la avenida de junio de 2013 que registró una punta de caudal medio diario de 112,6 m³/s. El régimen hidrológico es de tipo nival de transición, con caudales mínimos en invierno y máximos en primavera durante el deshielo (Figura 8b). La curva de caudales clasificados (Figura 8c) muestra que durante el periodo de estudio el caudal igualado o superado el 50% del tiempo (Q50) fue de 4,77 m³/s y el rango de variabilidad natural, caracterizado por el intervalo Q10-Q90, fue de 2,04 a 18,36 m³/s.

En la Tabla 3 se comparan los caudales medios anuales, mensuales y diarios de la estación de aforos de Escaló (periodo 2011-2015) con los del tramo de control y el de hidropuntas registrados por ENDESA (periodo 2001-2012). En esta ocasión se utilizan ambas fuentes de datos para tener una aproximación lo más real posible, de la variabilidad interanual a lo largo de un periodo igual o superior a 5 años, utilizando los registros más fiables en cada caso, con independencia de la no coincidencia de los periodos considerados.

Tabla 3. Caudales medios, máximos y mínimos en la estación de aforos de Escaló (CHE) para el periodo 2011-2015 y en los tramos de control e hidropuntas estimadas mediante las entradas y salidas del embalse de La Torrassa y el régimen de turbinado de la central Esterri-Unarre (ENDESA) para el periodo 2001-2012.

	Aforo Escaló	Tramo control	Tramo hidropunta
<i>Datos medios anuales</i>			
Caudal medio (m ³ /s)	13,42	1,66	6,96
Caudal máximo (m ³ /s)	18,98	3,03	9,65
Caudal mínimo (m ³ /s)	8,39	0,93	5,37
Coefficiente de variación (%)	36,08	38,15	19,21
<i>Datos medios mensuales</i>			
Caudal medio (m ³ /s)	13,66	1,66	6,94
Caudal máximo (m ³ /s)	61,51	14,11	33,4
Caudal mínimo (m ³ /s)	2,72	0,31	1,4
Coefficiente de variación (%)	92,27	103,05	89,61
<i>Datos medios diarios</i>			
Caudal medio (m ³ /s)	13,38	1,67	6,96
Caudal máximo (m ³ /s)	186,88	39,08	60,13
Caudal mínimo (m ³ /s)	0,49	0,1	0,42
Coefficiente de variación (%)	106,5	149,76	100,98

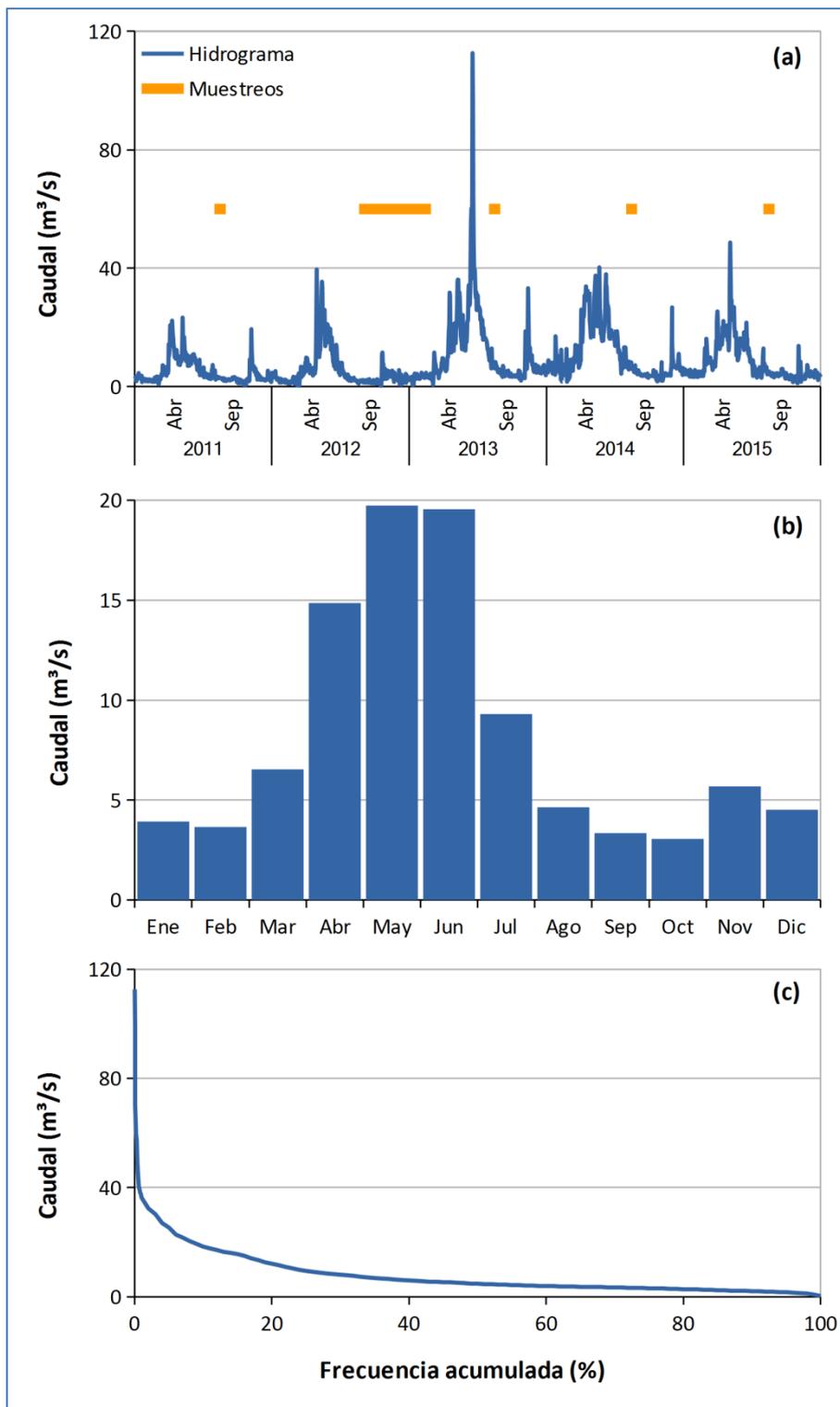


Figura 8. Hidrograma de caudales medios diarios (a), medios mensuales (b) y curva de caudales clasificados (c) para el tramo de hidropunta en el periodo comprendido entre 2011 y 2015. Los caudales se han calculado como un porcentaje de la cuenca vertiente de cada tramo respecto del total de la estación de aforos de Escaló (CHE). (Fuente: Elaboración propia a partir de datos de la CHE).

La variabilidad en los caudales medios anuales, mensuales y diarios siempre fue mayor en el tramo de control respecto al de hidropuntas y al de la estación de aforos (40-50% superior a nivel diario). Esto es coherente con el régimen hidrológico que le imprime el río Bonaigua al tramo de control (régimen cuasi-natural) y por otro lado, con la amplificación de ese mismo régimen por los vertidos ocasionales desde el embalse de Boren, con alta probabilidad de coincidencia en el tiempo. El tramo de hidropuntas presenta una variabilidad a nivel diario y mensual ligeramente inferior a la observada tanto en el tramo de control como en el de la estación de aforos. Este resultado se explica porque el tramo de hidropuntas es el que presenta una distribución temporal de caudales más centralizada. No en vano, las hidropuntas no dejan de responder a un patrón de caudal regularizado.

En cuanto a la comparación entre el tramo de hidropuntas y la serie de Escaló, cabe tener en cuenta que por debajo de la presa de La Torrassa se incorpora a la Noguera Pallaresa el río Escrita, cuya cuenca vertiente está regulada por las captaciones de dos centrales hidroeléctricas de tipo fluyente (Figura 6) que derivan un caudal máximo de 4 m³/s, sin capacidad de laminar las crecidas. Como en el caso del río Bonaigua sobre el tramo de control, el río Escrita imprime cierta naturalidad a la serie de aforos de Escaló, si bien de forma mucho más atenuada por la baja proporción entre el caudal del río Escrita y el del Noguera Pallaresa en el punto de confluencia.

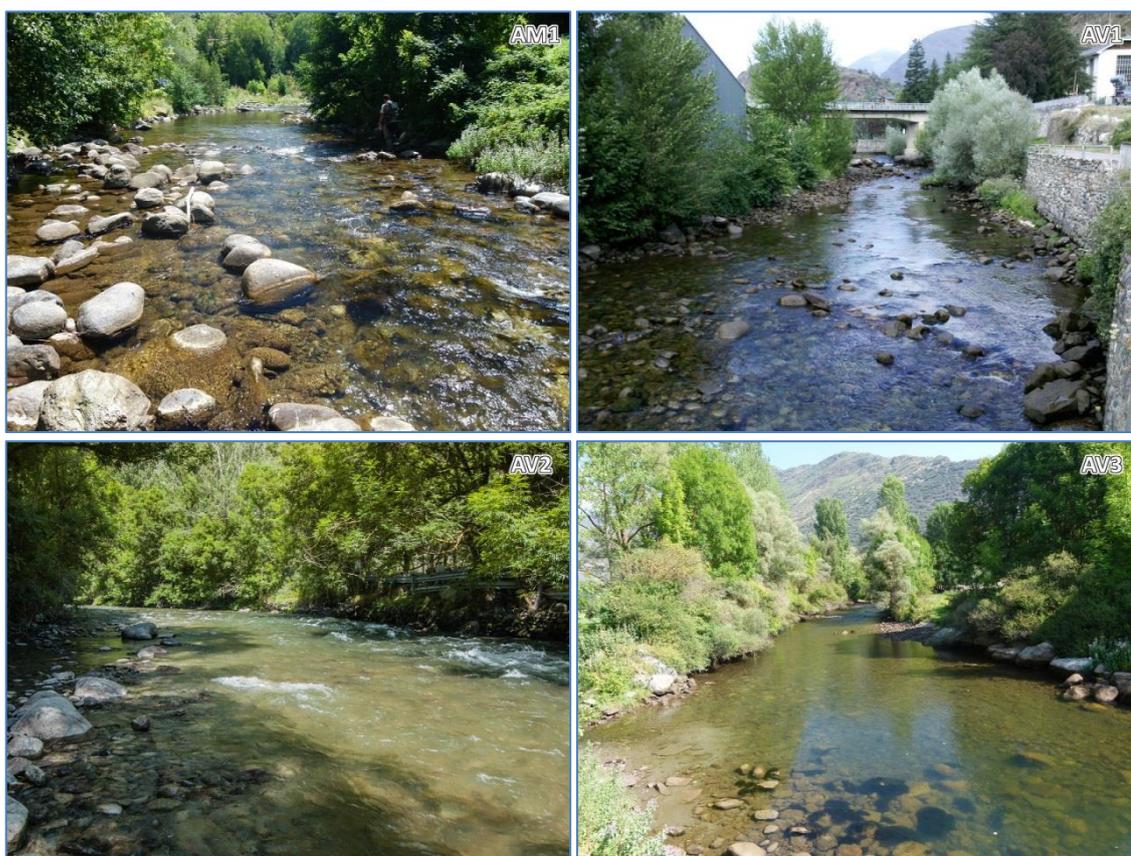


Figura 9. Detalle de las estaciones de muestreo del tramo de estudio del río Noguera Pallaresa. Las imágenes del tramo de hidropuntas (AV1, AV2 y AV3) se tomaron con caudales base sin hidropunta.

3.1.4 CENTRAL DE ESTERRI-UNARRE (RÉGIMEN DE HIDROPUNTAS)

La central de Esterrri-Unarre está situada en el margen izquierdo del río Noguera Pallaresa a las afueras de la población de Esterrri d'Àneu (Figuras 2 y 37). Fue inaugurada y puesta en servicio el año 1958 y tiene una concesión para explotar las aguas del Noguera Pallaresa y del Unarre. Su equipo de producción de energía está constituido por tres turbinas Francis (caudal máximo unitario: 7 m³/s; potencia máxima unitaria: 11 MVA) y una Pelton (caudal máximo: 2 m³/s; potencia máxima: 10 MVA). Las tres primeras aprovechan las aguas del Noguera Pallaresa, derivadas en el embalse de Borén (1.096 m snm), mediante un salto máximo de 139,6 m. La turbina Pelton recibe las aguas del río Unarre, derivadas en la presa de Cerbí (1.443 m snm), mediante un salto máximo de 465 m. El embalse de Borén es la principal captación de la central, con una aportación del 91% al total de agua turbinada durante el año 2012.



Figura 10. Edificio principal de la central hidroeléctrica de Esterrri-Unarre y sus tres turbinas Francis. Las dos imágenes inferiores muestran el embalse de Borén desde dos puntos de vista diferentes. Fotografías facilitadas por ENDESA.

A nivel de producción de energía, la media del periodo 2001-2012 ilustra el régimen de turbinado más frecuente en Esterrri-Unarre, con máximos de producción en los meses de abril a junio que coinciden con el deshielo y la máxima aportación del Noguera Pallaresa y sus afluentes (Figura 11). El volumen de agua susceptible de ser turbinado es, en general, proporcional al caudal natural disponible en la cuenca dada la limitada capacidad de regulación del embalse de Borén. De hecho, en términos de caudales medios mensuales para el periodo 2001-2012, el régimen de caudales turbinados es prácticamente idéntico al régimen hidrológico natural del Noguera Pallaresa por encima del embalse de Borén ($r: 0,998$; $n: 12$; $P < 0,01$; Figura 11). Esto se debe a que, en general, el volumen de agua turbinada cada día es el mismo que se acumula en el embalse de Borén (capacidad máxima: 0,9 hm³).

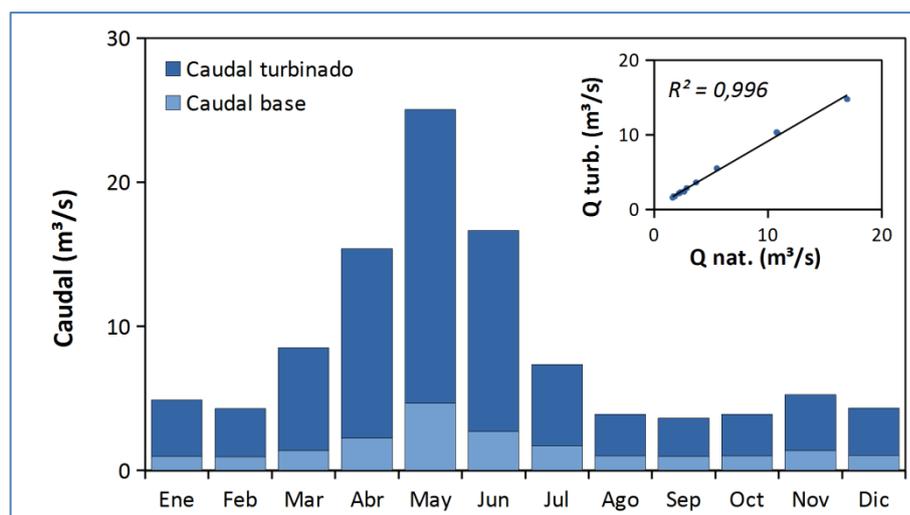


Figura 11. Caudales medios mensuales del periodo 2001-2012 en el tramo de hidropuntas. La relación del caudal turbinado del Noguera Pallaresa frente al caudal natural aguas arriba del embalse de Borén muestra un coeficiente de determinación muy alto. Fuente: Elaboración propia a partir de datos de ENDESA.

La Tabla 4 presenta la media diaria mensual de horas turbinadas por la central de Esterrri-Unarre en los años 2009 a 2012. Es en la época de deshielo, y coincidiendo con meses lluviosos (abril, mayo, junio) cuando más horas se turbinan al día.

Tabla 4. Media diaria mensual de horas turbinadas por la central Esterrri-Unarre con un caudal superior a 4 m³/s durante los años 2009 a 2012. Fuente: Elaboración propia a partir de datos de ENDESA.

Año	Ene	Feb	Mar	Abri	May	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic
2009	6,4	5,5	11,1	16,1	23,5	22,6	7,5	5,0	3,7	5,3	12,0	7,5
2010	5,8	4,6	11,0	16,8	22,5	24,0	13,8	5,9	3,3	6,1	5,8	8,3
2011	5,5	5,3	10,8	23,8	20,6	16,2	7,9	5,5	3,3	2,7	13,8	5,3
2012	6,7	5,1	10,5	15,9	24,0	17,4	7,6	4,2	3,5	7,3	4,3	5,3
Media	6,1	5,1	10,9	18,2	22,7	20,1	9,2	5,2	3,5	5,4	9,0	6,6

Las hidropuntas, generadas por la central Esterrri-Unarre suelen realizarse una vez al día o dos como máximo (Figura 12). En general comienzan a primera hora de la mañana, coincidiendo con las horas de mayor demanda y pueden alargarse hasta primeras horas de la tarde. Su amplitud es muy variable, llegando a alcanzar los 20 m³/s, a partir de un caudal medio base entre 0,5 y 0,7 m³/s. La distribución a lo largo de un mes tipo evidencia que la frecuencia de las hidropuntas tiene un ritmo muy regular (Figura 12). Cabe indicar que las hidropuntas generadas por la central de Esterrri-Unarre son de larga duración (≥ 4 horas) de tal forma que su hidrograma tiene forma de “meseta” y no de “diente de sierra”.

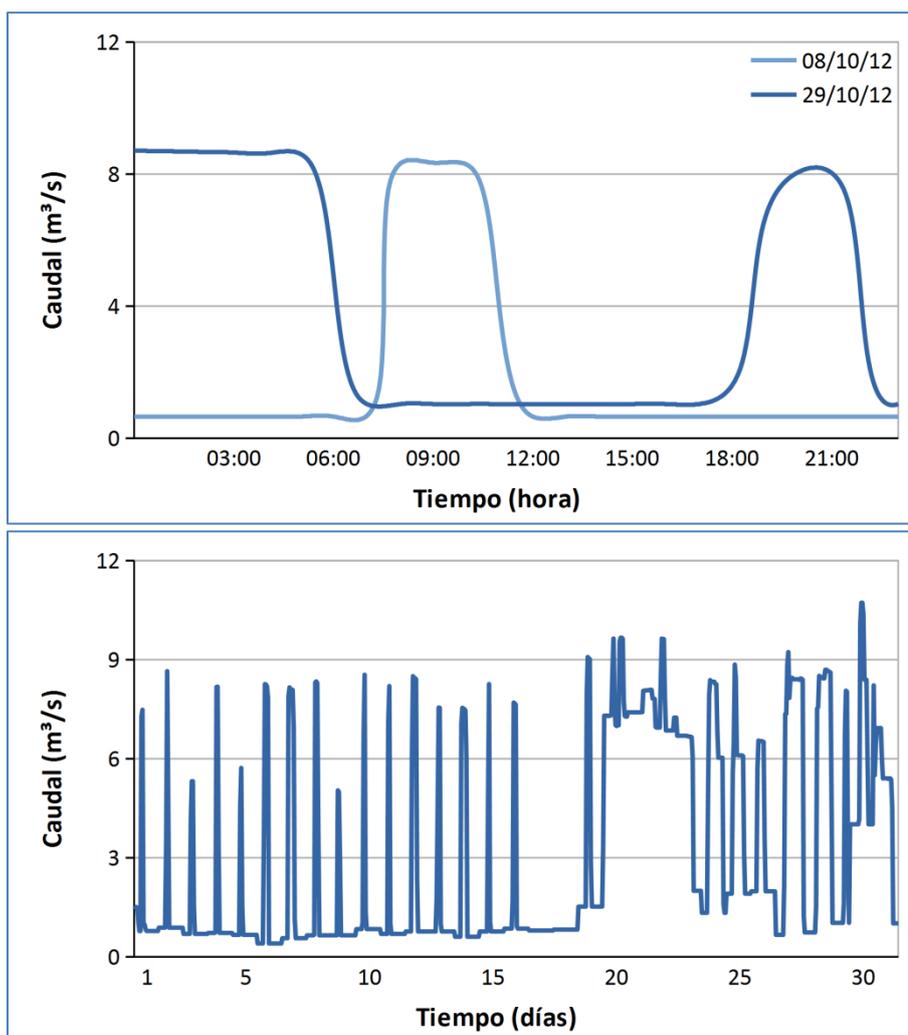


Figura 12. Hidropunta característica y su distribución temporal en la zona de estudio en dos días estándares (arriba) y en el conjunto de un mes típico (octubre de 2012). El caudal en el tramo control corresponde con el caudal base en ambos hidrogramas. Fuente: Elaboración propia a partir de datos de ENDESA.

Para caracterizar las tasas de cambio de caudal por unidad de tiempo asociadas a las hidropuntas de la central de Esteri-Unarre, se ha trabajado con las series de datos horarios correspondientes a los años 2009 (año húmedo), 2010 (año medio) y 2011 (año seco) de acuerdo con los datos presentados en la Figura 13. En principio, en los años más secos el rango de caudales de las hidropuntas, tenderá a ser algo menor (caudales base algo más bajos y caudales punta muy inferiores) y las duraciones totales también serán menores, mientras que en los años húmedos la situación es la inversa.

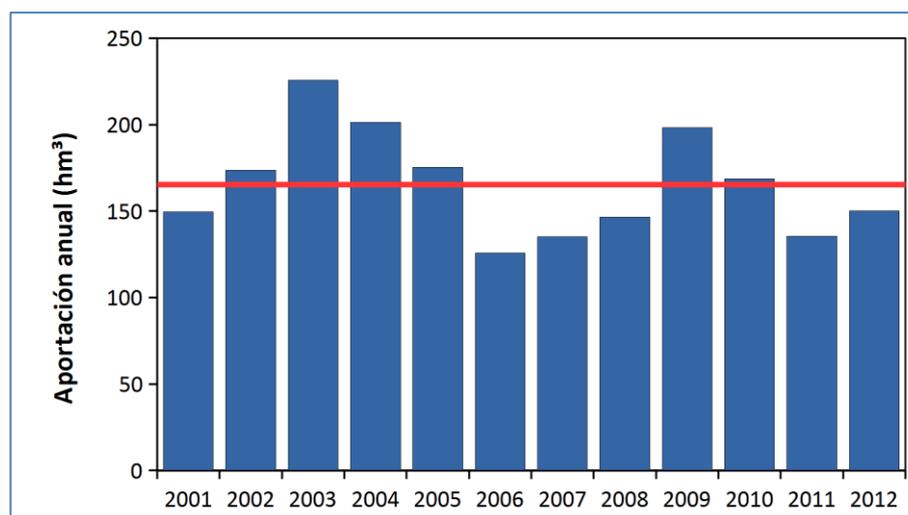


Figura 13. Aportación media (línea en rojo) de la Noguera Pallaresa al embalse de Borén entre los años 2001 y 2012. Fuente: *Elaboración propia a partir de datos de ENDESA.*

Los cálculos realizados proporcionan la tasa de cambio de caudal media y la máxima para cada uno de los años seleccionados (Tabla 5). En años con una aportación de tipo medio, como 2010, las tasas de cambio en ascenso y descenso fueron algo inferiores a las de años secos y húmedos. Estos resultados deben estar sin duda relacionados con la gestión hidroeléctrica de las hidropuntas en función de la disponibilidad de agua. En años secos, es probable que las hidropuntas deban realizarse con menos grupos hidroeléctricos y con rampas de ascenso y descenso más pronunciadas para poder cerrar el ciclo con el mínimo volumen de agua. En años húmedos, dado que las garantías de reposición de volúmenes regulados, son muy altas, pueden utilizarse todos los grupos hidroeléctricos con mayor versatilidad (3 de 7 m³/s + 1 de 2 m³/s), la entrada en funcionamiento escalonada de los cuales, genera cambios rápidos en los caudales turbinados.

Tabla 5. Tasa de cambio de caudal (K; m³/s-h) para un año húmedo, uno medio y uno seco. Fuente: *Elaboración propia a partir de datos de ENDESA.*

Tasa de cambio de caudal (K; m ³ /s-h)	Año húmedo (2009)	Año medio (2010)	Año seco (2011)
K media (ascenso)	1,97	1,65	2,00
K media (descenso)	1,63	1,30	1,63
K máxima (ascenso)	13,86	11,80	14,51
K máxima (descenso)	14,71	12,24	15,82

Las Figuras 14 y 15 muestran las curvas de aumento y descenso de caudales aplicando las tasas de cambio por hora (m³/s-h) medias y máximas para un año de aportación hidrológica media (2010). Como se puede apreciar, existe un amplio margen de diferencia entre la tasa de cambio media y la máxima. Cabe indicar que en condiciones ordinarias, el hidrograma de las hidropuntas estudiadas no se ajusta a ninguno de los dos escenarios sino a una combinación de ambos. En los primeros minutos se pueden alcanzar tasas de cambio muy altas como consecuencia de que el incremento relativo de caudal en el rango de caudales bajos para dos escalones de tiempo sucesivos, puede ser muy alto (e.g. pasar de 0,5 m³/s a 1,0 m³/s supone

duplicar el caudal), mientras que para caudales mayores puede ser muy bajo (e.g. pasar de 15 a 17 m³/s representa un factor de aumento de tan solo 1,13). Se deduce por tanto que, en condiciones ordinarias, las máximas tasas de cambio de caudal por unidad de tiempo son las más características de los momentos iniciales (fase de ascenso) y finales (fase de descenso) de las hidropuntas, mientras que las tasas medias ocuparían la mayor parte del tiempo del hidrograma de la hidropunta, con los valores mínimos en los extremos opuestos.

En años húmedos, tal y como ya se ha expuesto, la entrada en funcionamiento de los 4 grupos hidroeléctricos de la Central Esterra-Unarre, de forma escalonada, puede generar también tasas de incremento de caudal elevadas en zonas intermedias del hidrograma adoptado por la hidropunta.

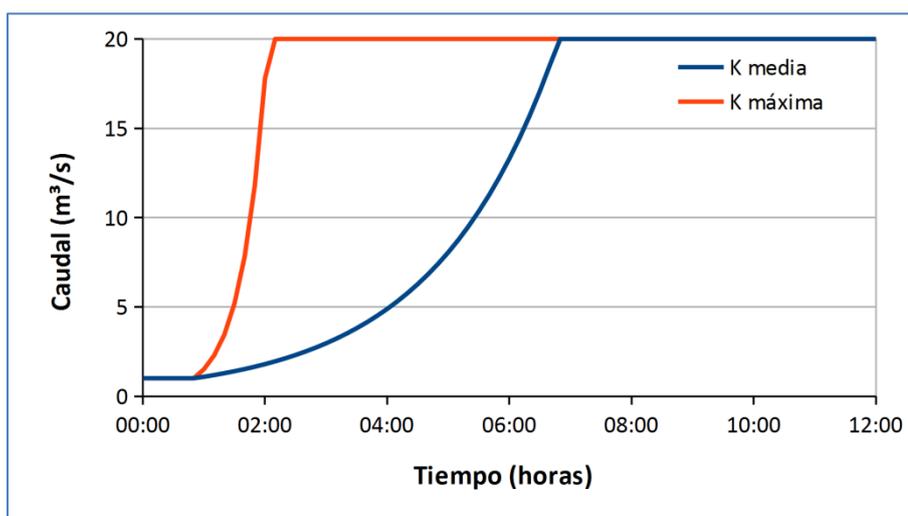


Figura 14. Tasa de cambio (K; m³/s-h) en ascenso (media: 1,7; máxima: 11,8) para un año de aportación hidrológica media (2010).

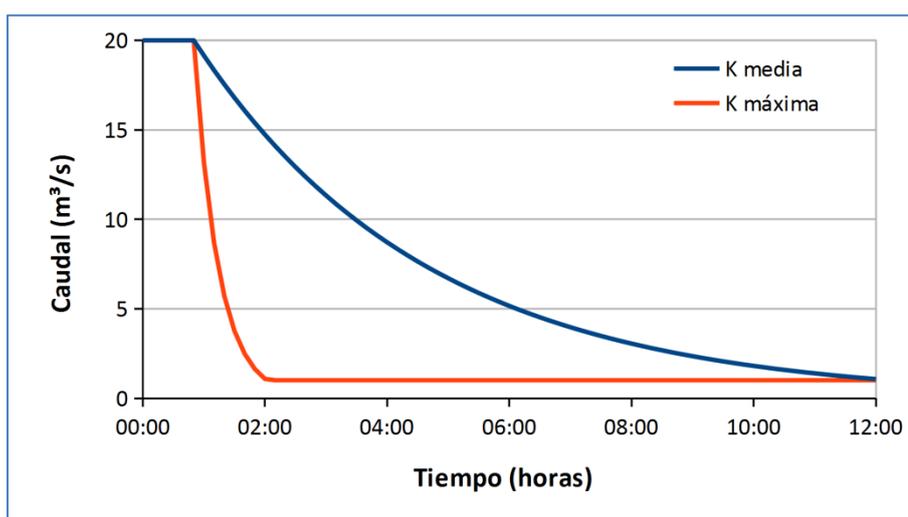


Figura 15. Tasa de cambio (K; m³/s-h) en descenso (media: 1,3; máxima: 12,2) para un año de aportación hidrológica media (2010).



Figura 16 Detalle fotográfico secuencial de una hidropunta en la estación de muestreo AV3.

3.2 METODOLOGÍA

En el presente apartado se describen las metodologías y los materiales utilizados en cada una de las partes en las que se divide la presente Tesis Doctoral. En la Tabla 6 se detallan los estudios realizados indicando la zona donde se hicieron (ríos Flamisell y Noguera Pallaresa) y los años en los que se llevaron a cabo.

Tabla 6. Estudios realizados en cada zona (ríos Flamisell y Noguera Pallaresa) a lo largo de los 5 años de muestreos de campo.

Estudio	Flamisell					Noguera Pallaresa				
	2011	2012	2013	2014	2015	2011	2012	2013	2014	2015
Caracterización hidromorfológica	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
Dinámica poblacional	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
Movilidad diaria estival							•			
Movilidad durante una hidropunta							•			
Movilidad estacional			•				•			
Patrón de alimentación estival						•				

3.2.1 CARACTERIZACIÓN HIDROMORFOLÓGICA

La clasificación de los tramos en unidades hidromorfológicas (UHM) partió de las 11 categorías propuestas por Malavoi y Souchon (2002). Sin embargo, para el posterior tratamiento y análisis de datos se agruparon en tres categorías (rápido, tabla, poza). Esta simplificación conserva la información relativa a la alternancia de ambientes reófilos y limnófilos (leníticos) a lo largo de todo el tramo fluvial y permite caracterizar suficientemente el hábitat físico a los efectos del presente estudio. En la Tabla 7 se detallan los principales descriptores que definen estas UHM características del mesohábitat de la trucha en los dos escenarios de estudio (río Flamisell y río Noguera Pallaresa).

Tabla 7. Descriptores que definen las unidades hidromorfológicas (UHM). Simplificación de la propuesta de Malavoi y Souchon (2002).

Descriptor	Poza	Tabla	Rápido
Profundidad	≥ 45	< 45	< 45
Velocidad	< 30	< 30	≥ 30
Turbulencia	Sin	Sin	Apreciable

La cartografía de las UHM se realizó recorriendo el cauce fluvial en dirección contracorriente y, con ayuda de cinta métrica, ortofotomapas y GPS, se marcaron los límites sobre el cauce de cada UHM, su longitud y su anchura, caracterizándose cada una de ellas mediante la profundidad y la velocidad media de la corriente, la presencia de refugios para los peces y la granulometría del sustrato. Las dos primeras variables se estudiaron mediante la toma de diversos puntos (mínimo 7) ubicados de forma aleatoria dentro de la UHM, según el criterio

utilizado por Parasiewicz (2001). Para determinar la presencia de refugios también se utilizaron los criterios del citado autor, considerando la ausencia o presencia de diferentes tipos de refugio según se detalla en la Tabla 8. Las medidas de velocidad se tomaron con un correntímetro modelo Z4 de SEBA Hydrometre.

Tabla 8. Tipos de refugios según Parasiewicz (2001).

Categoría	Tipos de refugio
Estructura	Cuevas, cornisas
	Grandes bloques
	Escollera
	Restos leñosos
Vegetación	Vegetación colgante
	Vegetación sumergida
Sombra	Sombra de copas
Someros	Márgenes someros



Figura 17. Tareas de caracterización de las unidades hidromorfológicas (arriba) y de medición de la velocidad y la profundidad de la corriente (abajo).

Con el fin de caracterizar los tipos de sustratos en base a su composición granulométrica, se siguió la clasificación establecida por Wentworth (1922; Tabla 9). Esta es una clasificación sencilla y de fácil interpretación en el campo, que se basa en una estimación visual. Las determinaciones se llevaban a cabo en base al menos a dos transectos, en función de la heterogeneidad del sustrato encontrada, y recorriendo la totalidad de la UHM. Los resultados

se obtenían en forma de distribución, en tanto por ciento de cobertura del cauce, de cada tipo de clase de sustrato.

Tabla 9. Tipos de sustrato según Wentworth (1922).

Tipos	Diámetros (mm)	Detalles
Roca madre	-	Incluye bloques de más de 1 m
Bloques	> 250	Más grande que la palma de la mano
Piedras	60-250	Entre un puño y una palma
Cantos	20-60	Entre una uña pulgar y un puño
Gravas	0,2-20	Menor que una uña pulgar
Arenas	0,006-0,2	Tacto áspero, no mancha
Limos	< 0,006	Tacto suave, mancha

3.2.2 DINÁMICA POBLACIONAL

3.2.2.1 Estaciones de muestreo

El estudio de la dinámica poblacional se llevó a cabo en las dos zonas definidas en el apartado 3.1. En total se establecieron 7 estaciones de muestreo: 2 en el río Flamisell y 5 en el río Noguera Pallaresa (Figuras 27, 37 y Tabla 10). Inicialmente el estudio se diseñó para una duración de 3 años (2011 a 2013) y 6 estaciones de muestreo. Sin embargo, tal y como ya se ha comentado, el interés por incorporar los efectos de la crecida extraordinaria de junio de 2013 (periodo de retorno de unos 25 años) hizo que se alargara el estudio hasta 2015. Este cambio requirió replantear los puntos de muestreo para disponer de una mejor caracterización espacial en el tramo de hidropuntas, pero sin que esto implicase un incremento de recursos, tanto técnicos como económicos. Así pues, se incorporó un nuevo punto de muestreo en el río Noguera Pallaresa y se eliminó uno de los dos del Flamisell que, mediante el análisis previo de los datos recogidos hasta el año 2013, ya se había comprobado que aportaba una información menos relevante al estudio.

Tabla 10. Relación de las estaciones muestreadas en los ríos Flamisell y Noguera Pallaresa.

Código	Río	UTM H31 ETRS89			Muestreos				
		X	Y	Z	2011	2012	2013	2014	2015
FL1	Flamisell	333135	4696222	947	●	●	●	-	-
FL2	Flamisell	332280	4694978	885	●	●	●	●	●
AM1	Noguera Pallaresa	346118	4721558	959	●	●	●	●	●
AM2	Noguera Pallaresa	346181	4721132	953	●	●	●	●	-
AV1	Noguera Pallaresa	346399	4720863	950	●	●	●	●	-
AV2	Noguera Pallaresa	346535	4720092	942	●	●	●	●	●
AV3	Noguera Pallaresa	346461	4719532	939	-	-	●	●	●

3.2.2.2 Muestreo de peces

Durante los 5 años de este estudio se realizaron un total de 29 muestreos (8 en el río Flamisell y 21 en el Noguera Pallaresa). Todos ellos se realizaron en verano y se detallan en la Tabla 11.

La técnica empleada para capturar los peces fue la pesca eléctrica (Figura 18) que se llevó a cabo siguiendo las directrices de las normas internacionales (UNE-EN 14001 sobre “Muestreo de peces con electricidad”; AENOR, 2003; AENOR, 2007). Para ello se utilizó un equipo de pesca eléctrica portátil de la marca Hans Grassl (ELT 60II GI) que tiene una potencia de 1.300 W y permite trabajar con tensiones cercanas a 600 V en corriente continua. El equipo también puede trabajar con corriente alterna pulsátil, consiguiéndose tensiones cercanas a los 1.000 V y ajustes de la frecuencia de los pulsos entre 25 y 100 Hz.

Tabla 11. Muestreos realizados en los ríos Flamisell y Noguera Pallaresa entre 2011 y 2015.

Código	Río	Fecha	Longitud	Anchura	Superficie
FL1	Flamisell	26/07/2011	117	6,2	725
FL2	Flamisell	27/07/2011	102	6,3	643
FL1	Flamisell	27/07/2012	117	6,2	725
FL2	Flamisell	26/07/2012	249	6,2	1.544
FL1	Flamisell	24/07/2013	144	6,5	936
FL2	Flamisell	25/07/2013	102	6,3	643
FL2	Flamisell	02/07/2014	100	10,0	1.000
FL2	Flamisell	04/08/2105	115	6,8	782
AM1	Noguera Pallaresa	26/08/2011	84	11,8	985
AM2	Noguera Pallaresa	25/08/2011	82	10,7	872
AV1	Noguera Pallaresa	25/08/2011	86	8,6	740
AV2	Noguera Pallaresa	22/08/2011	133	9,9	1.317
AM1	Noguera Pallaresa	28/08/2012	103	10,8	1.115
AM2	Noguera Pallaresa	31/08/2012	92	10,1	929
AV1	Noguera Pallaresa	31/08/2012	54	8,6	464
AV2	Noguera Pallaresa	27/08/2012	150	8,7	1.303
AM1	Noguera Pallaresa	14/08/2013	89	12,4	1.104
AM2	Noguera Pallaresa	13/08/2013	104	10,5	1.092
AV1	Noguera Pallaresa	13/08/2013	44	10,2	449
AV2	Noguera Pallaresa	13/08/2013	123	13,4	1.648
AV3	Noguera Pallaresa	14/08/2013	50	9,0	450
AM1	Noguera Pallaresa	20/08/2014	85	12,5	1.063
AM2	Noguera Pallaresa	21/08/2014	105	6,1	643
AV1	Noguera Pallaresa	21/08/2014	80	7,9	629
AV2	Noguera Pallaresa	20/08/2014	90	12,1	1.089
AV3	Noguera Pallaresa	20/08/2014	90	9,6	868
AM1	Noguera Pallaresa	05/08/2015	90	5,0	450
AV2	Noguera Pallaresa	05/08/2015	85	6,0	510
AV3	Noguera Pallaresa	06/08/2015	70	12,0	840

El método de censo utilizado de referencia fue el de capturas sucesivas con esfuerzo constante propuesto por Zippin (1956, 1958). Sin embargo, en el presente caso el procedimiento de captura estaba en gran parte condicionado por la necesidad de disminuir al mínimo posible el tiempo de los muestreos, por varias razones todas ellas importantes. Por un lado había que coordinar los trabajos en el río con el régimen de turbinado de la central hidroeléctrica para poder obtener resultados en escenarios temporales concretos. A pesar de que este régimen de

hidropuntas estaba adaptado a las necesidades del estudio, las posibilidades de manejo de la curva de turbinado eran limitadas y al estudio le convenía poder muestrear fases concretas entre las hidropuntas. Por lo tanto, reducir el tiempo de los muestreos permitía obtener información de momentos de interés para el estudio, toda vez que aumentaba la seguridad para las personas a cargo de los trabajos en el río. Además, la reducción de los tiempos de muestreo aportaba el valor añadido de la proximidad temporal (mayor comparabilidad) de los muestreos entre el tramo de control y el de hidropuntas.

Bajo estos condicionantes se optó por llevar a cabo los muestreos en base a una única captura de acuerdo con Seber y Le Cren (1967). Este método permite realizar una estimación de la densidad y la biomasa de la población de peces, si se dispone de la capturabilidad o probabilidad de captura de un pez en un único pase, obtenida a partir de varias capturas sucesivas (Lobón-Cerviá y Utrilla, 1993).

Este procedimiento de muestreo, basado en una única captura, ha sido adoptado por algunos autores (Bohlin *et al.*, 1989) concluyendo que permite un nivel de precisión suficiente para la obtención de resultados sobre densidad y biomasa de peces en estudios en los que, como en el presente, tanto o más que la densidad y la biomasa en valores absolutos, interesa sobre todo analizar la magnitud y el sentido de los cambios entre poblaciones de trucha consideradas a lo largo del tiempo (campañas) o espacialmente (tramos), con lo que una única captura permitía maximizar la comparabilidad de resultados, objetivando posibles errores sistemáticos y minimizando el tiempo transcurrido entre muestreos.

Tabla 12. Capturabilidad (p) estimada para los muestreos con 2 pasadas según el método de Seber y Le Cren (1967). N1 y N2 indican el número de ejemplares capturados en cada pasada.

Fecha	Estación	N1	N2	p
26/08/11	AM1	211	124	0,41
22/08/11	AV2	60	36	0,40
20/08/14	AM1	86	47	0,45
20/08/14	AV2	45	17	0,62
05/08/15	AM1	73	36	0,51
27/07/16	AV2	34	17	0,50
27/07/11	FL2	424	158	0,63
26/07/11	FL1	281	80	0,72
27/07/12	FL1	298	80	0,73
24/07/13	FL1	97	48	0,51
25/07/13	FL2	63	28	0,56
04/08/15	FL2	177	76	0,57

La estimación de la capturabilidad se realizó en base a dos capturas (Seber y Le Cren, 1967) y varias réplicas. En la Tabla 12 se indican las capturabilidades obtenidas para los 12 muestreos realizados a lo largo de los 5 años de estudio, utilizados para la obtención de un valor medio. El resultado obtenido de 0,55, es prácticamente idéntico al obtenido para la trucha en Catalunya (0,54) por Sostoa *et al.*, (2003) y al descrito en el río Esva (0,59) por Lobón-Cerviá y Utrilla

(1993). Para los cálculos se utilizaron índices de capturabilidad media distintos para alevines (0,53), juveniles (0,58) y adultos (0,69).

Todos los inventarios se realizaron seleccionando tramos de unos 100 m de longitud que incluyeran la variedad de unidades hidromorfológicas definitorias del mesohábitat de la trucha. En ellos se realizaron 1 o 2 pescas consecutivas, recorriendo el cauce en dirección aguas arriba y extrayendo los peces con ayuda de sacaderas. Los ejemplares capturados se mantuvieron en viveros, fuera de la zona de influencia de la corriente eléctrica, en agua corriente bien oxigenada hasta su posterior manejo. Al final de cada pasada, se procedía a determinar la especie y tomar las medidas biométricas de los ejemplares capturados. Previamente estos fueron anestesiados con metasulfonato de tricaina (MS-222; 50 mg/L) para minimizar el estrés asociado a su manipulación.



Figura 18. Equipo de pesca eléctrica utilizado (Hans Grassl ELT 60II GI) y detalles del censo con pesca eléctrica y la toma de medidas biométricas de las truchas capturadas.

Se midió la longitud furcal de todos los peces capturados y el peso de una muestra suficientemente grande ($n \geq 50$), estimando el peso del resto a partir de la relación longitud-peso correspondiente. La longitud se midió con un ictiómetro (precisión ± 1 mm) y el peso con una balanza eléctrica (precisión $\pm 0,1$ g). Ambas determinaciones se realizaron *in situ* (Figura 18). Después de la toma de las medidas biométricas y pasado el efecto del anestésico, todos los ejemplares fueron devueltos al río, a mitad del tramo de captura, para favorecer su rápida redistribución. En el posterior tratamiento de datos se calculó el factor de condición relativo de los ejemplares pesados en campo mediante la expresión $Kn = (W/W') \cdot 100$ donde W es el

peso del individuo y W' es el peso predicho por la regresión longitud-peso de la población muestreada, de acuerdo con Le Cren (1951).

3.2.2.3 Estructura de tallas

La estructura de tallas se analizó mediante un índice de diversidad como el de Pielou (1969):

$$D = 1 - \sum_{i=1}^S p_i^2$$

donde p es la proporción de individuos de la clase i .

Dado que el número de clases establecidas era constante, mediante este índice se trataba de cuantificar la existencia o no de dominancias de determinadas clases de talla sobre el conjunto.

La estructura de tallas de una población informa sobre la longevidad de los individuos, el éxito de la reproducción, y la existencia de condiciones adecuadas para el desarrollo de todas las fases vitales. Estructuras de edades simplificadas (e.g. solo individuos juveniles o solo adultos) son indicadores de la presencia de factores adversos, naturales o antrópicos, que limitan la población. El índice de Pielou (D) varía entre 1 (estructura poblacional diversa) y 0 (estructura muy simplificada).

3.2.2.4 Edad y estructura demográfica

La estructura demográfica se determinó a partir de la frecuencia de tallas de la población. Para ello primero se estimó la edad de los peces mediante el método de Bhattacharya (Bhattacharya, 1967) que supone que el tamaño de los ejemplares correspondientes a los diferentes grupos de edad tiende a presentar una distribución Normal (dentro de cada grupo de edad). Los máximos modales de la distribución de frecuencias pueden interpretarse como el tamaño medio de los peces para cada una de las edades contempladas. El método permite separar la superposición de los elementos de las diferentes distribuciones normales, mediante el análisis de la frecuencia observada. Los cálculos se realizaron con el programa FISAT II (Gayanilo *et al.*, 2005). La Figura 19 muestra una pantalla del citado programa en el momento de establecer un grupo de edad.

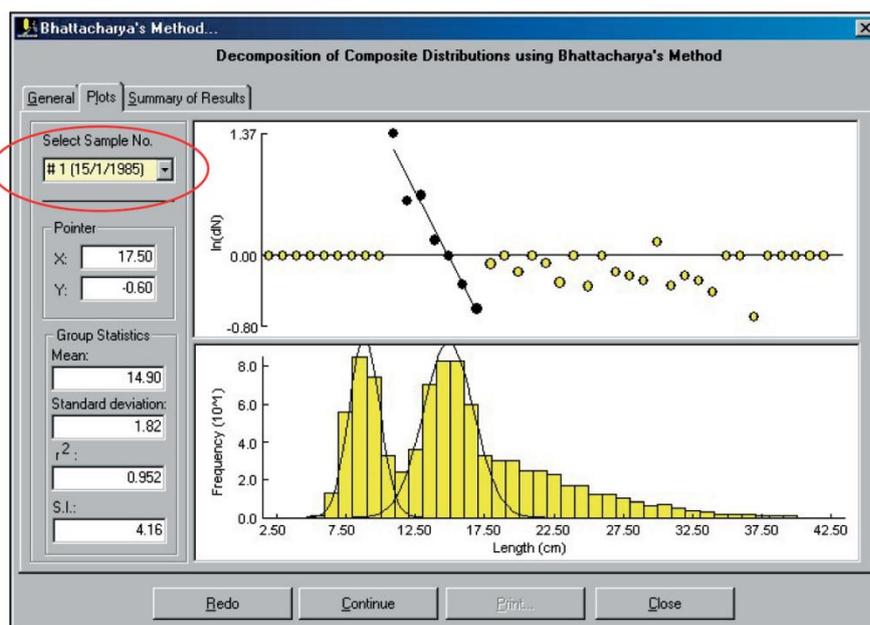


Figura 19. Captura de pantalla del programa FISAT II (Gayanilo *et al.*, 2005) en la fase de descomposición de distribuciones utilizando el método de Bhattacharya (Bhattacharya, 1967).

3.2.2.5 Densidad y biomasa

La densidad y la biomasa se estimó para el conjunto de la población y para los principales grupos de edad (0+: alevines; 1+: juveniles; $\geq 2+$: subadultos y adultos).

Todos los cálculos de densidad se llevaron a cabo aplicando el método general de Zippin para el caso particular de una única captura, tal y como ya se ha expuesto. La biomasa se calculó como la suma de los pesos de todos los individuos capturados y asignando a los no capturados, estimados según el método explicado para la densidad, un peso igual a la media de los peces capturados. La variabilidad de estos parámetros se determinó mediante estadísticas básicas (medias, percentiles) y el coeficiente de variación (CV):

$$CV = \frac{\sigma}{\bar{x}} \times 100$$

donde \bar{x} es la densidad media y σ la desviación estándar.

El CV de la densidad y la biomasa permite valorar la variabilidad de estos parámetros a escala estacional o anual. Para clasificar las variaciones poblacionales se usan los siguientes criterios (Freeman *et al.*, 1988):

- $CV \leq 25\%$ = estable;
- $26\% \leq CV \leq 50\%$ = moderadamente estable;
- $51\% \leq CV \leq 75\%$ = moderadamente fluctuante;
- $CV \geq 76\%$ = fluctuante.

3.2.3 MOVILIDAD DE LA TRUCHA

3.2.3.1 Estrategia de muestreo

Tal y como ya se ha indicado, se han utilizado dos escenarios para el análisis de la movilidad de la trucha: uno de referencia en el río Flamisell y otro de experimentación con hidropuntas, en el río Noguera Pallaresa.

El estudio de referencia sobre la movilidad de la trucha en tramos altos de ríos pirenaicos se realizó en el río Flamisell y en concreto en el tramo regulado por la central hidroeléctrica de La Plana. No se dispone de datos sobre aforos en el tramo de estudio por lo que a los efectos de reconocer su régimen hidrológico, se han utilizado los registros de la estación de aforos de Capdella (Figura 20).

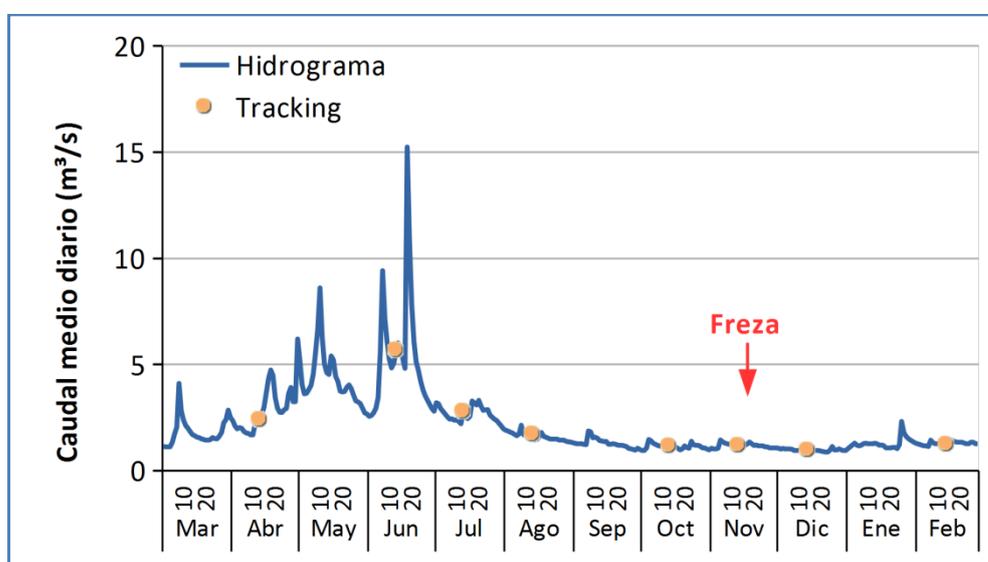


Figura 20. Hidrograma del río Flamisell en la estación de aforos de Capdella (por encima del tramo regulado; Figura 4) durante el periodo de estudio (abril 2013 – febrero 2014). Se indica la época en que se observó frezar las truchas y las campañas de tracking. Fuente: Confederación Hidrográfica del Ebro.

Para estudiar el patrón de movilidad anual de la trucha a escala poblacional e individual en el río Flamisell se planificó el marcaje de un número elevado de truchas para que los resultados fuesen representativos de toda la variabilidad individual de la población y suficientemente robustos estadísticamente. Entre abril y julio de 2013 se capturaron 997 truchas con pesca eléctrica, en una zona central de 2.100 m de longitud dentro del tramo de estudio, flanqueada por un subtramo aguas abajo de 860 m y otro aguas arriba de 600 m. La longitud total del tramo de estudio fue de 3.560 m (Figura 27). Las truchas capturadas se marcaron y se posicionaron mensualmente hasta febrero de 2014 recorriendo, en cada campaña (Figura 20), todo el tramo fluvial entero.

La experimentación sobre la movilidad en tramos sometidos a un régimen de caudales con hidropuntas se realizó en el río Noguera Pallaresa y en concreto en el tramo experimental situado aguas abajo de la central hidroeléctrica de Esterri-Unarre (Endesa).

Para estudiar el patrón de movilidad diaria y los efectos que podían tener las hidropuntas sobre él, se planificó conjuntamente con Endesa, un escenario de una hidropunta controlada diaria. Durante 5 días consecutivos, se ajustó el funcionamiento de la central hidroeléctrica de Esterri-Unarre a un régimen de turbinado de una única hidropunta diaria de 4 horas de duración (Figura 21). Durante este ciclo se pasaba de un caudal base medio de 0,6 m³/s a una punta de caudal media de 9,6 m³/s (máximo: 11,1 m³/s) por las mañanas (8:00 a 12:00 horas).

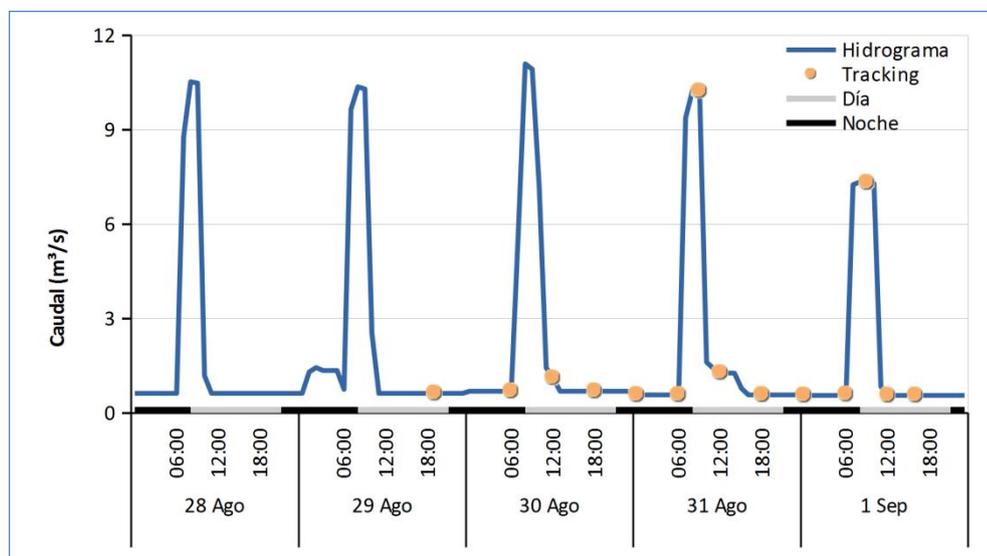


Figura 21. Hidrograma del río Noguera Pallaresa en el tramo de hidropuntas durante la campaña de estudio del patrón de movilidad diaria de la trucha (agosto 2012).

Tabla 13. Periodos horarios establecidos para el análisis de movilidad y horas del día correspondientes al inicio y final de cada periodo en las que se realizaron las campañas de tracking correspondientes.

Periodos horarios	Horas del día comparadas (inicio y final de cada periodo)
<i>Patrón diario</i>	
Noche	01:00-07:00
Mañana	07:00-13:00
Tarde	13:00-19:00
Anochecer	19:00-01:00
<i>Patrón hidropuntas</i>	
Inicio HP	07:00-10:00
Final HP	10:00-13:00

Para los estudios de movilidad a escala diaria, se marcaron 21 truchas (10 en el tramo control y 11 en el de hidropuntas) y se siguió su posicionamiento a lo largo de un ciclo de 56 horas (29-31 agosto, 2012). Para evitar incorporar un sesgo en el comportamiento de las truchas tras modificar el régimen de turbinado de la central, se dejaron un par de días de aclimatación antes de iniciar las tareas de posicionamiento. A partir del tercer día, se posicionaron todas las truchas en los momentos previos a la llegada de las hidropuntas, durante las mismas e

inmediatamente al finalizar. Con la finalidad de completar el ciclo de movimientos diarios, se volvieron a localizar a media tarde y a medianoche (Figura 21, Tabla 13).

Tal y como muestra la Tabla 13 a nivel de patrón diario, se establecieron 4 periodos de la misma duración (6 horas), cerrando un ciclo completo de 24 horas. Las campañas de posicionamiento (tracking) se llevaron a cabo al inicio y final de cada uno de los 4 periodos indicados.

Finalizado el estudio a escala diaria, se siguieron realizando campañas de seguimiento del posicionado de las truchas hasta finales de diciembre para poder analizar el patrón de movilidad estacional y especialmente el relacionado con la época reproductora (Figura 22). Para la escala estacional, se realizaron 12 campañas en total y los intervalos de seguimiento se ajustaron a unos 10 días (n: 12; rango: 6-16 días).

Estas campañas también se aprovecharon para determinar la época de freza y localizar posibles frezaderos. La freza tuvo lugar durante noviembre con un pico de actividad localizado a mediados del mes (Figura 22), tal como también se observó en el río Flamisell y como ha sido documentado en otras áreas de los Pirineos (Baran *et al.*, 1997). Los frezaderos se identificaron por su configuración característica, como una depresión del terreno seguida inmediatamente por un montículo de gravas aguas abajo, y también por la falta de perifiton sobre el sustrato, que le imprime una coloración distinta, al estar removido por las actividades de excavación que realizan las hembras (Crisp y Carling, 1989; Delacoste *et al.*, 1993).

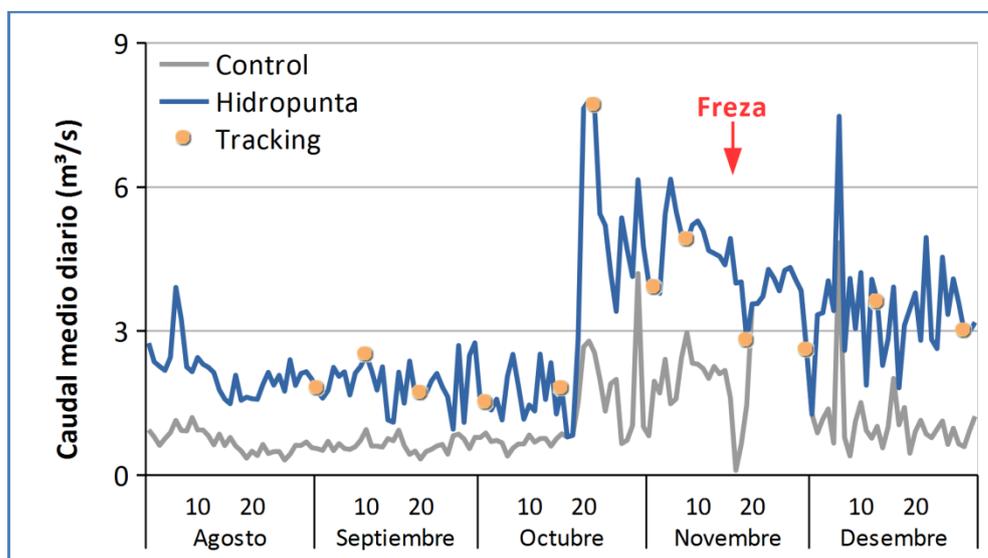


Figura 22. Hidrograma del río Noguera Pallaresa en los tramos de control e hidropuntas durante el periodo de seguimiento (septiembre a diciembre de 2012). Se indica la época en que se observó frezar las truchas y las campañas de tracking.

3.2.3.2 Selección de la técnica de marcaje

Para estudiar los movimientos de los peces, las técnicas más comúnmente utilizadas presentan algunos inconvenientes. En efecto, los métodos de captura, marcaje y recaptura mediante pesca eléctrica están condicionados por la perturbación ocasionada por las repetidas capturas,

por los efectos sobre el comportamiento y la fisiología de los peces y por la extensión espacial del área muestreo (Lucas & Baras, 2000).

La radiotelemetría es una técnica frecuentemente utilizada, limitada por los elevados costes económicos de los transmisores y por el trabajo de campo intensivo que se requiere para efectuar el seguimiento simultáneo de un número elevado de peces. Por estas razones, el número de peces utilizado en estudios con esta tecnología suele ser bajo, y los resultados basados en un número limitado de animales pueden no ser estadísticamente robustos o no representar adecuadamente los patrones de movimiento del conjunto de la población (Börger *et al.*, 2006).

La tecnología PIT (*Passive Integrated Transponder*) supera algunas de estas limitaciones y los avances recientes, como los lectores portátiles, permiten el seguimiento de un gran número de individuos a mayores escalas espaciales y temporales (Roussel *et al.*, 2004; Linnansaari *et al.*, 2007). Las tasas de retención de marcas PIT-tags son elevadas y sin efectos aparentes sobre el comportamiento, el crecimiento y la supervivencia de los peces (Gries & Letcher, 2002; Dare, 2003).

El estudio en el río Flamisell tenía que garantizar un elevado número de ejemplares marcados y cubrir un largo periodo de tiempo. Estos aspectos determinaron que la técnica empleada fuese el marcaje con PIT-tags. Esta técnica requiere que se pueda vadear el río porque la detección de las truchas debe realizarse a poca distancia del receptor (< 1 m), condición que se cumplía en el tramo seleccionado del río Flamisell.

El estudio de los efectos de las hidropuntas sobre la movilidad de las truchas tenía el gran condicionante de que no se podía vadear el río durante las hidropuntas y se tenía que posicionar desde la orilla. Este hecho descartaba la técnica de PIT-tags como válida, por lo que se optó por trabajar con transmisores de radiofrecuencia. Por otro lado, esta parte del estudio tenía una duración (pocos meses) que era compatible con la duración de las baterías de los transmisores. No obstante, el elevado coste económico de los transmisores limitó el número de ejemplares marcados a un total de 34.

3.2.3.3 Transponedores Pasivos Integrados (PIT-tag)

Marcaje

En el tramo de referencia (río Flamisell), de las 997 truchas capturadas, la mayoría de los individuos (n: 840) se marcaron entre el 8 y 12 de abril, mientras que el resto (n: 157) se hizo entre el 24 y 25 de julio.

Las marcas implantadas fueron HDX PIT-tags (Oregón RFID) de 12mm (12 x 2,12 mm; 0,1 g) para las truchas de entre 80 y 120 mm de longitud furcal, y de 23 mm (23 x 3,65 mm; 0,6 g) para las mayores de 120 mm. El peso del transmisor fue en promedio del 1,29% del peso corporal y no excedió en ningún caso al 2% de dicho peso.

Antes de marcar los peces se anestesiaban mediante inmersión en metasulfonato de tricaina (MS-222; 50 mg/L) y se medía su longitud furcal (± 1 mm) y su peso ($\pm 0,1$ g). Los transmisores

fueron insertados quirúrgicamente en la cavidad peritoneal de los peces (Jepsen *et al.*, 2002), mediante una aguja esterilizada montada en un inyector (Figura 23). Tras la implantación, la incisión se trató con un cicatrizante de acción antibiótica (BLASTOESTIMULINA®) y un fungicida (FURACIN®).

Todo el material quirúrgico utilizado en el procedimiento de marcaje, se esterilizó previamente con una solución de alcohol al 96%. El procedimiento quirúrgico completo duraba aproximadamente 1 minuto por individuo. A todos los peces marcados se les cortó la aleta adiposa con la finalidad de comprobar posteriormente su pertenencia al grupo de ejemplares marcados y ver si mantenían el transmisor o lo habían perdido. Finalmente, todos los peces se dejaron recuperar durante 2-4 h en el río antes de ser liberados cerca del sitio de captura.

Para evaluar el porcentaje de retención de las PIT-tags se realizaron dos campañas de pesca eléctrica en julio y noviembre de 2013, que sirvieron para comprobar si las truchas que tenían cortada la aleta adiposa mantenían el transmisor.



Figura 23. Implante de una PIT-tag en la cavidad peritoneal de una trucha y registro de códigos mediante un lector de PIT-tags manual. En la parte inferior se observan las tareas de posicionamiento con un lector portátil y un gps de precisión.

Posicionamiento

La ubicación de las truchas en las campañas de seguimiento, se realizó mediante un equipo portátil de detección de PIT-tags (Roussel *et al.*, 2000; Cucherousset *et al.*, 2005). La unidad portátil consistía en un lector HDX de tipo mochila (Oregón RFID, Portland, OR, USA.)

conectado a un ordenador portátil a través de un adaptador de serie inalámbrico Bluetooth. El lector iba conectado por cable a una antena impermeable montada en una pértiga de PVC de 2,5 m de largo. Las distancias máximas de detección de las PIT-tags fueron de 30 a 55 cm, dependiendo de la orientación de la marca.

Las campañas de detección de PIT-tags se realizaron a intervalos de aproximadamente 1 mes, desde junio de 2013 a febrero de 2014 (n: 8 campañas; la campaña de mayo no se pudo llevar a cabo debido a las crecidas de deshielo; Figura 20). En cada campaña, el tramo de estudio de 3.560 m era recorrido por completo y a pie en dirección aguas arriba. Un operador del equipo de muestreo movía la antena de orilla a orilla a través de la superficie del agua, cubriendo toda la superficie del cauce. En zonas de cierto calado (> 30 cm), la antena se sumergía en el agua para mejorar la detección.

De acuerdo con observaciones personales directas llevadas a cabo a lo largo de varios años de estudios, la trucha común, cuando percibe algún tipo de perturbación o peligro en su entorno, tiene tendencia a ocultarse en refugios en lugar de moverse por el río para tratar de escapar, lo que permite unos porcentajes de detección muy altos mediante este método de seguimiento.

Cada vez que se detectaba una señal, se registraba el código de la marca, fecha, hora y la ubicación (determinada con el GPS Leica Zeno GG03, Leica Geosystems, Suiza; precisión de ≤ 5 m). Además, para diferenciar entre la detección de truchas vivas y falsos positivos (marcas perdidas depositadas en el lecho del río), el estado del pez (vivo, posiblemente vivo, marca perdida) se determinaba perturbando ligeramente el sustrato para provocar la huida del pez. Si la señal dejaba de detectarse, la marca se catalogaba como "trucha viva". Alternativamente, si todavía se detectaba la señal, la marca se etiquetaba como "posible trucha viva". Si la señal provenía de un hábitat donde se observaba de forma fehaciente que no había o no podía haber una trucha (por ejemplo, zonas someras muy expuestas sin refugios, sustrato fuera de agua, etc.) se registraba como "marca perdida".

Al final de los trabajos de seguimiento, se revisaron todos los registros de detección para cada marca. Las marcas clasificadas como "posible trucha viva" que mostraron un movimiento activo posterior (es decir, un cambio de ubicación), como prueba de que la trucha estaba viva, se establecieron definitivamente como "trucha viva". Los datos restantes clasificados como "posible trucha viva" sin una respuesta positiva posterior y los tipificados como "marca perdida", fueron excluidos de los análisis posteriores.

Para evaluar la eficiencia del equipo portátil de detección de PIT-tags, dos secciones de 200 m del tramo de estudio fueron exploradas primeramente con el detector, e inmediatamente después fueron muestreadas con pesca eléctrica. Las estimaciones de capturabilidad se aplicaron a las truchas recapturadas con una PIT-tag para estimar el número total de peces marcados presentes en esa sección. La eficiencia de detección se estimó como la proporción de las marcas detectadas respecto al número total estimado de peces marcados en esa sección.

Durante las campañas de detección de PIT-tags también se registró y posicionó la presencia de excrementos de nutria (*Lutra lutra*) como indicador de presión por depredación.

Todas las ubicaciones de los peces a partir de los datos de seguimiento se incorporaron a un Sistema de Información Geográfica (QGIS v. 2.6.0, <http://www.qgis.org>) para permitir cálculos de la distancia longitudinal de los movimientos entre las ubicaciones. Los trabajos mediante QGIS fueron bastante laboriosos. Partiendo de una digitalización lineal del cauce fluvial, se estableció un punto por cada metro longitudinal de tramo, tomando el punto cero en el límite inferior del tramo de estudio y el punto 3.560 en el superior. De esta forma cada detección de marca se posicionaba en su punto correspondiente del eje fluvial y se posibilitaba el cálculo de distancias, de forma precisa y rápida.

3.2.3.4 Transmisores de radiofrecuencia

Marcaje

En el tramo de experimentación con hidropuntas, en el río Noguera Pallaresa, se marcaron un total de 34 individuos de trucha: 18 individuos en el tramo afectado por las hidropuntas y 16 en el tramo de control (Tabla 14). La mayoría de los individuos (n: 21) se marcaron entre el 28 y 31 de agosto, mientras que el resto (n: 13) se marcaron el 15 de octubre con el fin de aumentar el conjunto de datos para el estudio del patrón de movilidad estacional.

Los transmisores implantados fueron de la marca Lotek Wireless MST720, MST820 y MST930, con un peso en aire de 1,3 g, 2,1 g y 4,0 g, respectivamente. Los transmisores fueron adaptados al tamaño del pez, con un peso del transmisor en promedio del 1,23% (rango: 0,59-2,00%) del peso corporal, sin exceder en ningún caso el 2% de dicho peso.

Antes de marcar los peces, se anestesiaban mediante inmersión en metasulfonato de triclaína (MS-222; 50 mg/L) y se les midió su longitud furcal (± 1 mm) y su peso ($\pm 0,1$ g). Los transmisores fueron insertados quirúrgicamente, mediante una incisión en la cavidad peritoneal de los peces (Jepsen *et al.*, 2002). Para ello se colocaron sobre una mesa quirúrgica en forma de V, con la parte ventral hacia arriba, suministrándoles continuamente la solución anestésica para mantener el efecto sedante y las branquias oxigenadas durante toda la operación de marcado (Figura 24).

Se realizó una incisión en la línea ventral media y el transmisor se implantó en la parte anterior de la cavidad peritoneal con la antena colocada a través de un orificio independiente hecho en la zona lateral del abdomen. Finalmente se suturaba la herida y se trataba con un cicatrizante de acción antibiótica (BLASTOESTIMULINA®) y un fungicida (FURACIN®).

Todo el material quirúrgico utilizado en este procedimiento se esterilizó previamente con una solución de alcohol al 96%. El procedimiento quirúrgico completo duró aproximadamente 10 minutos por individuo. Todos los peces se dejaron recuperar durante 2-4 h en el río antes de ser liberados cerca del sitio de captura.

La longitud media de las truchas marcadas para estudiar su patrón de movilidad fue de 238 ± 46 mm (n: 31; rango: 188-420), sin diferencias significativas entre el tramo de control y el de hidropuntas (*t*-test; $P > 0,05$). La biomasa media fue de 178 ± 114 g (rango: 81-675) y tampoco presentó diferencias entre tramos (*t*-test; $P > 0,05$).



Figura 24. Implante de un transmisor de radiofrecuencia en la cavidad peritoneal de una trucha (arriba) y tareas de posicionamiento con un receptor ICOM RC20 y una antena Yagi de 3 elementos (abajo).

Posicionamiento

La ubicación de las truchas en las campañas de detección, se realizó por triangulación utilizando un receptor ICOM RC20 y una antena Yagi de 3 elementos (Figura 24). Para ello se recorrió todo el tramo de estudio, caminando por la orilla. Después de la detección de una señal, la posición del pez se determinaba con una precisión de aproximadamente 5 m y se georeferenciaba con la ayuda de un GPS (Garmin GPS 60).

El estado de los peces detectados (es decir, vivos o muertos) se determinó observándolos físicamente cuando era posible, o determinando si estaba en una posición más río arriba que la ubicación anterior, como evidencia de que la trucha estaba viva.

Todas las ubicaciones de los peces a partir de los datos de seguimiento se trazaron en un Sistema de Información Geográfica (QGIS v. 2.6.0, <http://www.qgis.org>) para permitir cálculos de la distancia longitudinal de los movimientos entre las ubicaciones de los peces, adoptando la misma técnica de geoposicionamiento indicada con relación a los PIT-tags.

Tabla 14. Características biométricas, porcentaje del peso del transmisor respecto al peso de la trucha y relación de las partes del estudio (patrón diario, de hidropunta y estacional) y tramos del río Noguera Pallaresa (control e hidropunta) en los que se ha utilizado cada una de ellas. En la parte final de la tabla se resumen las medias y desviaciones estándar.

Código trucha	Fecha marcaje	Longitud (mm)	Peso (g)	% peso transmisor	Patrón diario	Patrón hidropunta	Patrón estacional
<i>Control</i>							
1	Agosto	206	106	1,23	●	-	●
2	Agosto	188	81	1,60	●	-	●
3	Agosto	219	127	1,02	●	-	●
4	Agosto	205	105	1,24	●	-	●
5	Agosto	227	142	0,92	●	-	●
6	Octubre	232	176	0,74	-	-	●
7	Agosto	221	131	1,60	●	-	●
10	Agosto	215	121	1,74	●	-	●
11	Agosto	220	129	1,63	●	-	●
12	Agosto	223	134	1,57	●	-	●
13	Octubre	420	675	0,59	-	-	●
17	Octubre	243	204	0,64	-	-	●
20	Agosto	210	113	1,15	●	-	●
26	Octubre	243	200	1,05	-	-	●
29	Octubre	260	213	0,99	-	-	-
30	Octubre	261	207	1,01	-	-	●
<i>Hidropunta</i>							
8	Agosto	285	302	0,70	●	●	●
9	Agosto	294	298	0,70	●	●	●
14	Octubre	350	425	0,94	-	-	●
15	Octubre	221	112	1,16	-	-	●
16	Octubre	223	150	0,87	-	-	●
18	Agosto	199	96	1,35	●	●	-
19	Agosto	201	99	1,31	●	●	-
21	Octubre	221	140	1,50	-	-	●
22	Octubre	223	162	1,30	-	-	●
23	Octubre	275	245	0,86	-	-	●
24	Agosto	203	105	2,00	●	●	●
25	Octubre	268	273	0,77	-	-	●
27	Agosto	205	106	1,98	●	●	●
28	Agosto	238	163	1,29	●	●	●
31	Agosto	237	161	1,30	●	●	●
32	Agosto	202	105	2,00	●	●	●
33	Agosto	217	124	1,69	●	●	●
34	Agosto	225	138	1,52	●	●	●
<i>Media ± SD</i>							
Control		237,1 ± 52,6	179,0 ± 138,6	1,17 ± 0,37			
Hidropunta		238,2 ± 40,8	178,0 ± 92,3	1,29 ± 0,43			
Total		237,6 ± 46,0	178,5 ± 114,5	1,23 ± 0,40			
<i>P</i>		0,87	0,82	0,39			

P define el *P*-valor asociado con la prueba *t*-test utilizado para analizar diferencias entre tramos.

3.2.3.5 Análisis del movimiento

Mediante el programa QGIS, los movimientos de los peces se cuantificaron como una distancia lineal (m), asignando valores positivos a los desplazamientos aguas arriba y valores negativos a los movimientos descendentes. Se consideraron como desplazamientos los cambios de posición de ≥ 5 m (es decir, la precisión del posicionamiento) registrados entre dos muestreos consecutivos. El *home range*⁵ se expresó como la distancia total entre las posiciones registradas más aguas arriba y más aguas abajo durante el período de seguimiento. La movilidad acumulada se calculó como la suma de todos los movimientos realizados entre campañas consecutivas y la movilidad neta como la diferencia entre la última posición en la que se detectó cada trucha y su posición inicial dentro del periodo de seguimiento.

Para cuantificar el alcance total del movimiento anual a nivel de la población del río Flamisell, se calculó por un lado la distancia media de movimiento en cada campaña y por otro, el grado de curtosis de las distribuciones de frecuencias de las distancias recorridas en cada campaña de muestreo, que se utiliza como un indicador de la variación a nivel individual en el comportamiento móvil de los peces (Skalski & Gilliam, 2000).

Se calculó la tasa de crecimiento y el factor de condición de las truchas del río Flamisell para averiguar si estos dos parámetros podían influir en el comportamiento móvil de los individuos. La tasa específica de crecimiento (SGR, en % diario) se calculó para todos los peces que fueron físicamente recapturados en la campaña de pesca eléctrica de noviembre de 2013 (n: 85) mediante la siguiente expresión:

$$SGR = \frac{(\ln_{longitud\ furcal\ final} - \ln_{longitud\ furcal\ inicial}) \times 100}{(intervalo\ de\ días\ entre\ capturas)}$$

El factor de condición relativo se calculó tal como se indica en el apartado 3.2.2.

3.2.4 ALIMENTACIÓN

3.2.4.1 Estrategia de muestreo

Para estudiar el patrón de alimentación estival de las truchas y los efectos que podían tener las hidropuntas sobre él, en el río Noguera Pallaresa, se planificó conjuntamente con Endesa, un escenario de dos hidropuntas controladas diarias. Durante 5 días consecutivos, se ajustó el funcionamiento de la central hidroeléctrica de Esterri-Unarre a un régimen de turbinado con dos hidropuntas diarias (Figura 25). Durante este ciclo se pasaba de un caudal base medio de 0,5 m³/s a una punta de caudal media de 7,7 m³/s (máximo: 9,1 m³/s).

⁵ A los efectos de los trabajos de seguimiento, el término de *home range*, se ha utilizado exclusivamente en su dimensión lineal, sin tener en cuenta la anchura del cauce.

El patrón de alimentación y la deriva de invertebrados se estudiaron durante un ciclo de 52 horas (22-24 agosto, 2011). Para evitar incorporar un sesgo en el comportamiento de las truchas tras modificar el régimen de turbinado de la central de Endesa, se dejaron un par de días de aclimatación antes de iniciar las tareas obtención de muestras de dieta y deriva. A partir del tercer día, se empezaron a tomar muestras en los momentos previos y posteriores a la llegada de las hidropuntas (Figura 25).

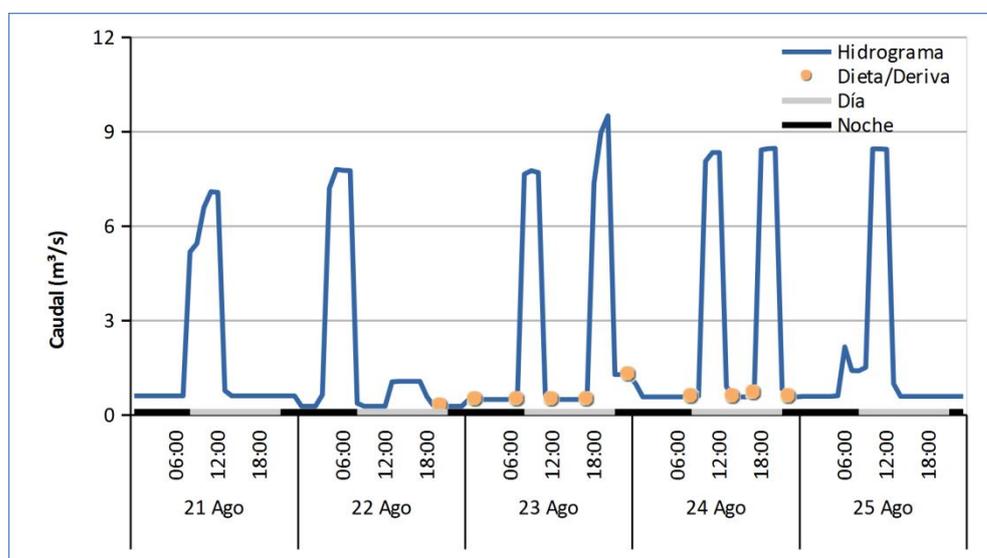


Figura 25. Hidrograma del río Noguera Pallaresa en el tramo de hidropuntas durante la campaña de estudio del patrón de alimentación diaria estival de la trucha (agosto 2011).

3.2.4.2 Contenido estomacal

Para evaluar los patrones de alimentación diaria de la trucha, se realizaron 10 capturas de 20 ejemplares de peces cada una, a intervalos de entre 4 y 8 horas (en función del horario y la duración de las hidropuntas) durante dos días consecutivos, tanto en el tramo de control como en el de hidropuntas.

Los muestreos de peces en cada tramo siempre se realizaron en diferentes secciones de cauce (rango: 30-60 m de longitud) para minimizar el estrés y la perturbación de los individuos. Después de la captura, los ejemplares se anestesiaban con MS-222 (50 mg/L), se medían (longitud furcal FL, mm) y pesaban (g). El contenido estomacal se recogió por lavado gástrico (Meehan & Miller, 1978) y se conservó en formaldehído (4%) para los posteriores trabajos de identificación taxonómica y recuento (Figura 26). Después de la recuperación de la anestesia, los peces eran liberados en la misma sección del río donde habían sido capturados.

3.2.4.3 Macroinvertebrados

Para evaluar los recursos alimenticios disponibles para los peces y su selección de presas, se recolectaron muestras bentónicas y de deriva de invertebrados en los tramos de control y de hidropuntas.

El bentos se muestreó una vez en cada tramo de estudio tomando aleatoriamente cuatro muestras por tramo mediante un Surber provisto de una red de malla de 250 μ m y un área de

0,18 m². Se prestó especial atención a realizar este muestreo en zonas centrales del cauce del río, permanentemente sumergidas. En total se obtuvieron 4 muestras de macroinvertebrados bentónicos por tramo.

Las redes de deriva (malla de 250 µm, 1 m de longitud y 30 cm de diámetro de boca) se colocaron en la corriente a una distancia mínima de 2 m de la orilla y siempre situadas inmediatamente aguas arriba de la sección de cauce empleada para la captura de truchas, de tal forma que todas las operaciones de pesca eléctrica se realizaron aguas abajo de las redes de deriva (Figura 26). Las redes estuvieron operativas durante las 52 horas totales de seguimiento. Se vaciaban cada 4-8 horas coincidiendo con las operaciones de captura de ejemplares y de obtención del contenido estomacal. Dado que se llevaron a cabo 10 capturas de 20 ejemplares en cada una, se obtuvo un total de 200 muestras de contenido estomacal y 10 muestras de deriva, tanto en el tramo de control como en el de hidropuntas.

Todos los organismos capturados se conservaron en formaldehído (4%) para su posterior identificación taxonómica y cuantificación.



Figura 26. Obtención del contenido gástrico por lavado estomacal (arriba) y redes de captura de deriva de invertebrados (abajo).

3.2.4.4 Análisis de la dieta

El contenido estomacal de cada trucha se pesó individualmente (0,01 g de precisión) en el laboratorio y junto con las muestras de deriva y macrobentos se cuantificaron e identificaron en general al nivel sistemático de familia. La densidad en las muestras bentónicas y de deriva se expresó como individuos/m² e individuos/m²·min, respectivamente.

Para cada trucha se calculó la intensidad de alimentación utilizando el índice de plenitud del estómago (*Fullnes Index; FI, mg/g*; Hyslop, 1980) que se calcula mediante la siguiente expresión:

$$FI = \frac{SW}{FW}$$

Donde *SW* es el peso del contenido fresco del estómago (mg) y *FW* el peso del pez (g).

Para la descripción de la dieta de la trucha y de acuerdo con Hyslop (1980), se realizaron los siguientes cálculos:

- i. abundancia relativa de una presa ($A_i = (\sum S_i / \sum S_t) \times 100$, donde S_i es el número de presas de tipo i y S_t el número total de presas en la muestra entera;
- ii. frecuencia de aparición de una presa determinada ($O_i = (J_i / P) \times 100$, donde J_i es el número de peces que contienen presa de tipo i en su estómago y P es el número total de peces, omitiendo estómagos vacíos.

La selección de presas se evaluó utilizando el índice de electividad relativizado de Vanderploeg y Scavia (1979) (E^*):

$$E_i^* = \frac{W_i - (1/n)}{W_i + (1/n)}, \quad \text{donde} \quad W_i = \frac{r_i/p_i}{\sum r_i/p_i},$$

Donde r_i es la abundancia relativa de la presa i en la dieta, p_i es la abundancia relativa de la presa i en el medio y n es el número de tipos de presa incluidos en el análisis.

La abundancia relativa de presas en el medio (p_i) se calculó como la media de las proporciones en la deriva y las muestras de bentos. Este índice oscila entre -1 (completa evitación) y +1 (selección fuerte) y los valores cercanos a cero indican baja o nula selección.

El análisis de Tokeshi (Tokeshi, 1991) se realizó para describir la estrategia de alimentación de la trucha (especialista vs. generalista). Este método gráfico consiste en trazar la diversidad de la alimentación individual (D_I) respecto de la poblacional (D_P), calculadas ambas mediante las siguientes expresiones:

$$D_I = \frac{-\sum P_{ij} \cdot \ln P_{ij}}{N} \quad D_P = \sum_{i=1}^n P_i \cdot \ln P_i$$

Donde P_{ij} es la proporción de la presa de tipo i en el j -ésimo pez, N el número total de peces y P_i es la proporción de presa de tipo i en toda la población de peces.

Con el fin de identificar las preferencias hacia un modo de alimentación concreto (es decir, la alimentación de deriva frente a la alimentación bentónica), la similitud entre la dieta de la trucha y las muestras de invertebrados (deriva y bentos) se evaluó mediante el índice de similitud porcentual de Renkonen (Wolda, 1981). Este índice se expresa como un tanto por ciento, que oscila entre 0% (sin superposición entre muestras) y 100% (semejanza completa), y se calcula como la suma del menor valor porcentual de un tipo de presa entre las muestras, siguiendo la expresión:

$$PS_{jk} = \sum_{i=1}^n \min(P_{ij}, P_{jk})$$

Donde P_{ij} y P_{ik} son las proporciones de la presa de tipo i en los conjuntos j y k , respectivamente y \min indica que la menor proporción se utiliza en la suma.

3.2.5 ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Para el tratamiento y análisis de los datos y mediciones de campo, se han adoptado diferentes técnicas y descriptores estadísticos. Básicamente se ha utilizado estadística paramétrica, excepto en aquellos casos en los que las variables no cumplieran con la condición de normalidad o había falta de homogeneidad en las varianzas. En tales casos, se ha procedido en primera instancia a transformar los datos para intentar ajustar la variable a la normalidad, mediante una expresión sencilla (generalmente $\log(x+1)$). Cuando no ha sido posible, se han utilizado pruebas no paramétricas para su análisis. Todos los test utilizados se han aplicado para un nivel de significación del 95% ($P < 0,05$). El paquete estadístico utilizado ha sido el de STATGRAPHICS Centurion XV®.

A continuación se indican las técnicas, descriptores y pruebas estadísticas utilizadas para los distintos bloques de datos que conforman el estudio:

- Sobre dinámica poblacional. Se ha utilizado la prueba de la Chi-cuadrado (χ^2) para testear diferencias entre las granulometrías del sustrato.

Para determinar diferencias en las medidas biométricas (longitud y peso) de las truchas, la tasa de crecimiento, el factor de condición y la densidad se han utilizado test estadísticos de análisis de la varianza (t -test; ANOVA) o sus equivalentes no paramétricos de Mann Whitney y Kruskal-Wallis cuando los datos no se han podido ajustar a una distribución normal. Las diferencias entre grupos obtenidas mediante el test ANOVA se han analizado mediante las correspondientes pruebas de múltiples rangos en base al test de Scheffé.

La comparación de las distribuciones de frecuencias de tallas se ha realizado mediante el test no paramétrico de Kolmogorov-Smirnov y la relación entre la densidad de las

diferentes clases de edad entre sí o respecto al caudal del río se ha estimado mediante el coeficiente de correlación de Pearson (r).

- Sobre la movilidad de la trucha. Los datos correspondientes al número y el sentido de los desplazamientos se han comparado utilizando la prueba de la Chi-cuadrado (χ^2).

Se han utilizado test estadísticos de análisis de la varianza (t -test; ANOVA) o sus equivalentes no paramétricos de Mann Whitney y Kruskal-Wallis cuando los datos no se han podido ajustar a una distribución normal, para determinar diferencias en la distancia de los desplazamientos, el *home range* y las medidas biométricas (sexo, tamaño).

El test Kolmogorov-Smirnov se aplicó para analizar diferencias en las distancias medias de los movimientos realizados por machos y hembras.

Para comparar la tasa de crecimiento entre las truchas sedentarias y móviles se empleó un análisis de la covarianza (ANCOVA) con la longitud furcal de las truchas como covariable.

- Sobre la alimentación de la trucha. Para comparar el factor de condición corporal de los peces, se realizó un ANCOVA entre las relaciones longitud-peso de los individuos utilizados para el análisis de alimentación entre los tramos de control e hidropuntas, con la longitud furcal (FL) como covariable (García-Berthou & Moreno-Amich, 1993).

Las relaciones entre el *Fullness Index* (FI) y la deriva se analizaron utilizando el coeficiente de correlación de Spearman.

Para cada tramo, los valores de FI entre las muestras recogidas durante el ciclo diario se compararon mediante pruebas de Kruskal-Wallis unidireccionales. Las diferencias entre tramos en cuanto a FI, densidad de invertebrados y riqueza taxonómica en la dieta se evaluaron mediante pruebas U de Mann-Whitney.

La relación entre la composición de macroinvertebrados del bentos y la deriva respecto de la deriva y la dieta se ha analizado mediante el coeficiente de correlación de Pearson (r).

4 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1 LA TRUCHA EN UN RÍO PIRENAICO REGULADO: RÍO FLAMISELL

Con el fin de conocer la amplitud de movimiento de las truchas a nivel poblacional (individuos) y a nivel temporal (población), se procedió al marcaje de 997 truchas en un tramo del río Flamisell (Figura 27), tal y como se ha expuesto en el apartado 2 (Estrategia de estudio y objetivos) del presente documento. La Figura 27 muestra en mayor detalle el tramo de río donde se realizó el estudio de la movilidad general de la trucha y los puntos donde se estudió la dinámica de sus poblaciones.

Se trataba de disponer de información de referencia sobre el comportamiento de la trucha en un tramo de río pirenaico, regulado bajo un régimen hidrológico cuasi-natural y sin condicionantes de disponibilidad de hábitat físico que pudieran afectar a la movilidad de los ejemplares. La información obtenida en el río Flamisell se utiliza, por tanto, para disponer de un referente de la dinámica poblacional y del patrón de movilidad de la trucha en un tramo de río pirenaico poco regulado y así poder validar la representatividad del tramo definido como “control” en el río Noguera Pallaresa, como condición básica para evaluar, con mayor precisión, los efectos de las hidropuntas sobre la población de truchas.

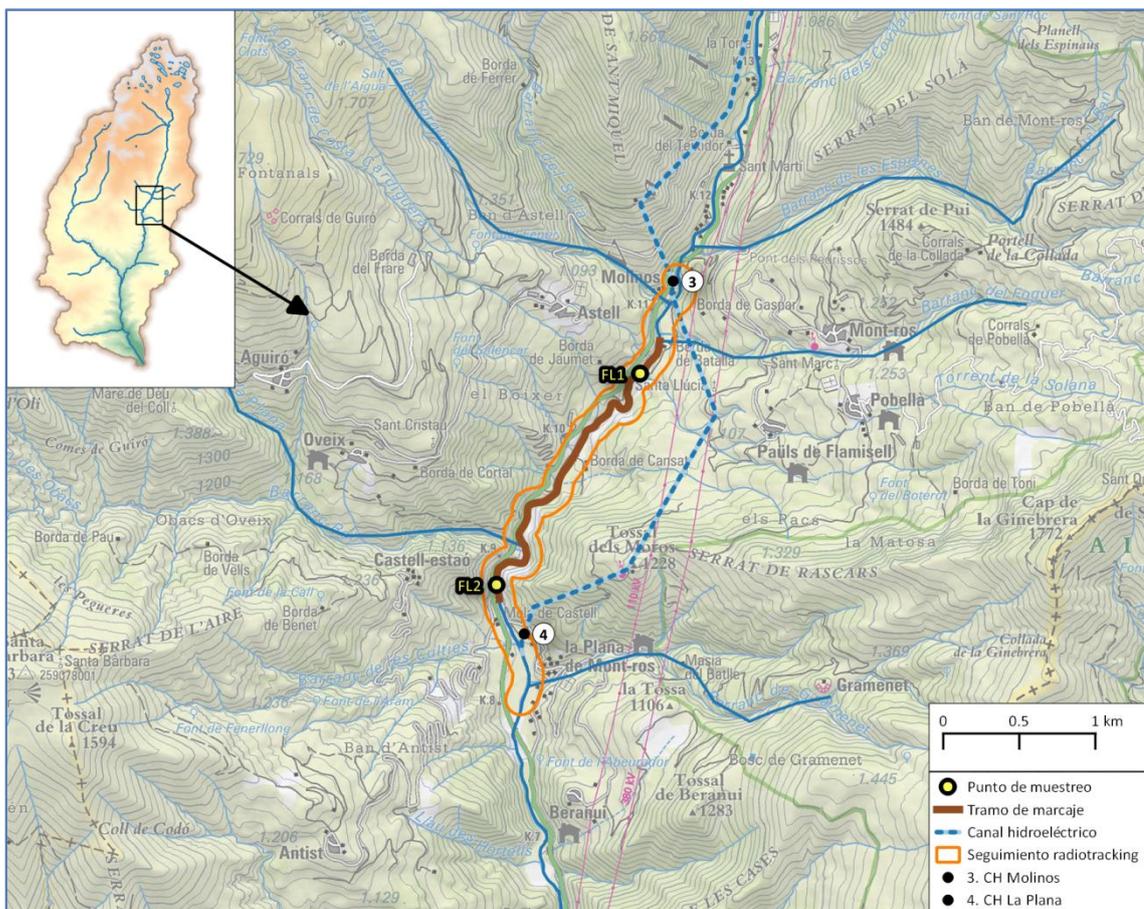


Figura 27. Localización general y alcance de la zona de estudio del río Flamisell. Se indican los puntos donde se analizó la dinámica poblacional, el tramo de marcaje de truchas y el tramo de seguimiento por escaneo de las PIT-tags.

4.1.1 DINÁMICA POBLACIONAL

4.1.1.1 Condiciones hidromorfológicas

En la Tabla 15 se detallan las principales características hidromorfológicas de las dos estaciones de muestreo seleccionadas en el río Flamisell (Figura 27). Ambas están situadas alrededor de los 900 m de altitud (rango: 885-947 m snm) y se estudiaron a lo largo de un segmento de río mayor de 200 m de longitud (rango: 235-277 m) que representaba una superficie de lámina de agua de entre 1.515 y 1.684 m². Esta área prospectada garantizaba una correcta alternancia de los tres tipos de unidades hidromorfológicas establecidos, presentes en esta zona del río Flamisell. La distancia entre las dos estaciones de muestreo, medida sobre el cauce, fue de 1.900 m.

Tabla 15. Características hidromorfológicas generales de las estaciones de muestreo del río Flamisell.

	FL1	FL2	Media
<u>Dimensiones muestreo</u>			
Longitud (m)	235	277	256
Anchura media (m)	6,5	6,1	6,3
Superficie (m ²)	1.518	1.684	1.601
Altitud (m snm)	947	885	916
<u>Hidrología</u>			
Profundidad media (m)	21,5	28,2	24,9
Profundidad media pozas (m)	61,8	62,0	61,9
Velocidad media (m/s)	0,31	0,41	0,36
Pendiente (%)	2,1	2,4	2,3
<u>UHM (%)</u>			
Rápido	0,58	0,70	0,64
Tabla	0,39	0,23	0,31
Poza	0,04	0,07	0,05
<u>Tipo de refugio</u>			
Estructural	Abundante	Abundante	Abundante
Vegetación	Presente	Presente	Presente
Sombra	Abundante	Abundante	Abundante
Someros	Abundante	Abundante	Abundante
<u>Substrato (%)</u>			
Arena	1	3	2
Grava	22	21	22
Cantos	33	23	28
Piedras y bloques	44	53	49

Ambas estaciones de muestreo resultan representativas de las características hidráulicas e hidromorfológicas de un tramo de río pirenaico típico de montaña, de anchura limitada, notable pendiente, alta rugosidad del cauce y, consecuentemente, de velocidades y profundidades medias moderadas. La anchura media de la lámina de agua fue de 6,3 m (rango:

6,1-6,5 m) y la pendiente de las estaciones se situó entre el 2,1 y 2,4 %; la velocidad media fue de 0,36 m/s (rango: 0,31-0,41 m/s) y la profundidad media de 0,25 m (rango: 0,22-0,28 m). En los ambientes más leníticos (pozas) la profundidad fue de 0,62 m para ambos tramos.

El mesohábitat de las dos estaciones estaba dominado por los rápidos (64% de ocupación media de la lámina de agua), seguidos de las tablas (31%) y las pozas (5%). Los refugios estaban bien representados, siendo el tipo estructural (cuevas y grandes bloques) el más abundante, y la vegetación (sumergida o colgante) el menos habitual. Las zonas en sombra y los márgenes someros también fueron abundantes.

La granulometría estaba dominada por cantos, piedras y bloques (77% del cauce mojado), seguidas por las gravas (22%) y finalmente por las arenas (2%). La presencia de limos resultó ser despreciable. Estas proporciones fueron similares en las dos estaciones de muestreo, tal y como se muestra en la Tabla 15.

4.1.1.2 Longitud, peso y factor de condición

La longitud media de las truchas capturadas durante los años 2011 a 2015 fue de 96 ± 65 mm (n: 2359; rango: 40-300 mm), mientras que el peso medio fue de 19 ± 13 g (rango: 1-312 g).

Entre las dos estaciones de muestreo no se observó una diferencia significativa en las longitudes de las truchas (test de Kruskal Wallis: $H = 0,003$; $P > 0,05$). En cambio, si hubo diferencias al realizar la comparación entre años, tal como se aprecia en la Tabla 16. Esta variabilidad interanual, como se verá más adelante, es debida a los cambios que experimenta la proporción de unas clases de edad respecto de otras, como consecuencia de la variación temporal de distintos factores ambientales (hidrológicos, fundamentalmente). En cualquier caso, se aprecia que en el conjunto de todos los años considerados, las truchas del río Flamisell no superaron los 300 mm de longitud y que el rango de amplitud interanual fue muy similar. Esto también se observa al analizar el factor de condición que no difirió entre estaciones (t -test; n: 949; $P > 0,05$) pero sí entre años (ANOVA $F_{4,944} = 10,42$; $P < 0,01$) debidas a un factor de condición menor en el año 2015 (test de Scheffé, $P < 0,05$).

Los resultados indican que las dos estaciones de muestreo son homologables respecto a las características básicas de las poblaciones de trucha residentes, tal y como también se observó en el apartado anterior relativo a las condiciones hidromorfológicas. En consecuencia, en los apartados posteriores se utilizarán los datos unificados de las dos estaciones.

Tabla 16. Longitud furcal media (mm) y peso medio (g) de las truchas capturadas en el tramo del río Flamisell estudiado entre los años 2011 y 2015.

Año	Longitud furcal (mm)			Peso (g)	
	n	Rango	Media \pm SD	Rango	Media \pm SD
2011	943	51-300	85 ± 60	2-312	12 ± 9
2012	869	50-250	95 ± 67	2-186	18 ± 13
2013	236	40-263	133 ± 94	1-221	38 ± 27
2014	58	45-246	137 ± 97	1-192	55 ± 39
2015	253	52-244	97 ± 68	2-222	18 ± 12

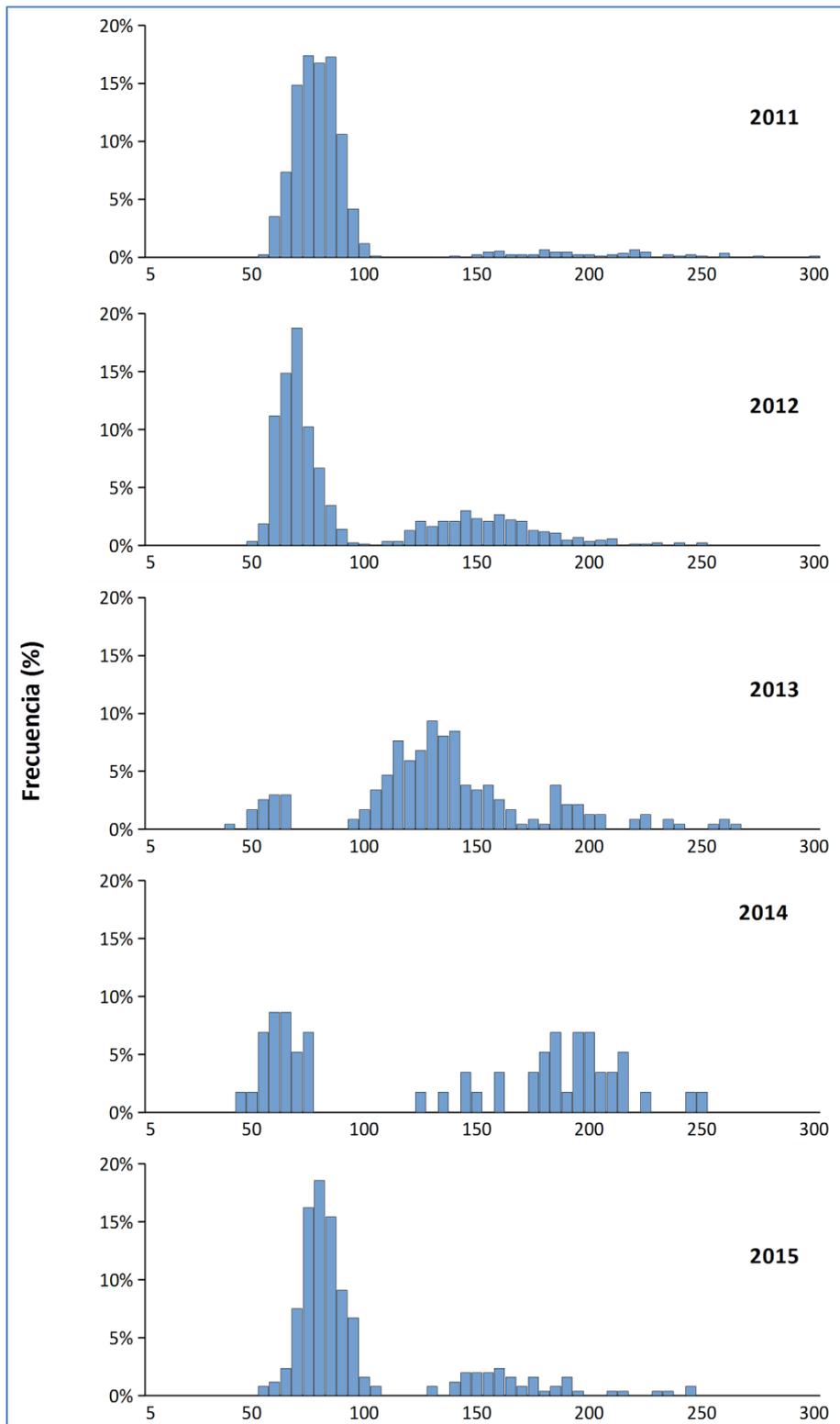


Figura 28. Estructura de tallas estival del río Flamisell entre los años 2011 y 2015.

4.1.1.3 Estructura de tallas, edad y crecimiento

Los histogramas de frecuencias de las tallas de los peces capturados (Figura 28) presentan diferencias significativas entre los 5 años de estudio (test de Kolgomorov-Smirnov; $P < 0,05$ para todos los casos). Estas diferencias se deben a una gran variabilidad en las proporciones anuales de los ejemplares de menor tamaño. En general se aprecia que la población estuvo dominada por ejemplares de menos de 200 mm y que los de mayor tamaño raramente superaron los 250 mm.

La estructura demográfica se obtuvo a partir de los histogramas de frecuencias de tallas de las truchas capturadas. En la Tabla 17 se indican las longitudes furcales medias de las truchas para cada clase de edad. En general, los tamaños referidos a cada clase de edad, fueron consistentes con los encontrados por otros autores en ríos similares (Lagarrigue *et al.*, 2001; Rocaspana *et al.*, 2006), a pesar de que su variabilidad fue notable en algunas clases y años (0+ y 1+ en 2013 y 2014).

Tabla 17. Longitudes furcales (mm) medias y SD de los grupos de edad en la zona de estudio del río Flamisell entre 2011 y 2015.

Año	0+	1+	2+	3+	4+
2011	79 ± 8	155 ± 9	188 ± 10	226 ± 10	-
2012	72 ± 8	151 ± 17	187 ± 14	233 ± 6	-
2013	61 ± 9	130 ± 16	192 ± 6	229 ± 9	260 ± 4
2014	62 ± 7	136 ± 11	190 ± 16	238 ± 14	-
2015	82 ± 8	153 ± 11	188 ± 5	218	-
Media ± SD	71 ± 10	145 ± 11	189 ± 2	229 ± 8	260
Coef.Var(%)	13,5	7,8	1,1	3,3	---

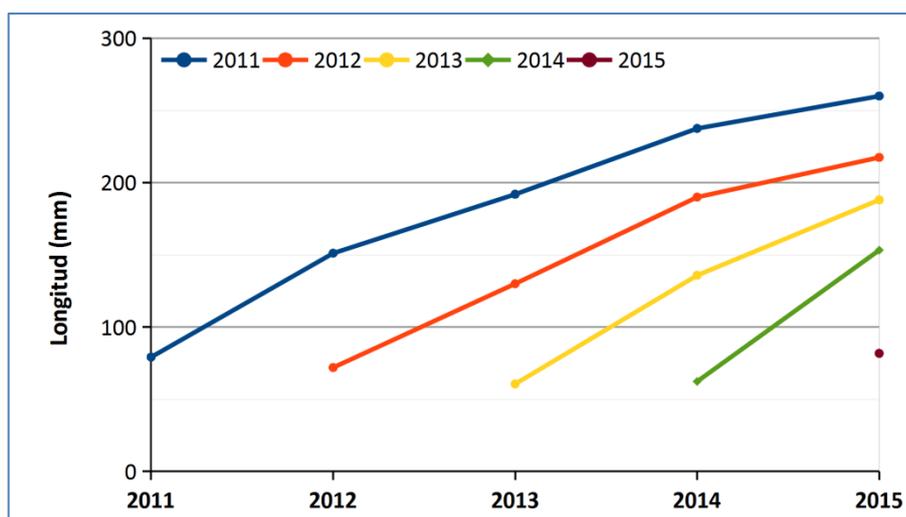


Figura 29. Patrón de crecimiento anual de las cohortes de 2011 a 2015.

El patrón de crecimiento anual se ha deducido a partir de las longitudes medias anuales de verano (Tabla 17). Estas fueron similares para todas las cohortes anuales (Figura 29), con la única diferencia de los años 2013 y 2014 en los que hubo un menor crecimiento de las clases 0+ y 1+. En 2013 esto estaría relacionado con la importante avenida que se produjo en el mes

de junio y que afectó de forma severa la población de truchas y de macroinvertebrados (principal recurso trófico). En 2014 el factor que pudo ocasionar este menor crecimiento podría deberse a que los inventarios de este año se realizaron unos 20 días antes que en el resto de años.

4.1.1.4 Densidad y biomasa

La densidad de la población de truchas presentó una marcada variabilidad entre años que, básicamente se reflejó en las clases más jóvenes (0+ y 1+). Las truchas mayores (clase $\geq 2+$) mantuvieron una notable estabilidad en su densidad, lo que induce a pensar que la población adulta se encontraba cerca de la capacidad de carga del río. Los años 2011 y 2012 hubo una gran abundancia de alevines que se reflejó en un aumento de la densidad de juveniles en 2012 y 2013, pero que no tuvo incidencia sobre la densidad de adultos.

La biomasa considerada conjuntamente para todas las clases de edad fue más estable que la densidad y tendió a estabilizarse en torno a unos 80-100 kg/ha. Sin embargo, al considerar la variabilidad por clases de edad, se observa, al igual que con la densidad, que las clases jóvenes (0+ y 1+) fueron también las más variables, mientras que la biomasa de los adultos, mucho más estable, quedó entre 40-80 kg/ha.

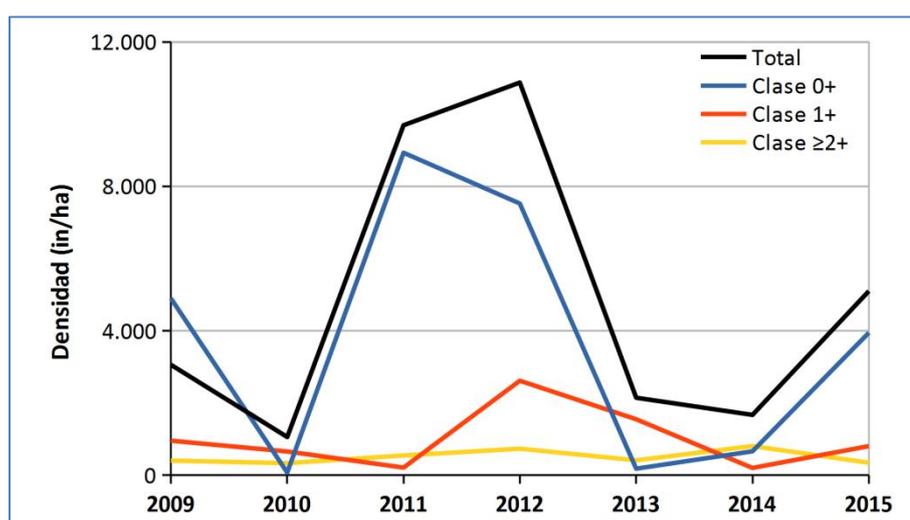


Figura 30. Densidad (ind/ha) total y para las principales clases de edad de las truchas en la zona de estudio del río Flamisell entre 2009 y 2015. Los datos de los años 2009 y 2010 se han extraído de un estudio realizado en la misma zona (Rocaspana *et al.*, 2010).

La Figura 30 muestra la evolución temporal de las densidades de las tres clases de edad consideradas, incorporando al periodo 2011-2015, los dos años anteriores (2009 y 2010; Rocaspana *et al.*, 2010), lo que permite enmarcar mejor el periodo de estudio. Además de la lógica interdependencia de la densidad total, con respecto a los efectivos poblacionales de la clase 0+, cabe destacar el aparente aspecto cíclico de la densidad poblacional, con mínimos recurrentes cada 3-4 años (2010, 2013-2014) separados de máximos (2011-2012, 2008?, 2016?). Estos mínimos parece que están relacionados con crecidas importantes producidas durante los meses de abril a junio. En abril de 2010 se registró una crecida de la que no se

dispone de datos de aforos pero que elevó el nivel del agua hasta casi 1 m respecto del nivel habitual (Rocaspana *et al.*, 2010). En junio de 2013, como ya se ha comentado anteriormente, se registró una fuerte crecida que hizo subir el nivel del agua algo más de 1 m.

Tabla 18. Densidad (ind/ha) y biomasa (Kg/ha), total y para las principales clases de edad de las truchas en la zona de estudio del río Flamisell entre 2011 y 2015.

Año	Clase 0+	Clase 1+	Clase $\geq 2+$	Total
<i>Densidad</i>				
2011	8.935	212	548	9.696
2012	7.527	2.618	734	10.879
2013	182	1.550	414	2.146
2014	663	202	807	1.671
2015	3.948	807	346	5.101
Coef.var. (%)	92,7	94,9	34,9	71,8
<i>Biomasa</i>				
2011	50,4	10,1	68,2	128,7
2012	31,4	99,4	66,3	197,1
2013	0,4	41,5	47,4	89,3
2014	2,0	8,1	81,9	92,0
2015	24,0	35,4	36,3	95,8
Coef.var. (%)	97,1	94,9	30,1	37,8

4.1.1.5 Discusión

Las condiciones hidromorfológicas del tramo estudiado del río Flamisell corresponden a un hábitat físico heterogéneo, con una buena variedad de ambientes que soportan un mesohábitat diverso para la trucha, tanto a nivel hidráulico, como granulométrico y de disponibilidad de refugio. Es bien conocida la importancia de las características del hábitat físico sobre los parámetros demográficos de las poblaciones de trucha (Baran *et al.*, 1997; Ayllón *et al.*, 2010), de tal forma que ambientes muy homogéneos pueden condicionar la densidad y la biomasa de determinadas clases de edad, con efectos sobre la estructura de las poblaciones residentes. En este caso, todo parece indicar que en el río Flamisell las poblaciones de trucha no presentan limitaciones en cuanto a disponibilidad de hábitat físico. Cabe añadir que tampoco hay ningún indicio de afectación por calidad del agua (vertidos) u otros factores antrópicos más allá de la regulación hidroeléctrica de caudales que, al tratarse de aprovechamientos semifluventes, tienen una incidencia muy limitada en los acontecimientos hidrológicos naturales.

De acuerdo con todo lo expuesto, se deduce que los tramos seleccionados del río Flamisell son representativos de las condiciones de disponibilidad de hábitat físico de un río pirenaico de la vertiente mediterránea, de montaña media-alta y poco regulado.

La estructura demográfica observada en la zona de estudio del río Flamisell está dominada por las clases de edad más jóvenes (alevines y juveniles), con una fracción de adultos que no suele superar los 5 años de edad. Esta estructura coincide con la encontrada en otras zonas del Pirineo (Gouraud *et al.*, 2001; Rocaspana *et al.*, 2006; Vera *et al.*, 2010).

El crecimiento de las truchas fue similar entre años y también equiparable al observado en otras zonas del Pirineo (Lagarrigue *et al.*, 2001; Rocaspana *et al.*, 2006). No obstante, en el año

2013 el crecimiento de las truchas fue menor por la avenida de junio de ese año. Esta crecida provocó una reducción de los recursos tróficos, ya que durante las campañas de campo posteriores a la crecida, se comprobó (visualmente) que la población de macroinvertebrados se había reducido de forma significativa. Es conocido que la disminución de los recursos tróficos y en consecuencia la tasa de ingesta, afectan de forma significativa al crecimiento y la condición física de los peces (Elliott, 1976). Sin embargo, en este estudio el factor de condición del año 2013 no difirió respecto al de otros años, cosa que podría indicar que cuando se realizó el inventario (1 mes después de la crecida) las condiciones ambientales habían recuperado su normalidad permitiendo a las truchas volver a su condición física original.

La densidad y la biomasa media también fue similar a la observada en otras zonas situadas en la cuenca del río Noguera Pallaresa (Sostoa *et al.*, 2003; Rocaspana *et al.*, 2005, 2006). A escala interanual se observa una variabilidad muy importante que está originada, básicamente, por la abundancia de alevines y juveniles. Estos dos grupos de edad se ha observado que están directamente relacionados entre sí, de tal forma que cuando hay un reclutamiento importante (alta proporción de alevines), este se traduce en una alta densidad de juveniles al año siguiente. Durante los primeros dos meses de vida de los alevines se establece una fuerte competencia entre individuos para ocupar territorios para alimentarse (Elliott, 1990). Este hecho ejerce un filtro importante en su población que verá regulada su abundancia por un fenómeno de densodependencia (Armstrong, 1997; Rincon & Lobón-Cerviá, 2002). Por otra parte, durante la fase de emergencia los alevines son muy vulnerables a las condiciones hidrológicas, pudiendo ser arrastrados por cambios bruscos de la corriente (Liebig *et al.*, 1999; Nislow y Armstrong, 2012).

En las truchas de mayor tamaño el principal factor de regulación de su población es el hábitat (Rincon & Lobón-Cerviá, 2002) y por este motivo su abundancia no está relacionada de forma tan evidente con las clases de edad más jóvenes. A pesar de que la serie temporal es muy corta (7 años), la fluctuación de la densidad interanual observada en el Flamisell deja entrever la existencia de ciclos, en este caso de 3 a 4 años, de altas y bajas densidades que pueden estar relacionados con las crecidas de primavera. De hecho la trucha ha evolucionado con una alta tasa de fecundidad y una longevidad moderadamente alta, que le permiten reproducirse varios años y, por consiguiente, tener poblaciones adaptadas a los eventos catastróficos que incidan en una mala reproducción anual (Bachman, 1991). A pesar de que no se dispone de un registro de caudales para toda la serie temporal del presente estudio, sí que se pudieron documentar dos crecidas importantes a lo largo de este periodo: la de abril de 2010 (Rocaspana *et al.*, 2010) y la de junio de 2013. Ambas coinciden con los dos mínimos de densidad registrados a lo largo de toda la serie de datos.

Estos resultados sugieren que la densidad de población, tal como se ha comentado antes, se encontraba cerca de la capacidad de carga del sistema. Es importante destacar que los resultados de este estudio indican que el reclutamiento de un año particular no guarda relación con la densidad de adultos, ni en el año anterior (número de reproductores) ni en los años posteriores. Esta situación es bien conocida (Elliott, 1994) y sugiere que el número de alevines que se produce cada año, incluso en los años con poco reclutamiento, es mucho mayor que el necesario para el reemplazo poblacional, y que, por lo tanto, la mayor parte de los alevines desaparecen de la población.

4.1.2 MOVILIDAD

4.1.2.1 Número de truchas marcadas

En total se marcaron 997 truchas con una longitud furcal media de $139 \text{ mm} \pm 26$ (rango: 77-460 mm) que corresponden a juveniles, subadultos y adultos de edad 1+ o superior. El 34% de los ejemplares marcados se identificaron como machos o hembras mediante técnicas genéticas a partir de muestras de aletas adiposas recogidas durante las operaciones de marcaje, sin que se apreciase diferencias significativas en el tamaño de ambos sexos (test U de Mann-Whitney; $Z = -0,95$; $P > 0,05$). La biomasa media fue de $40 \pm 35 \text{ g}$ ($n: 997$; rango: 6-513).

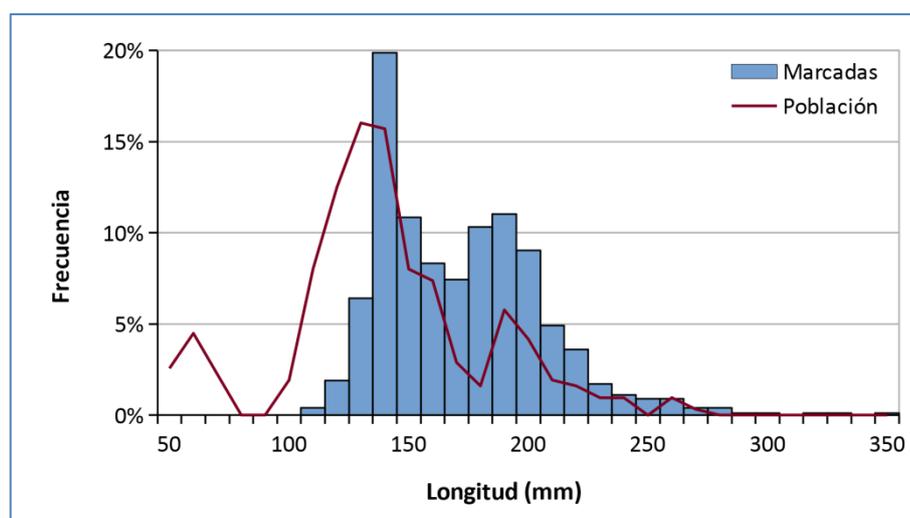


Figura 31. Histograma de frecuencias de tallas de la población de truchas en julio y de las truchas marcadas con PIT-tags (abril y julio). La longitud de estas últimas se ha corregido con el factor de crecimiento estimado a partir de las truchas recapturadas en julio para que ambos histogramas sean comparables.

La Figura 31 muestra que la proporción de truchas marcadas para cada clase de tallas fue proporcional a la que esta tenía dentro de la población. La única diferencia se daba en los ejemplares de menos de 80 mm que debido a su pequeño tamaño no se pudieron marcar con los PIT-tags. Esto indica que el conjunto de truchas marcadas fue representativo del conjunto de tallas de la población para las clases correspondientes a juveniles, subadultos y adultos.

4.1.2.2 Retención de las PIT-tags y eficiencia de detección

De los 135 peces recapturados en la campaña de pesca eléctrica de noviembre de 2013, la última llevada a cabo para el control de la retención de las PIT-tags, el 96,3% conservó la marca. Todas las truchas recapturadas tenían la zona corporal donde se les implantó la marca perfectamente cicatrizada y sin signos de infección. Por lo tanto, la tasa de retención de las PIT-tags fue muy elevada. Cabe indicar que el número de marcas perdidas aumentó a lo largo del estudio. Se desconoce la distribución porcentual de las causas de estas pérdidas, pero de acuerdo con la alta tasa de retención alcanzada, cabe pensar que la causa principal fue la muerte del pez y no la expulsión de la marca. La detección de marcas perdidas fue baja durante los primeros meses de estudio y se incrementó de forma muy significativa a partir de

noviembre (Figura 32). Este hecho coincidió con un incremento en la detección de excrementos de nutria en el tramo de estudio, lo que sugiere una fuerte presión de depredación de truchas por este mamífero. En la parte central del tramo de estudio se localizó una madriguera de nutria con signos evidentes de uso intenso entre octubre y diciembre (rastros, marcas, olor).

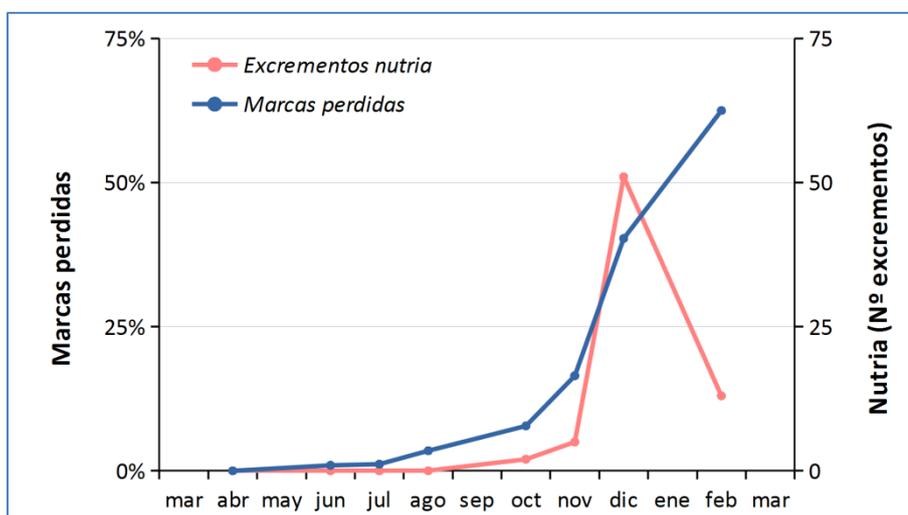


Figura 32. Marcas perdidas (% acumulado) y excrementos de nutria con restos de peces detectados a lo largo de las diferentes campañas de estudio.

La eficiencia de la detección de las PIT-tags durante el estudio se comprobó mediante dos pescas eléctricas realizadas en dos tramos de 100 m justo después de haber escaneado la posición de las truchas con el receptor de PIT-tags. La eficiencia osciló entre el 46 y el 54%. El 70,4% de las PIT-tags implantadas se detectaron al menos una vez durante el período de estudio. De estas, 606 se correspondieron con detecciones catalogadas como "trucha viva" y solo 461 se detectaron en 1 o más campañas consecutivas (Tabla 19).

Tabla 19. Número de ocasiones en que se detectó cada una de las 997 PIT-tags y número de detecciones entre varias campañas consecutivas.

Nº Detecciones	Número de ocasiones								Total
	0	1	2	3	4	5	6	7	
Total de campañas	391	166	170	131	90	36	11	2	997
Campañas consecutivas	536	173	145	80	34	19	8	2	997

Se registró un total de 2083 localizaciones (posiciones) de PITtags para el conjunto de todas las truchas marcadas (Tabla 20). El número de marcas detectadas por campaña disminuyó progresivamente hasta el final del estudio, pasando de 364 (julio) a 184 (febrero). Del total de marcas detectadas, 1519 pertenecieron a la categoría "trucha viva" y de ellas, el 66% representan desplazamientos (cambios en la localización registrada entre dos campañas consecutivas). El resto fueron detecciones de marcas perdidas o de truchas que no se pudo verificar que estaban vivas.

Tabla 20. Número de detecciones de PIT-tags, truchas vivas en una campaña (segura) o en dos de consecutivas (consecutivas) y recapturas de truchas en el río Flamisell. (*) Se marcaron 839 truchas en abril i 158 más en julio.

Muestreo y fecha	Nº detecciones			Recapturas relativas a cada campaña							
	PIT-tag	Segura	Consecutiva	2	3	4	5	6	7	8	
1, abril 2013 (*)	-	-	-	268	333	228	213	149	76	43	
2, junio 2013	314	268	268		190	106	122	78	43	25	
3, julio 2013 (*)	364	333	168			224	189	142	79	41	
4, agosto 2013	345	298	224				143	107	61	27	
5, octubre 2013	334	264	143					110	67	37	
6, noviembre 2013	279	196	110						52	27	
7, diciembre 2013	263	104	52							31	
8, febrero 2014	184	56	31								

4.1.2.3 Patrón de los movimientos a nivel poblacional

La población de trucha común en el río Flamisell mostró una movilidad limitada. Teniendo en cuenta todos los datos de movimientos, el 76,8% de los movimientos registrados entre las campañas de muestreo tuvieron un alcance inferior a 20 m, y sólo el 3,6% de los movimientos fueron superiores a 200 m. Este patrón varió poco entre campañas y, aparentemente, no parece estar relacionado con las variaciones mensuales de caudal (Figura 33). La mediana de desplazamiento poblacional fue de 0-1 m en todos los períodos de muestreo, excepto en junio que fue algo mayor (8 m; Tabla 21). La distancia media recorrida fue positiva (aguas arriba) en todos los períodos de muestreo, excepto en diciembre y febrero, en los que la distancia media fue negativa (aguas abajo). No obstante, la distancia media de desplazamiento sólo fue significativamente diferente de cero en octubre, que mostró un sesgo ascendente (media: 44,5 m; *t*-test: $t = 2,68$, $P < 0,01$; Figura 33).

Tabla 21. Dirección de los movimientos de la trucha en el río Flamisell entre campañas (\bar{d} , media distancias relativas; $|\bar{d}|$, media distancias absolutas). Los resultados obtenidos en la prueba χ^2 y los *p*-valores asociados indican desviaciones respecto la hipótesis nula que presupone iguales índices de migración en ambas direcciones, río arriba y río abajo.

Intervalo	<i>n</i>	\bar{d}	$ \bar{d} $	Mediana <i>d</i>	Dirección			χ^2	<i>p</i>
					Arriba	Abajo	Sin movimiento		
1 a 2	268	5	31	8	144	40	114	35,6	0,0000
2 a 3	168	21	30	0	56	16	126	2,4	0,1228
3 a 4	224	12	29	1	49	32	143	3,6	0,0589
4 a 5	143	45	52	0	30	13	100	6,7	0,0095
5 a 6	110	7	37	0	29	21	60	1,3	0,2579
6 a 7	52	-3	34	1	15	12	25	0,3	0,5637
7 a 8	31	-10	15	0	2	5	24	1,3	0,2568

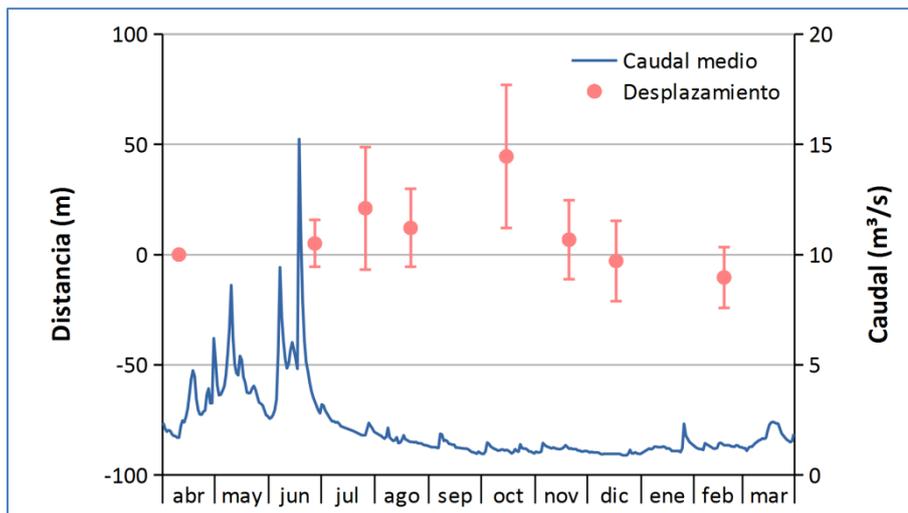


Figura 33. Distancia de los movimientos mensuales (media \pm intervalo de confianza del 95%) efectuados por la trucha común desde junio 2013 hasta febrero 2014 en el río Flamisell y caudal medio mensual a lo largo del periodo de estudio.

La Figura 34 muestra, para cada campaña de seguimiento, la distribución de frecuencias de la población de ejemplares marcados y radio-identificados, agrupados en función de las distancias recorridas y del sentido de estas (aguas arriba o aguas abajo). Al objeto de acotar los rangos de frecuencia, los datos de campo fueron transformados mediante un ajuste logarítmico. Las distribuciones de frecuencias de movimientos obtenidos son leptocúrticas, con valores de curtosis que van desde 7,9 (diciembre) a 118,9 (agosto). Estos resultados sugieren un comportamiento bastante homogéneo de los individuos marcados; es decir, la mayor parte de la población experimentó desplazamientos longitudinales muy reducidos, y las variaciones de las distancias de movimiento entre las campañas se debieron principalmente a unos pocos individuos que se desplazaron grandes distancias.

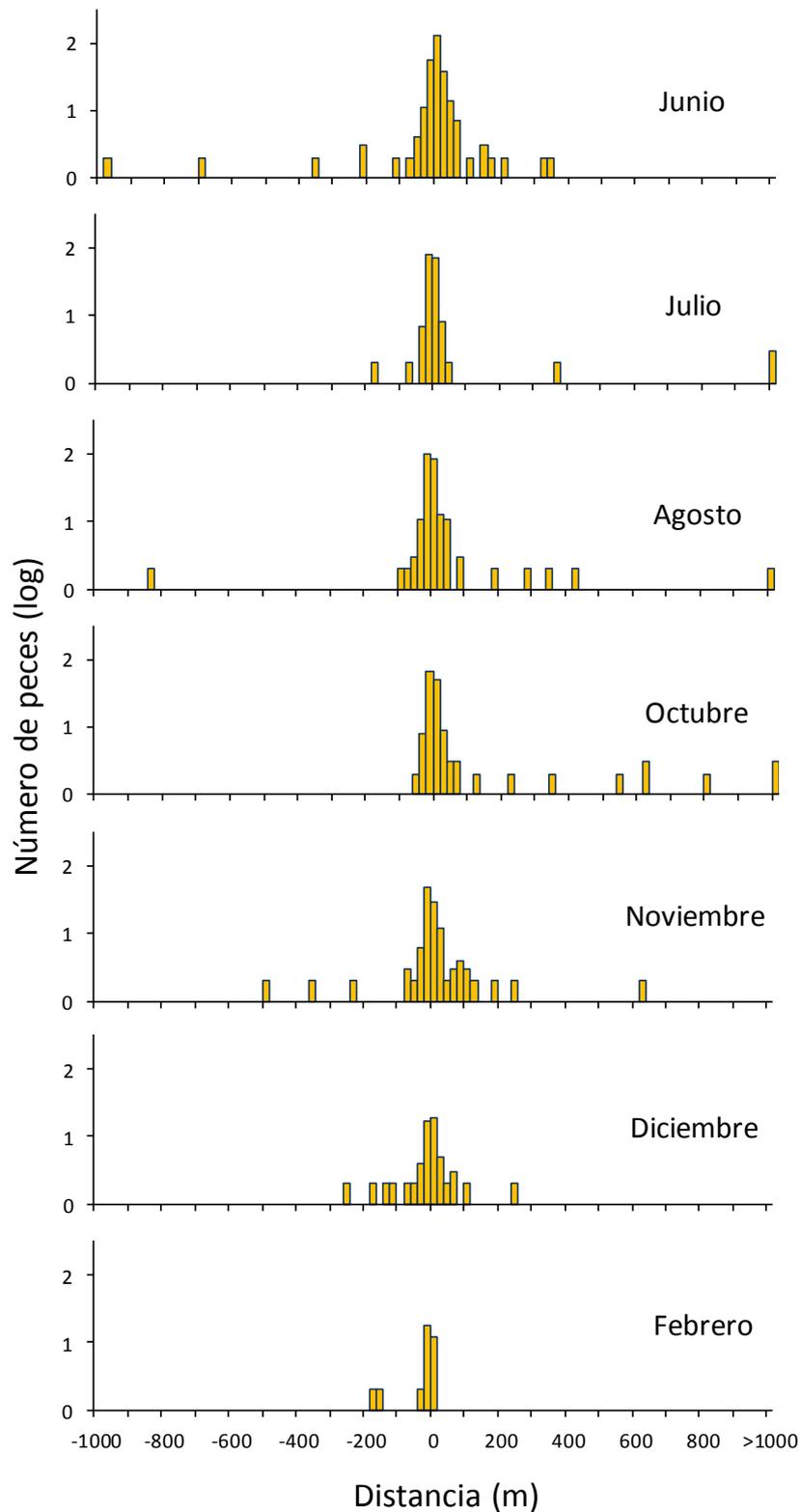


Figura 34. Distribución temporal (campañas de seguimiento) de los desplazamientos realizados por las truchas en el tramo de estudio del río Flamisell durante el período de estudio y expresados en términos de distancia con relación a la ubicación inicial de captura y marcaje. A los datos del número de peces se ha aplicado una transformación logarítmica [$\log(x+1)$]. Los movimientos aguas arriba están representados con números positivos y con números negativos los movimientos aguas abajo.

4.1.2.4 Movimientos a escala individual

La distribución de frecuencias correspondiente a la máxima amplitud de desplazamiento en las truchas detectadas en al menos 4 ocasiones (que se podría asimilar al concepto de *home range*) durante el período de estudio, permitió distinguir claramente dos grupos de población, o si se prefiere, dos patrones de comportamiento en cuanto a movilidad. El grupo sedentario de la población es muy mayoritario y lo forman las truchas que se mueven menos de 100 m aproximadamente a lo largo de un ciclo anual ordinario. Este grupo incluye al 80,7% de los individuos, que tuvieron un *home range* medio de 31,2 m (mediana: 21,6 m; Figura 35). El resto de la población representaría la fracción móvil, constituida por el 19,3% de los individuos marcados. Este grupo tuvo un *home range* medio de 536,2 m (mediana: 371,6 m; Figura 35).

En el grupo de truchas sedentarias, aunque los movimientos fueron de corto recorrido, más de la mitad (66,5%) fueron detectadas a escala de mesohábitat, en dos o más unidades hidromorfológicas distintas a lo largo del estudio. Es decir, muchas de estas truchas clasificadas como sedentarias no restringen su actividad a una única sección del cauce (por ejemplo, una poza o una tabla) sino que se mueven frecuentemente a otras unidades hidromorfológicas contiguas. Este comportamiento resulta coherente con el uso del espacio (*home range*) por parte de la trucha en función de sus necesidades (alimento, refugio, etc.) y, por otro lado informa de la inoperancia de adoptar modelos de simulación del hábitat físico de la trucha, para distintas aplicaciones, utilizando erróneamente la escala de microhábitat en lugar de la de mesohábitat.

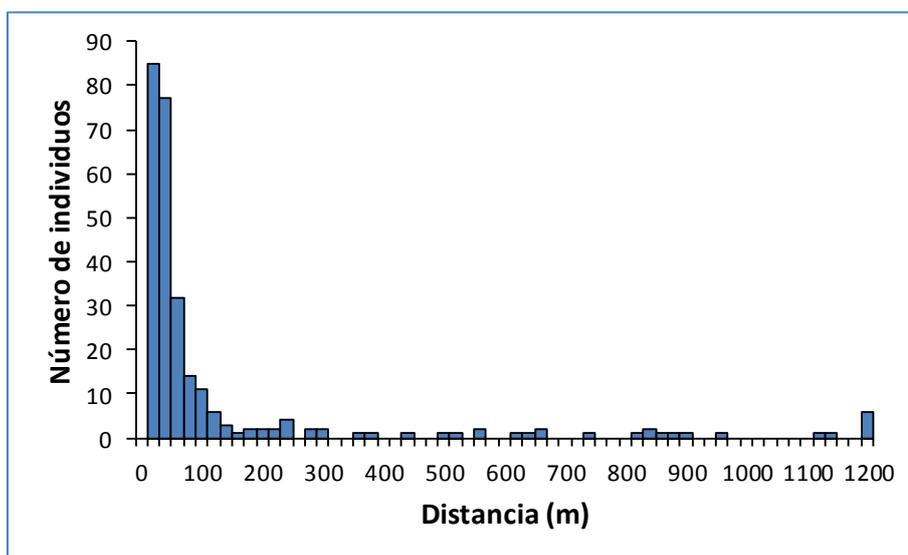


Figura 35. Rango máximo de desplazamiento en las truchas detectadas al menos en 4 ocasiones a lo largo del período de estudio.

Mediante la observación de los registros de detección de cada trucha a lo largo del tiempo se observó que los individuos tendieron a adoptar un comportamiento sedentario o móvil de forma consistente. Los peces que tuvieron un comportamiento sedentario en la primera detección (es decir, sin desplazarse de la unidad de mesohábitat donde anteriormente habían sido localizados) tuvieron una mayor probabilidad (73%) de permanecer sedentarios en las siguientes detecciones respecto a los que se habían desplazado en la primera detección (57%)

($\chi^2 = 12,171$, $P < 0,001$). Esto indica que existen diferencias individuales en la propensión al movimiento y que se mantienen en el tiempo.

En cuanto a los factores intrínsecos considerados (sexo, tasa de crecimiento y factor de condición) que pueden condicionar la movilidad individual, sólo el sexo tuvo influencia en los movimientos. Los machos fueron más móviles que las hembras. El patrón de movimientos y la distancia media de *home range* de los machos (media: $135,6 \pm 291,7$ m) fue significativamente mayor que en las hembras (media: $97,4 \pm 253,8$ m) (test Kolmogorov-Smirnov: $D = 0,214$; $P < 0,001$).

En cambio, el tamaño de las truchas, la tasa de crecimiento y el factor de condición no tuvieron relación con la movilidad de los individuos. No hubo diferencias significativas en la longitud furcal entre las truchas móviles (media: 150 mm) y las sedentarias (media: 145 mm) (test Mann-Whitney: $P > 0,05$). Las distancias recorridas por las truchas móviles tampoco estuvieron correlacionadas con la longitud de los peces. La tasa de crecimiento de las truchas móviles fue ligeramente superior al de las truchas sedentarias, pero las diferencias no fueron estadísticamente significativas. Así, la tasa de crecimiento media ajustada a la longitud furcal de las truchas sedentarias fue de $0,173 \text{ \% día}^{-1}$ mientras que para las truchas móviles fue de $0,184 \text{ \% día}^{-1}$; ANCOVA: $F = 0,758$, $P > 0,05$). El factor de condición de las truchas tampoco mostró diferencias significativas entre truchas móviles y sedentarias (test Mann-Whitney: $U = 15357$, $P > 0,05$).

4.1.2.5 Discusión

Los resultados obtenidos, con un 76,8% de los ejemplares estudiados con desplazamientos inferiores a 20 m a lo largo del periodo de estudio y solo un 3,6% con desplazamientos superiores a los 200 m, indican claramente que la trucha en el tramo de estudio presentó una movilidad muy limitada en términos de población. Estos resultados son coherentes, incluso en cuanto a proporciones, por los obtenidos en otros estudios realizados en los Pirineos (Sostoa *et al.*, 1995; Rocaspana *et al.*, 2012), lo que parece dejar pocas dudas acerca del comportamiento marcadamente sedentario de la trucha mediterránea en tramos de montaña media y alta.

El 29,6% de las truchas con PIT-tags implantadas nunca se detectaron con posterioridad a su marcaje. Estas truchas pudieron haber estado presentes en el río pero no haber sido detectadas, podrían haber muerto, o podrían haberse movido fuera de los límites del tramo de estudio. No se pudo evaluar la incidencia relativa de estos tres factores, pero probablemente muchas truchas eludieron la detección durante las campañas de monitorización ya que las eficiencias de detección, aunque siempre dentro del rango habitual en este tipo de estudios, fueron moderadas (46-54%).

Del mismo modo, la mortalidad también pudo contribuir de forma importante, ya que varias aves y mamíferos piscívoros como la garza real (*Ardea cinerea*), el cormorán (*Phalacrocorax carbo*) y la nutria (*Lutra lutra*) se observaron con frecuencia en el área de estudio. De hecho, algunas PIT-tags fueron recuperadas de excrementos de nutria y una de ellas, en el contenido estomacal de un cormorán proporcionado por el Cuerpo de Agentes Rurales de la Generalitat

de Catalunya (Figura 36). La nutria adapta su ciclo biológico a los ciclos de abundancia de sus presas principales, pudiéndose reproducir en cualquier momento del año. Suele utilizar un gran número de madrigueras, a menudo una por día, excepto cuando se hallan criando ya que las crías permanecen en ella entre 2 y 3 meses (Ruiz-Olmo, 2004). La localización de una madriguera justo en la parte central del tramo de estudio del Flamisell (Figura 36), con indicios evidentes de haber sido utilizada durante los meses de octubre a diciembre, indica que crió allí y, en consecuencia, ejerció una presión importante sobre las truchas que en esa época es cuando tienen su mejor condición física para afrontar la freza. Estas observaciones sugieren que la depredación pudo ciertamente ser una causa importante de desaparición de PIT-tags.



Figura 36. Indicios de depredación de las truchas en el tramo de estudio del río Flamisell. En la parte superior se observa la entrada a una madriguera de nutria con excrementos (izquierda) y un ejemplar de trucha depredada sobre una roca situada en el centro del río (derecha). En la parte inferior se observa un PIT-tag localizado en un excremento de nutria (izquierda) y el contenido estomacal de un cormorán dentro del cual se localizó un PIT-tag (derecha).

El diseño de muestreo no permitió detectar los movimientos fuera del límite inferior del tramo de estudio (el límite superior consiste en una presa infranqueable para los peces). Esto podría producir un cierto sesgo en los resultados ya que los movimientos de largo alcance río arriba podrían haberse visto limitados por este obstáculo, mientras que los realizados río abajo tendrían menos probabilidades de ser observados (Gowan *et al.*, 1994). Sin embargo, no se considera que esta situación pudiera afectar significativamente a los resultados obtenidos, ya que se detectaron al menos una vez el 70,4% de las PIT-tags, y de éstas, sólo menos del 4% se detectaron fuera de la sección central de marcaje del tramo de estudio. Estos resultados indican que la longitud total del tramo de estudio fue adecuada para la detección de la

mayoría de los movimientos y para la obtención de resultados representativos del comportamiento de la trucha en términos de movilidad longitudinal a lo largo del cauce.

En muchas especies de salmónidos son característicos los movimientos estacionales entre las zonas de freza, alimentación y refugio invernal (Klemetsen *et al.*, 2003). Sin embargo, en el río Flamisell la mayoría de la población hace movimientos de corto alcance, mientras que sólo una pequeña proporción se desplazó distancias de cierta entidad (>500 m). Esta baja movilidad a nivel poblacional indica que un tramo fluvial relativamente pequeño en longitud, puede proporcionar los recursos y condiciones limnológicas suficientes para cumplir con los requisitos vitales de la trucha (Hughes, 2000).

Los movimientos de largo alcance fueron más frecuentes en el período inmediatamente anterior al inicio de la freza (octubre), aunque no se limitaron a ese período. Este patrón es consistente con la mayoría de los patrones de movimiento registrados en poblaciones no migratorias de salmónidos (Knouft y Spotila, 2002; Rodríguez, 2002; Wilson *et al.*, 2004; Coombs y Rodríguez, 2007), en las que la proporción media de individuos móviles para dicho periodo fue del 19%, similar al 16,8% obtenida en el presente estudio.

En ríos de pequeñas dimensiones, los movimientos de las truchas suelen ser de corta distancia (Bachman, 1984; Heggenes, 1988; Knouft & Spotila, 2002) en comparación con los grandes ríos. En estos últimos, la trucha muestra una movilidad considerablemente mayor (hasta varios kilómetros), debido a los cambios estacionales en los requerimientos de hábitat (Clapp *et al.*, 1990; Young, 1994; Zimmer *et al.*, 2010), lo que muy probablemente debe estar en consonancia con una distribución de las características (prestaciones y funciones) del hábitat físico bien distintas a las de los ríos medios y pequeños, donde la heterogeneidad hidráulica por unidad de superficie de lámina de agua, y por tanto la variedad del hábitat físico, tiende a ser mayor. Por lo tanto, el pequeño tamaño del río Flamisell podría haber influido en el rango limitado de movimientos observados (Woolnough *et al.*, 2009; Radinger y Wolter, 2014). Pero lo realmente relevante es que todo parece indicar que la amplitud de dichos movimientos (variable dependiente) es función de una disponibilidad de hábitat físico (variable independiente) tanto a nivel cuantitativo como cualitativo, de tal modo que cuanto más diverso y de mayor "calidad biótica" sea el hábitat físico, probablemente menor será la amplitud de movimiento de los ejemplares de trucha residentes.

Muchos estudios sobre movimientos en salmónidos muestran aumentos estacionales de la movilidad debido a los desplazamientos ascendentes antes de la freza (Solomon y Templeton, 1976; Jonsson y Sandlund, 1979; Ovidio *et al.*, 1998) y a los movimientos descendentes en invierno (Solomon y Templeton, 1976; Clapp *et al.*, 1990; Meyers *et al.*, 1992). En el río Flamisell, tal y como ya se ha indicado, se observó un aumento de la movilidad en los muestreos de otoño (octubre y noviembre), antes del período de freza, aunque los movimientos no implicaron a toda la población ni los desplazamientos fueron de largo alcance. Algunas especies de salmónidos son capaces de moverse largas distancias para llegar a los hábitats de desove cuando las condiciones adecuadas no están disponibles en los sitios de origen (Ovidio *et al.*, 1998; Rustadbakken *et al.*, 2004). Sin embargo, en los ríos donde las zonas de freza están cerca de los hábitats de crecimiento de los ejemplares reproductores, los movimientos relacionados con la reproducción pueden ser mínimos o de rango muy limitado

(Nakano *et al.*, 1990; Northcote, 1992; Nakamura *et al.*, 2002). En el río Flamisell existen lechos de grava distribuidos en disponibilidad suficiente a lo largo de todo el tramo de estudio, con lo que los desplazamientos para acceder a áreas adecuadas para la freza son innecesarios.

El alto nivel de leptocurtosis en las distribuciones temporales de frecuencias de los movimientos indica que existen diferencias en el comportamiento a nivel individual (Skalski & Gilliam, 2000; Rodríguez, 2002). Esto se ha confirmado al comprobar que la tendencia al movimiento es distinta entre los individuos de la misma población; es decir, los individuos que se mueven en un determinado período tienen una mayor probabilidad de ser móviles en las siguientes detecciones respecto a los individuos sedentarios, que a su vez también es más probable que aparezcan catalogados como tal en seguimientos posteriores. La distinción entre un grupo sedentario y otro móvil dentro de las poblaciones se ha puesto de manifiesto en numerosos estudios en salmónidos (Gowan & Fausch, 1996; Knouft & Spotila, 2002) y puede ser un aspecto de particular importancia a la hora de llevar a la práctica determinadas acciones de gestión y manejo tanto del hábitat físico como de las poblaciones de la propia especie.

Algunos autores sugieren que las diferencias en el comportamiento móvil entre individuos de una misma población está causada por factores ecológicos y no por la presencia de distintos subgrupos (Skalski y Gilliam, 2000; Fraser *et al.*, 2001). Sin embargo, otros autores sugieren que una proporción significativa de esta variación podría ser un producto de la plasticidad fenotípica (Angers *et al.*, 2010), la diferenciación genética (Liedvogel *et al.*, 2011) o el aprendizaje (Werner *et al.*, 1981), que conducen a diferencias en los rasgos individuales tales como la audacia, la agresividad y, en última instancia, la actividad y los movimientos. Por lo tanto, la motivación que impulsa a un determinado individuo a moverse puede estar influenciada por factores ambientales o externos, factores internos o una combinación de ambos.

Entre los factores ambientales están las posibles carencias del medio, por una baja calidad del hábitat físico, la competencia con otros congéneres, la disponibilidad de alimento o la presión de depredación. Si los recursos o presiones ambientales se encuentran dispersos, la movilidad puede conferir una ventaja sobre las tasas de crecimiento y/o factores de condición ya que, aunque puede ser energéticamente caro efectuar movimientos largos con frecuencia, los individuos móviles podrían maximizar su suministro de alimentos y compensar los costes energéticos del movimiento, mostrando así un mayor crecimiento (Steingrímsson & Grant, 2003; Hilderbrand & Kershner, 2004). Sin embargo, esto no se observó en el presente estudio, lo que sugiere que los factores ambientales pueden ser relativamente homogéneos a lo largo del tramo estudiado, no tener un carácter limitante, y por tanto no representar una causa apreciable para explicar los movimientos observados.

Los factores internos tienen que ver con las características biológicas de los individuos, la genética, la fisiología, el aprendizaje y la experiencia (Gowan & Fausch, 1996; Gilliam & Fraser, 2001). Por ejemplo, los movimientos de los peces se han correlacionado con el tamaño de los individuos (Steingrímsson & Grant, 2003). Existen evidencias de que las distancias de desplazamiento aumentan con la talla de los peces, en especial de las truchas de más de 300 mm de longitud furcal (Clapp *et al.*, 1990; Meyers *et al.*, 1992; Quinn y Kwak, 2011). Sin embargo, en el presente estudio no se observó una relación entre la distancia recorrida y la

talla de las truchas. Estos resultados pueden estar influenciados por la escasez de peces grandes en la muestra, ya que muy pocos individuos (<0,5%) superaron los 300 mm de longitud. La única influencia significativa en los movimientos relacionada con las características biológicas de los individuos fue que los machos presentaron una mayor amplitud de movimiento respecto a las hembras.

Existen pocas evidencias empíricas que hayan descrito en peces una movilidad diferencial entre machos y hembras, aunque hay al menos un estudio que hace referencia a salmónidos, en concreto para la trucha de arroyo (*Salvelinus fontinalis*) (Hutchings & Gerber, 2002). Según este estudio, los machos realizaron movimientos cubriendo distancias 2,5 veces mayores que las hembras, algo por encima de lo observado en el río Flamisell (1,4 veces). Una mayor movilidad de los machos puede tener importancia y consecuencias relevantes en el flujo de genes entre las poblaciones y en la persistencia de éstas. Por ejemplo, si los machos son más propensos que las hembras a colonizar nuevas zonas, la recolonización natural podría ser un proceso más lento que el que ocurriría si la dispersión fuese similar entre los dos sexos. Otra consecuencia puede ser que las hembras dentro de una determinada población estén más relacionadas entre sí que los machos. También puede ser que el comportamiento más sedentario de las hembras responda a una estrategia de supervivencia de la especie, en el sentido de asegurar y fijar la reproducción en tramos de río donde existen condiciones de freza adecuada. Esto se ha observado en otros grupos de animales, como en algunas especies de nutrias, en las que los machos se dispersan a mayores distancias que las hembras (Blundell *et al.*, 2002). La mayor dispersión en los machos de *Salvelinus fontinalis* (Hutchings & Gerber, 2002) y de trucha común (presente trabajo) proporciona soporte para la predicción de Perrin y Mazalov (2000), que indica que en sistemas de apareamiento promiscuo, (como es el caso de los salmónidos; Garant *et al.*, 2001), se ve favorecida una mayor dispersión de los machos en comparación a las hembras. Este comportamiento diferencial deriva del hecho de que el éxito reproductor masculino está limitado principalmente por las oportunidades de apareamiento, que aumentan con la movilidad. En cambio, el éxito reproductivo femenino está limitado principalmente por la fecundidad, que no se relaciona directamente con la movilidad.

En resumen, la población de trucha del río Flamisell comprende individuos sedentarios y móviles (< 4%), lo que refleja una variación individual en la movilidad, en parte atribuible al sexo (los machos tienen mayor movilidad que las hembras), pero en la que deben intervenir también otros factores individuales. Cabe indicar que los datos obtenidos en este estudio han servido de base para un análisis de la posible influencia genética y metabólica sobre la movilidad de la trucha, con resultados ciertamente interesantes (Pascual-Pons *et al.*, 2016a; b).

4.2 LA TRUCHA EN UN RÍO CON HIDROPUNTAS: NOGUERA PALLARESA

Para evaluar los efectos de las hidropuntas sobre la trucha, se escogió como escenario el tramo alto del río Noguera Pallaresa situado en las inmediaciones de la central hidroeléctrica de Esterri-Unarre (Figura 2). El tramo seleccionado está estructurado tal y como se presenta en la Figura 37, donde se indica los subtramos utilizados para los distintos trabajos de caracterización, toma de muestras y análisis. La elección de este tramo responde, como ya se ha comentado anteriormente, a diversos aspectos de orden hidromorfológico y limnológico, pero sobre todo a la existencia de una central hidroeléctrica que opera en régimen de hidropuntas (central Esterri-Unarre, ENDESA) que ofreció la posibilidad de modular los caudales turbinados para optimizar los trabajos de campo durante alguna de las fases del presente estudio.

De acuerdo con el esquema conceptual del presente estudio (Figura 1), en el siguiente apartado se procede a presentar la valoración comparada de las características del tramo de control (Noguera Pallaresa) con las del tramo de referencia (río Flamisell).

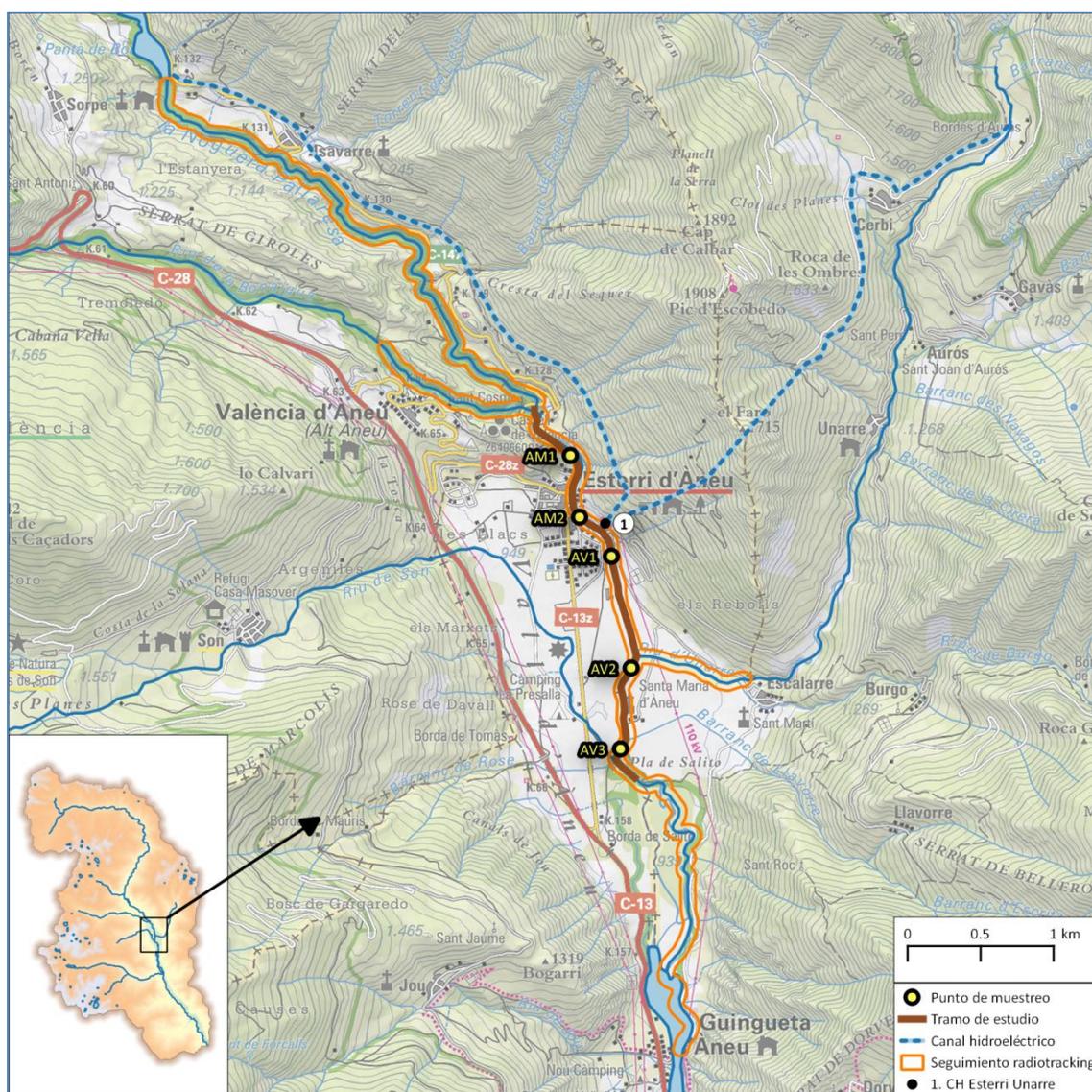


Figura 37. Localización general y alcance del tramo de estudio y la zona de marcaje de truchas.

4.2.1 CONDICIONES DE REFERENCIA PARA EL TRAMO CONTROL

La Tabla 22 permite comparar las características hidromorfológicas del tramo de control del río Noguera Pallaresa con las obtenidas en el río Flamisell. Ambos tramos se sitúan a una altitud similar (rango: 885-958 m snm) y las superficies muestreadas fueron de la misma magnitud. Las profundidades medias fueron equivalentes pero las máximas fueron algo superiores en el río Flamisell. En ambos casos las pendientes fueron moderadas (rango: 1,2 a 2,3%).

El mesohábitat estaba dominado en todas las estaciones por los rápidos (>50% de ocupación del cauce) y las pozas representaban la unidad hidromorfológica menos abundante (<20%). Los refugios también fueron abundantes en ambas zonas, con predominio de los de tipo estructural (bloques, cuevas). En ambas zonas el sustrato estuvo dominado por los bloques y las piedras (49-62%), seguidos de los cantos (21-35%) y las gravas (10-22%). El porcentaje de arenas y limos fue insignificante en todas las estaciones.

Tabla 22. Características hidromorfológicas del río Flamisell y las dos estaciones del río Noguera Pallaresa situadas aguas arriba de la central hidroeléctrica de Esterrri-Unarre (AM1 y AM2).

	Flamisell		Control	
	FL1/FL2	AM1	AM2	Media
<i><u>Dimensiones muestreo</u></i>				
Longitud (m)	256	160	147	153
Anchura media (m)	6,3	10,8	12,6	11,7
Superficie (m ²)	1.601	1.727	1.846	1.787
Altitud (m snm)	916	958	951	955
<i><u>Hidrología</u></i>				
Profundidad media (m)	24,9	30,4	26,9	28,7
Profundidad máxima (m)	61,9	45,6	50,0	47,8
Pendiente (%)	2,3	1,7	1,2	1,5
<i><u>UHM (%)</u></i>				
Rápido	0,64	0,61	0,56	0,58
Tabla	0,31	0,22	0,37	0,29
Poza	0,05	0,17	0,08	0,12
<i><u>Tipo de refugio*</u></i>				
Estructura	2	2	2	2
Vegetación	1	1	0	1
Sombra	2	1	1	1
Someros	2	2	0	1
<i><u>Substrato (%)</u></i>				
Limo y arena	2	0	0	0
Grava	22	17	10	14
Cantos	28	21	35	28
Piedras y bloques	49	62	55	59

* 0-No presente; 1-Presente; 2-Abundante

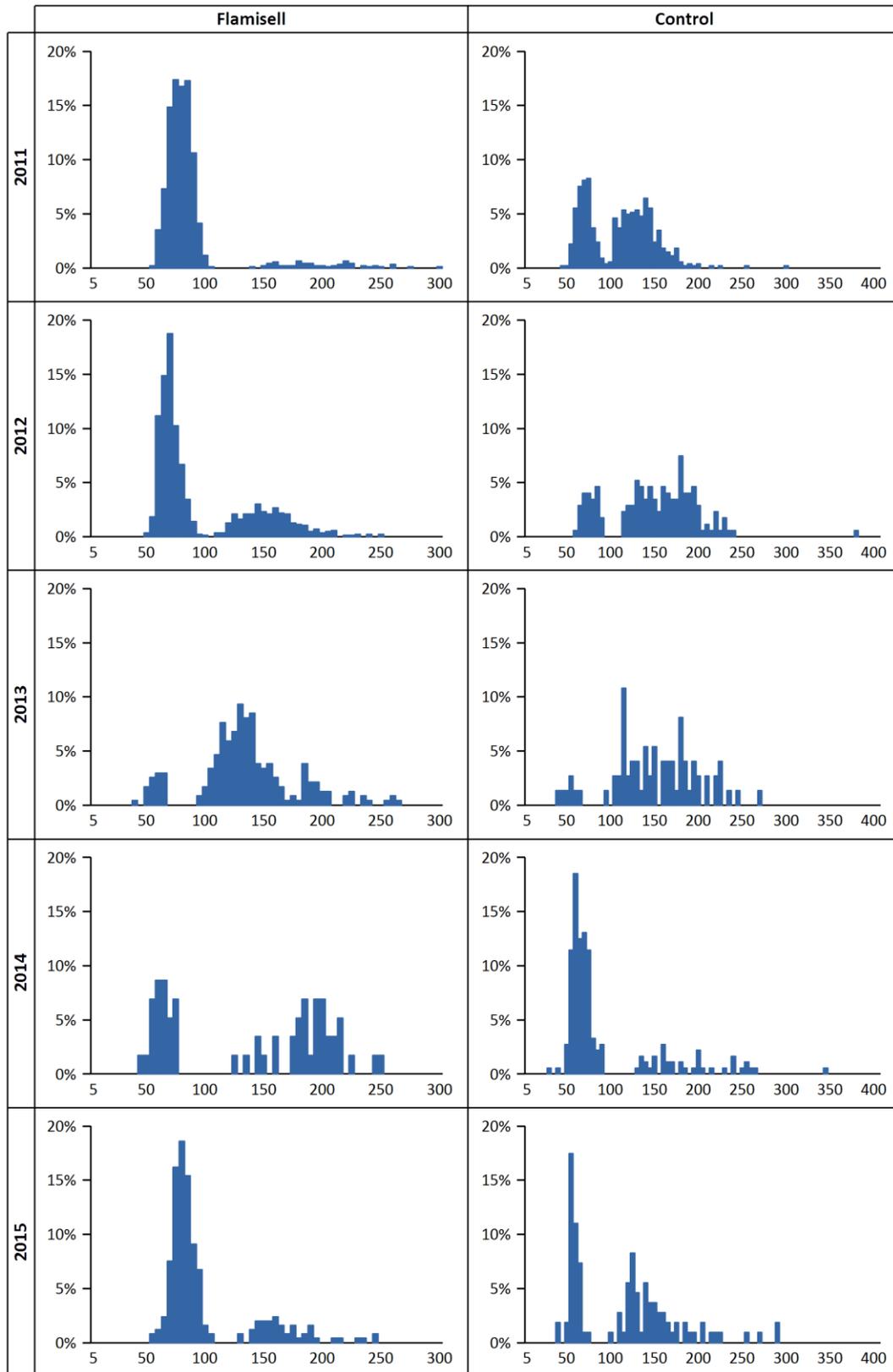


Figura 38. Estructura de tallas en los dos tramos de estudio entre los años 2011 y 2015.

La Figura 38 muestra la estructura de población del tramo de control con respecto al tramo del río Flamisell. Analizando su diversidad con el índice de Pielou (D), que mide la igualdad numérica (equi-frecuencia) entre las clases (tallas) de una población, se aprecia que tiene índices elevados en las dos zonas de estudio para cada año, lo que significa que están presentes individuos de todas las edades en proporciones equilibradas y que, por lo tanto, existen unas condiciones ambientales suficientes para el desarrollo de todas las fases vitales (Tabla 23).

Tabla 23. Diversidad de tallas (evaluada mediante el índice de Pielou D) en las poblaciones de trucha para los 5 años de estudio.

Zona	2011	2012	2013	2014	2015
Flamisell	0,87	0,91	0,95	0,94	0,89
Control	0,95	0,96	0,95	0,90	0,93

En relación a los patrones de movilidad estacional de las poblaciones de trucha del río Flamisell y del tramo de control del río Noguera Pallaresa, los resultados obtenidos indican que el comportamiento es sedentario y que la mayoría de las truchas realizan movimientos inferiores a los 50 m entre campañas consecutivas (Tabla 24). El *home range* observado en el río Flamisell es similar al del tramo de control del río Noguera Pallaresa (<150 m) y en ambos casos muy inferior al descrito para el tramo de hidropuntas (> 500 m).

Tabla 24. Desplazamiento medio entre campañas y *home range* en cada una de las zonas de estudio. En el Flamisell el número de días entre campañas fue de unos 30, mientras que en los tramos de control e hidropuntas de unos 10 días. El *home range* del Flamisell se refiere al intervalo abril-febrero mientras que en el Noguera Pallaresa al intervalo septiembre-diciembre.

Tramo	n	Desplazamiento medio por campaña (m)	Home Range (m)
Flamisell	441	33,5 ± 134,5	113,4 ± 268,7
Control	15	16,1 ± 2,9	43,6 ± 13,9
Hidropunta	16	131,6 ± 25,9	602,3 ± 117,1

Estos datos sugieren que el tramo planteado como de control es equiparable al tramo estudiado del río Flamisell, tanto por lo que se refiere a las condiciones hidromorfológicas, como a la estructura poblacional de las truchas, como a su movilidad. Así pues, se verifica que el tramo situado por encima de la central hidroeléctrica cumple las condiciones necesarias para poderse utilizar como un tramo de control natural.

4.2.2 DINÁMICA POBLACIONAL

4.2.2.1 Condiciones hidromorfológicas

Las características hidromorfológicas de las estaciones de muestreo del río Noguera Pallaresa (Figura 37) se detallan en la Tabla 25. En todas se muestreó un segmento de río mayor de 100 m de longitud (media: 140 ± 18 m; rango: 118-160 m). Esta distancia incluía todas las unidades hidromorfológicas características del mesohábitat de la zona y equivalía a un área de 1.154 a 1.727 m². La altitud de todas las estaciones fue similar (rango: 939-958).

La anchura media de la lámina de agua fue de 10,5 m (rango: 7,7-13,0 m), con un valor mínimo en el tramo situado justo por debajo de la confluencia del río Unarre (AV2). La pendiente de las estaciones fue moderada en el tramo de control (media: 1,4%) y baja en la estación del tramo de hidropuntas más alejada de la central (AV3; 0,8%).

En general, el mesohábitat para la trucha estaba dominado, en términos de ocupación de la superficie mojada del cauce, por los rápidos (media: 52%), seguidos de las tablas y las pozas (medias: 34% y 14%). Sin embargo, conforme se iba descendiendo río abajo y se suavizaba la pendiente se observaba una mayor proporción de las tablas respecto de los rápidos. Los refugios estaban bien representados en todas las estaciones, siendo el tipo estructural (cuevas y grandes bloques) el más abundante, y las zonas en sombra el menos frecuente.

Tabla 25. Características hidromorfológicas en las estaciones de muestreo de los dos tramos de estudio.

	Control		Hidropunta		
	AM1	AM2	AV1	AV2	AV3
<i>Dimensiones muestreo</i>					
Longitud (m)	160	147	118	149	135
Anchura media (m)	10,8	12,6	13,0	7,7	10,3
Superficie (m ²)	1.727	1.846	1.530	1.154	1.397
Altitud (m snm)	958	951	949	942	939
Pendiente (%)	1,7	1,2	1,2	0,7	0,5
<i>UHM (%)</i>					
Rápido	0,61	0,56	0,57	0,48	0,42
Tabla	0,22	0,37	0,26	0,37	0,53
Poza	0,17	0,08	0,17	0,15	0,06
<i>Tipo de refugio*</i>					
Estructural	2	2	2	2	2
Vegetación	1	0	1	2	1
Sombra	1	1	0	1	1
Someros	2	0	0	1	2
<i>Substrato (%)</i>					
Limo y arena	2	0	0	0	1
Grava	17	10	3	10	22
Cantos	21	35	21	51	36
Piedras y bloques	62	55	76	39	41

* 0-No presente; 1-Presente; 2-Abundante

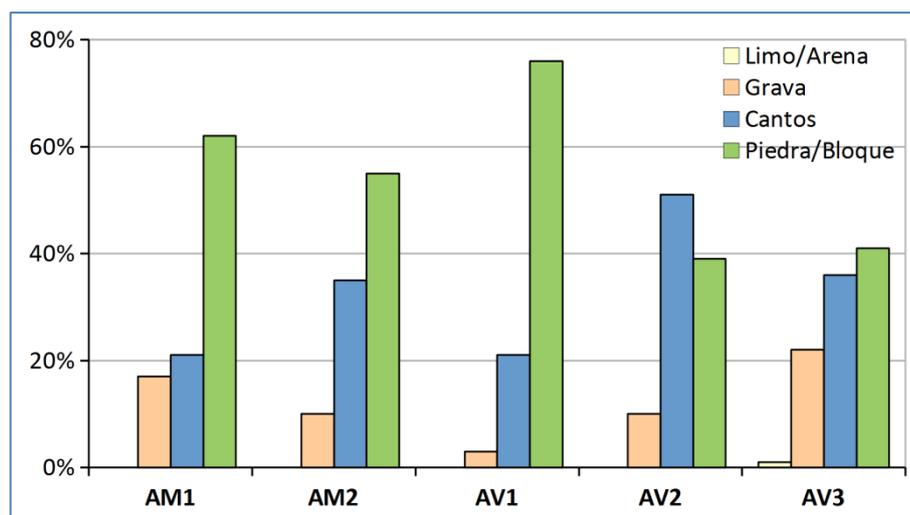


Figura 39. Granulometría de las estaciones de muestreo situadas en el tramo de hidropuntas.

En el conjunto de las estaciones de muestreo, la granulometría estaba dominada por la clase correspondiente a piedras y bloques (media: 55%), seguida de los cantos (media: 33%) y las gravas (media: 12%). No existen diferencias significativas entre las medias de las estaciones de los dos tramos ($\chi^2 = 1,59$; $P > 0,05$) ni entre las de las estaciones del tramo de control ($\chi^2 = 5,73$; $P > 0,05$). En cambio, entre las estaciones del tramo de hidropuntas sí que existen diferencias considerables en la composición del sustrato ($\chi^2 = 59,41$; $P < 0,01$; Figura 39). En la estación más cercana a la central (AV1) el sustrato estaba claramente dominado por granulometrías de mayor tamaño y las gravas apenas eran presentes. Conforme se iba descendiendo por el río se iban recuperando todas las fracciones granulométricas más pequeñas. Así, en el punto más alejado de la central (AV3) las gravas y los cantos rodados representaban más del 50% del sustrato, tal como sucedía en el tramo control.

El hecho de que no hubiese diferencias granulométricas significativas entre el tramo de control y el tramo sujeto a hidropuntas y, al mismo tiempo, que sí las hubiese a lo largo del tramo con hidropuntas, es fácilmente interpretable. En el tramo bajo hidropuntas se daba, considerado en su conjunto, una proporcionalidad de clases granulométricas del sustrato, similar a la que tenía el tramo de control pero, mientras en este último dicha proporcionalidad se distribuía espacialmente de una forma más o menos homogénea (AM1~AM2), en el tramo con hidropuntas se presentaba segregada, con un gradiente granulométrico de tamaños decrecientes desde AV1 a AV3.

Conviene destacar también la influencia que sobre la granulometría del cauce tiene la entrada del río Unarre (AV2). Se trata de un pequeño tributario lateral que, aunque participa en el abastecimiento de caudal para la CH Esterri-Unarre, está poco regulado y conserva buena parte de su comportamiento hidrológico torrencial, lo que le permite actuar como reponedor de fracciones granulométricas de tamaño medio y bajo (cantos y gravas) en el cauce del río Noguera Pallaresa.

4.2.2.2 Longitud, peso y factor de condición

La longitud media de las truchas capturadas durante los años 2011 a 2015 fue de 122 ± 57 mm (n : 1758; rango: 30-400), mientras que el peso medio fue de 39 ± 64 g (rango: 1-1220). Entre estaciones se observó una diferencia significativa entre las longitudes de las truchas (test de Kruskal Wallis: $H = 185$; $P < 0,01$; Figura 40).

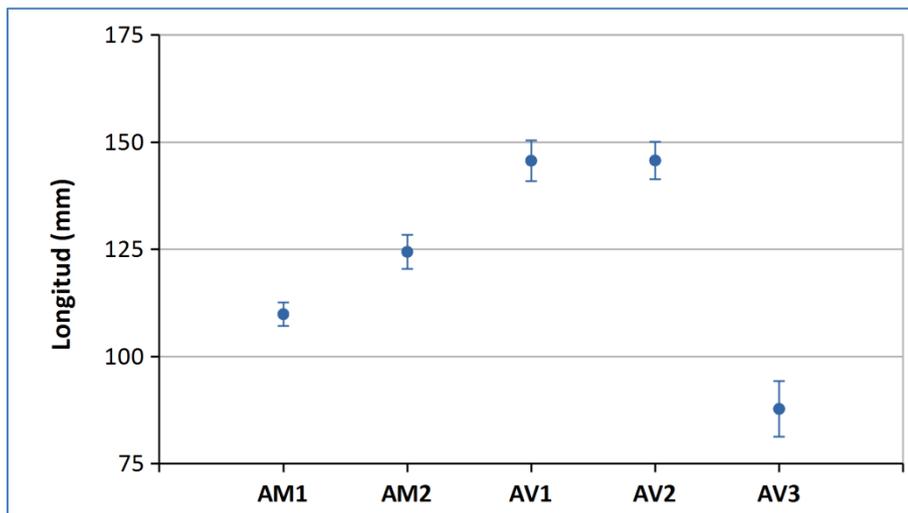


Figura 40. Longitud furcal media (mm) de las truchas en cada estación. Media e intervalos de confianza al 95% para el conjunto de datos de los años 2011 a 2015.

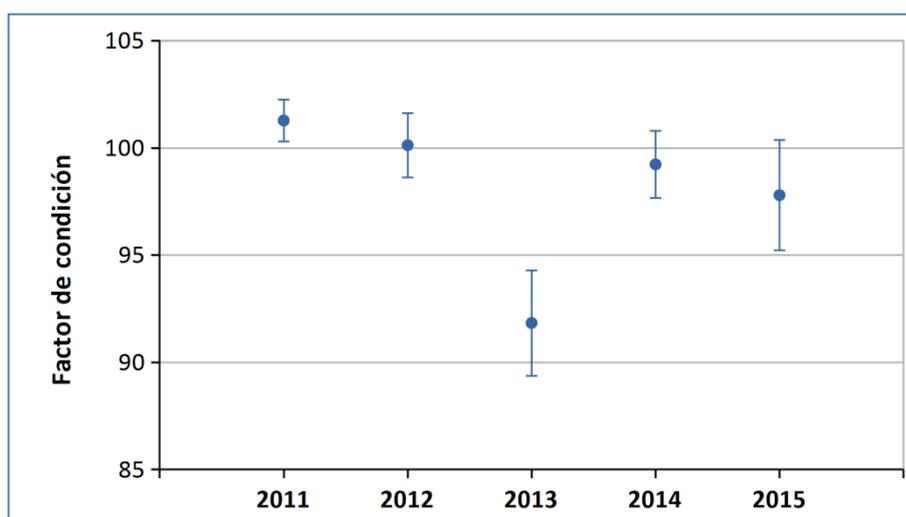
Las dos estaciones del tramo de control presentaron diferencias significativas (medias: 110 y 124 mm; test de Mann-Whitney: $z = -5,802$, $P < 0,01$), mientras que las 3 del tramo de hidropuntas difirieron entre la estación más alejada de la central (AV3) respecto a las otras dos (AV1 y AV2; test de Mann-Whitney: $P < 0,01$). Estas se debieron a una menor longitud media en AV3 (media: 88 mm) respecto de las otras dos estaciones más cercanas a la central (media: 146 mm para ambas). Estos resultados sugieren que el tramo de hidropuntas se puede dividir en dos subtramos claramente diferenciados (hidropunta próxima; hidropunta lejana). Las truchas de las estaciones del subtramo de hidropunta próxima también tuvieron tamaños mayores con respecto a las estaciones del tramo de control (AM1 y AM2). La variabilidad de tamaños fue mayor en el tramo sujeto a hidropuntas con respecto al tramo control. Estas diferencias pueden explicarse por la distribución espacial de los alevines, prácticamente ausentes en AV1 y AV2 y muy abundantes en AV3, tal como se verá en los apartados posteriores. Las diferencias en la abundancia de los alevines son debidas a los efectos que tiene el régimen de hidropuntas y las condiciones hidráulicas desfavorables (velocidad del agua) sobre la disponibilidad de hábitat y las capacidades de los alevines.

Entre años la longitud media de las truchas, para el conjunto de todas las estaciones de muestreo, también fue significativamente diferente (test de Kruskal Wallis: $H = 240$; $P < 0,01$), tal como se aprecia en la Tabla 26. Esta variabilidad interanual, como ya se comentó en apartados anteriores, se corresponde con la mayor proporción de unas clases de edad respecto de otras. En cualquier caso, se aprecia que en el conjunto de todos los años las truchas de mayor tamaño superaban los 300 mm de longitud y que el rango de amplitud interanual era similar.

Tabla 26. Longitud furcal media (mm) y peso medio (g) de las truchas capturadas en los dos tramos estudiados del río Noguera Pallaresa entre los años 2011 y 2015.

Año	Longitud furcal (mm)			Peso (g)		
	n	Rango	Media \pm SD	n	Rango	Media \pm SD
2011	767	41-393	120 \pm 85	767	1-795	31 \pm 22
2012	337	56-380	155 \pm 110	337	2-469	62 \pm 44
2013	139	32-400	129 \pm 91	139	1-1220	53 \pm 37
2014	321	30-375	102 \pm 72	321	1-585	35 \pm 24
2015	194	39-328	103 \pm 73	194	1-374	28 \pm 20

El factor de condición (Figura 41) no difirió entre tramos (t -test; $n = 1631$; $P > 0,05$) y entre estaciones solo difirió entre las estaciones AM2 y AV3 (t -test; $P < 0,05$). Respecto a los años sí que presentó diferencias significativas (ANOVA $F_{4,1626} = 16,06$; $P < 0,01$) debidas a un factor de condición menor en el año 2013 (test de Scheffé, $P < 0,05$) que, como se verá más adelante puede estar relacionado con una disminución de los recursos tróficos originada por una fuerte crecida del río acaecida en junio de 2013.

**Figura 41.** Factor de condición relativo medio de las truchas con el intervalo de confianza al 95% de Scheffé.

4.2.2.3 Estructura de tallas

Los resultados del apartado anterior indican una diferencia entre las 3 estaciones del tramo de hidropuntas y, por este motivo, la estructura de tallas se ha analizado separando la estación más alejada de la central hidroeléctrica (AV3) de las otras dos (AV1 y AV2) que se han tratado de forma conjunta. Las dos estaciones del tramo de control (AM1 y AM2) también se han tratado de forma conjunta para el análisis de la estructura de tallas (Figura 42). Esta agrupación de estaciones de muestreo, responde a los resultados expuestos en la Figura 40.

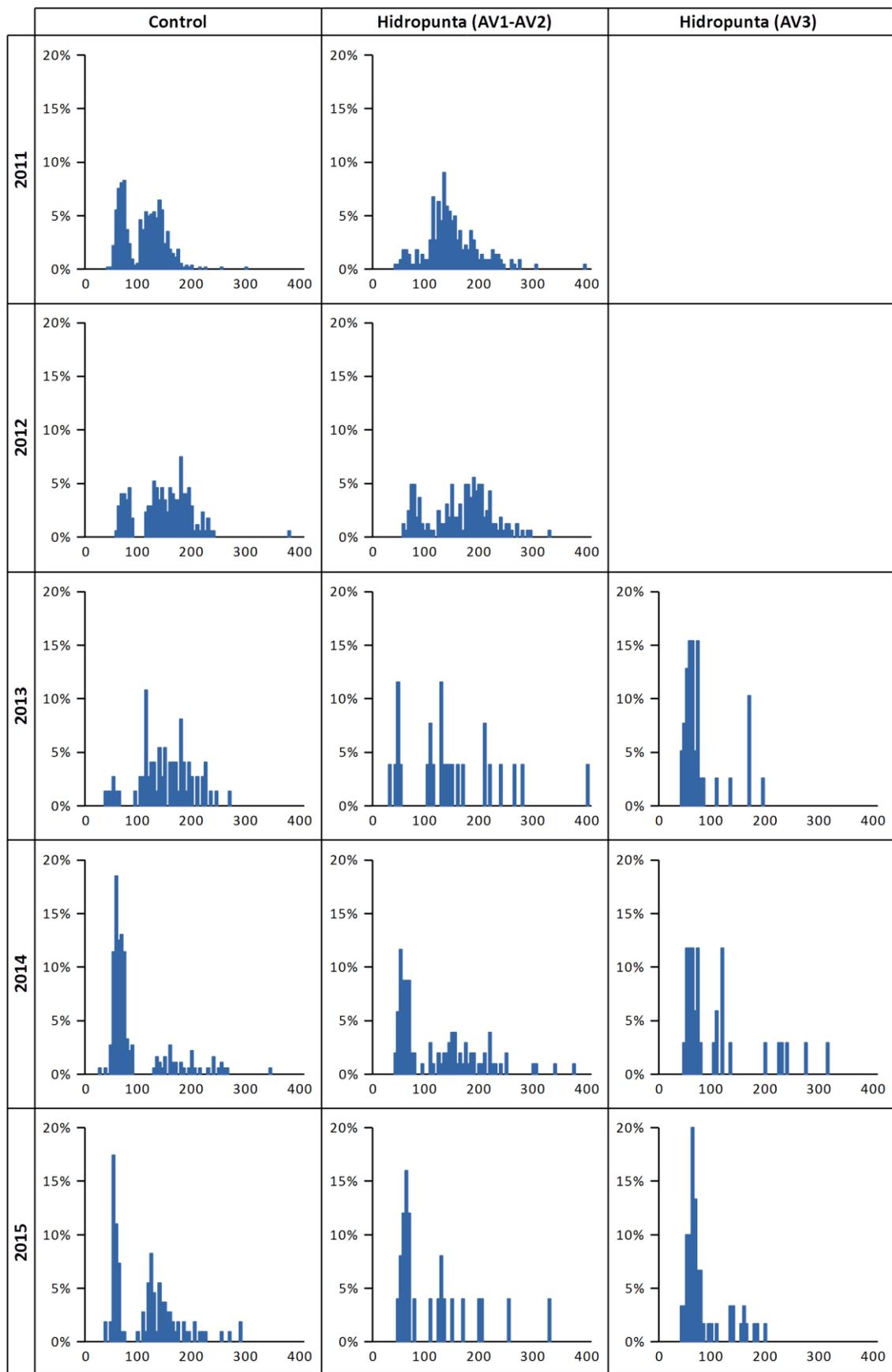


Figura 42. Estructura de tallas en los tres tramos de estudio agrupados según se justifica en el texto, entre los años 2011 y 2015.

Los histogramas de frecuencias de tallas del conjunto de los peces capturados en todas las estaciones de muestreo (Figura 42) presentaron diferencias significativas entre los 5 años de estudio (test de Kolgomorov-Smirnov; $P < 0,05$ para todos los casos). Estos también fueron significativamente diferentes al comparar los 3 tramos establecidos en el párrafo anterior por agrupamiento de estaciones de muestreos (test de Kolgomorov-Smirnov; $P < 0,05$ para todos los casos). Tal y como se observa en la Figura 42, las diferencias entre los tramos agrupados se debieron a la gran variabilidad en las proporciones anuales de los ejemplares de menor tamaño, cuya presencia es a su vez muy dependiente de la variabilidad (magnitud, frecuencia, época,...) del régimen natural de avenidas. Cabe recordar que la regulación hidroeléctrica de caudales mediante el embalse de Borén (aguas arriba del tramo de control; Figura 37), dada su gran cuenca tributaria (198 km²) y sus reducidas dimensiones (0,9 hm³), no lamina las máximas avenidas anuales ordinarias y que, además la cuenca tributaria del río Bonaigua (55 km²; 22% de la cuenca de aportación del tramo controlado), no está sujeta a ningún tipo de regulación hidrológica.

A pesar de las diferencias observadas en los histogramas de frecuencias de tallas, su diversidad medida con el índice de Pielou (D), fue para todos los subtramos y años muy elevada, lo que significa que estuvieron presentes individuos de todas las edades en proporciones equilibradas y que, por lo tanto, existieron unas condiciones ambientales suficientes para el desarrollo de todas las fases vitales (Tabla 27).

Tabla 27. Diversidad de tallas (evaluada mediante el índice de Pielou D) en las poblaciones de trucha para los 5 años de estudio.

Zona	2011	2012	2013	2014	2015
Control	0,95	0,96	0,95	0,90	0,93
Hidropunta (AV1-AV2)	0,96	0,97	0,94	0,95	0,92
Hidropunta (AV3)	-	-	0,89	0,92	0,90

4.2.2.4 Edad y estructura demográfica

En el conjunto de todos los muestreos realizados en los 5 años de estudio se identificaron un total de 6 clases de edad (0+ a 5+). Las 4 primeras se pudieron identificar sin muchas dificultades, pero para las dos últimas fue bastante complicado debido al bajo número de individuos, especialmente para la clase 5+ que finalmente se descartó.

La Tabla 28 muestra las longitudes furcales medias de las truchas para cada clase de edad. Todos los muestreos fueron realizados durante el mes de agosto (5-31 agosto) de forma que la época de muestreo no debería haber tenido ninguna incidencia significativa sobre la longitud media de cada clase de edad, más allá de las variaciones meteorológicas, y por tanto también hidrológicas, particulares de cada año.

Comparando las longitudes medias (Tabla 28) y la distribución de las cohortes anuales (Figura 43), se observa que fueron bastante constantes a lo largo de los años. No obstante, se aprecia que en el año 2013 fueron menores para las clases 0+ y 1+. Esto estaría relacionado con la fuerte crecida de junio de 2013, que alteró severamente todo el cauce fluvial, con consecuencias a todos los niveles: hidromorfológicos, tróficos, deriva y arrastre de organismos,

etc. El año siguiente, con densidades muy bajas de la población, los ejemplares que quedaron de la clase 0+ (ahora 1+) tuvieron poca competencia y pudieron recuperar la longitud media para su clase. Este patrón y la tasa de crecimiento coinciden con lo observado en el tramo de estudio del río Flamisell. Allí la crecida de 2013, que afectó gran parte del Pirineo, también quedó reflejada en una disminución del crecimiento de las clases 0+ y 1+.

Tabla 28. Longitud furcal media (mm) y SD de los grupos de edad en la zona de estudio entre 2011 y 2015.

Año	0+	1+	2+	3+	4+
2011	69 ± 7	135 ± 15	183 ± 16	227 ± 12	269 ± 15
2012	77 ± 9	139 ± 15	190 ± 12	227 ± 10	248 ± 17
2013	60 ± 9	125 ± 19	179 ± 12	226 ± 11	268 ± 9
2014	65 ± 9	136 ± 19	174 ± 13	229 ± 9	247 ± 9
2015	64 ± 9	130 ± 12	175 ± 13	211 ± 9	
Media	67 ± 9	133 ± 16	180 ± 13	224 ± 10	258 ± 12
Crecimiento medio:	66	57	44	34	

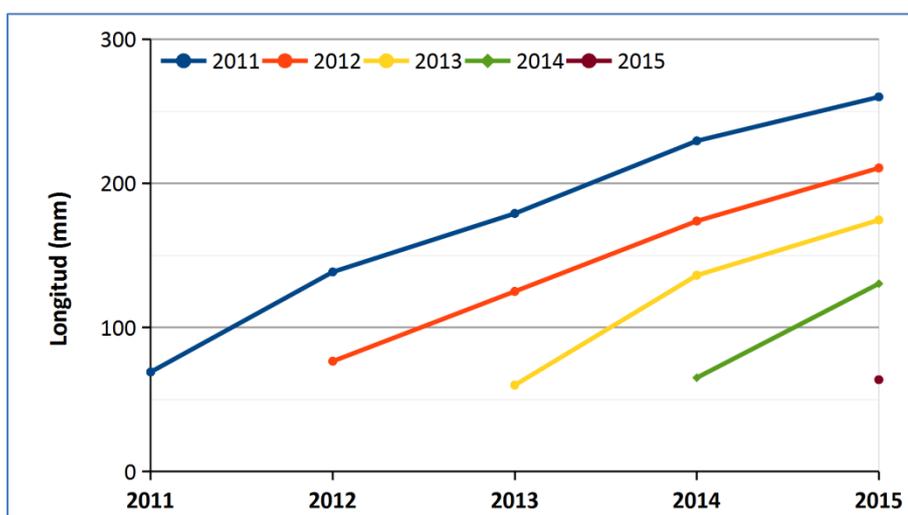


Figura 43. Distribución de las cohortes de trucha de los años 2011 a 2015 para la zona de estudio del río Noguera Pallaresa.

La estructura demográfica se analizó para el conjunto de las 5 estaciones de muestreo del río Noguera Pallaresa mediante los histogramas de frecuencias de tallas de los peces capturados y con el número de ejemplares calculados para cada clase de edad mediante el método de Bhattacharya. En la Figura 44 se pueden observar las estructuras demográficas de los 5 años del estudio. Las frecuencias de las clases 0+ y 1+ se observa que fueron muy fluctuantes entre años y que la segunda (1+) estaba directamente relacionada con la primera (0+). La Figura 45 muestra la relación entre la densidad de las clases 1+ y superiores respecto a las 0+ y 1+ del año anterior. Esta relación explicaba el 61% y el 56%, respectivamente, de la densidad que tendría la cohorte al año siguiente. Otros factores como la densodependencia o el régimen hidrológico, podrían provocar desviaciones de esta regla general, como la observada en el año 2014 cuando el elevado número de alevines de ese año no se reflejó en un alto número de juveniles el año siguiente.

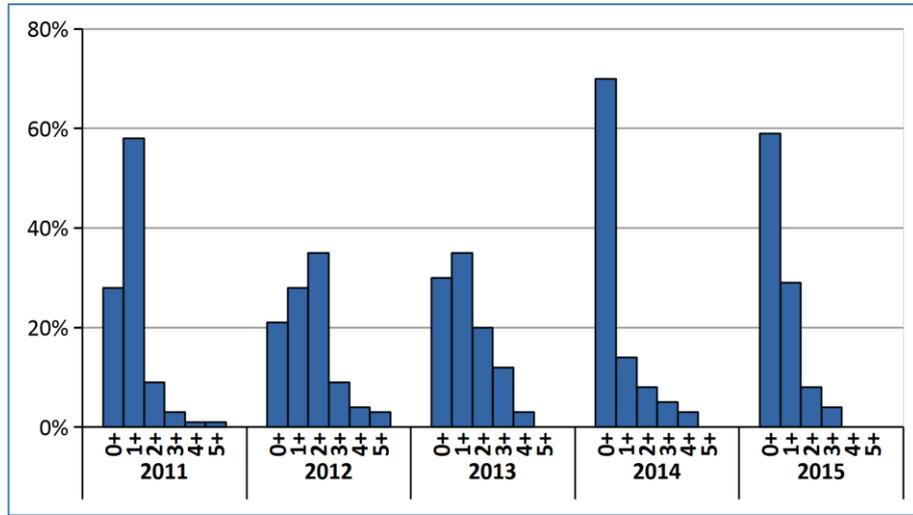


Figura 44. Estructura demográfica en la zona de estudio del río Noguera Pallaresa entre los años 2011 y 2015.

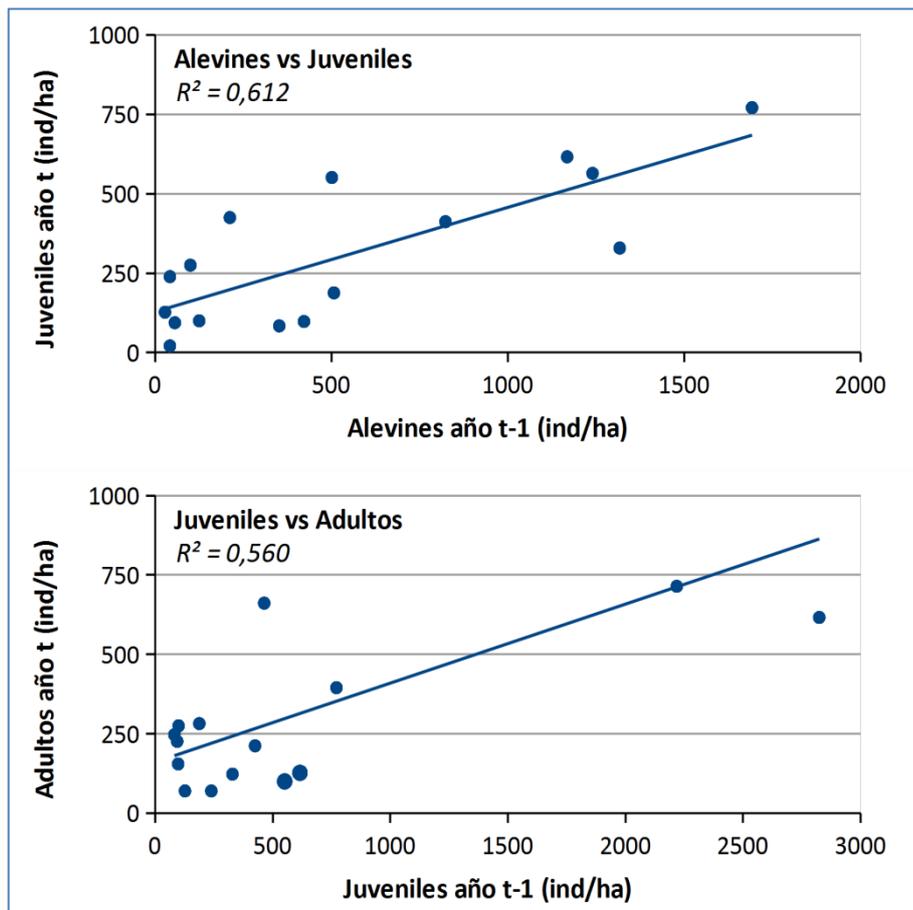


Figura 45. Relación entre la densidad de juveniles y adultos respecto a la de alevines y juveniles del año anterior, para el conjunto de todos los muestreos del tramo de control e hidropuntas.

4.2.2.5 Densidad y biomasa

Una vez definidos los diferentes grupos de edad se calculó la densidad y la biomasa para alevines (0+), juveniles (1+) y el conjunto de subadultos y adultos ($\geq 2+$). En la Tabla 29 se muestran los valores anuales medios de ambos parámetros para los tramos de control e hidropuntas. En la Figura 46 se representan gráficamente estos valores medios, pero en el tramo de hidropuntas los resultados se muestran en dos subtramos (uno referido a las proximidades de la central hidroeléctrica y el otro al tramo más distal); de esta forma se posibilita una mejor interpretación de la notable variabilidad encontrada.

La densidad total estuvo directamente relacionada con la densidad de alevines ($r: 0,95$; $n: 10$; $P < 0,01$) y, tal como ya se apreció en el análisis de la estructura demográfica, la densidad de juveniles de un año en particular dependía de la de alevines del año anterior ($r: 0,78$; $n: 16$; $P < 0,01$).

El análisis de la variabilidad temporal de la densidad se realizó para los años 2011 a 2015, ya que se disponía de datos anuales para todos ellos (Tabla 29). Coincidiendo con los resultados del análisis de la estructura demográfica, la densidad total del conjunto de todas las estaciones también mostró una variabilidad interanual significativa (ANOVA $F_{4,16} = 3,69$; $P < 0,05$). Sin embargo, al analizarla separadamente por tramos se observa que se mantenía la significación estadística para el tramo de control (ANOVA $F_{4,4} = 26,70$; $P < 0,01$), pero no para el de hidropuntas (ANOVA $F_{4,7} = 0,82$; $P > 0,05$). Por grupos de edad se observaron diferencias interanuales significativas en el tramo control para los alevines (ANOVA $F_{4,4} = 25,10$; $P < 0,01$) y los juveniles (ANOVA $F_{4,4} = 11,48$; $P < 0,05$).

Tabla 29. Densidad (ind/ha), biomasa (kg/ha) y peso medio individual (g) para las principales clases de edad de la población de truchas de los tramos de control e hidropuntas entre 2011 y 2015.

Año	Densidad (ind/ha)				Biomasa (kg/ha)				Peso individual (g)			
	0+	1+	$\geq 2+$	Total	0+	1+	$\geq 2+$	Total	0+	1+	$\geq 2+$	Total
Control												
2011	1.430	2.521	262	4.213	5,7	70,7	23,3	99,7	4,0	28,0	88,9	23,7
2012	360	693	665	1.718	2,1	25,0	62,8	89,9	5,8	36,1	94,4	52,3
2013	49	306	261	617	0,1	7,9	25,1	33,1	2,0	25,8	96,2	53,6
2014	1.045	58	247	1.350	3,4	1,8	31,6	36,8	3,2	31,0	127,9	27,3
2015	583	564	226	1.372	1,2	17,5	34,5	53,2	2,1	31,0	152,7	38,8
Media	693	828	332	1.854	2,5	24,6	35,5	62,5	3,4	30,4	112,0	39,1
Hidropunta												
2011	271	1.196	532	1.999	1,1	35,2	72,0	108,3	4,1	29,4	135,3	54,2
2012	274	395	856	1.525	1,7	14,2	95,8	111,6	6,2	35,9	111,9	73,2
2013	482	94	125	701	1,2	2,5	22,0	25,7	2,5	26,6	176	36,7
2014	550	244	226	1.020	1,7	6,2	38,9	46,8	3,1	25,4	172,1	45,9
2015	1.066	248	97	1.410	3,4	8,4	10,7	22,5	3,2	33,9	110,3	16,0
Media	529	435	367	1.331	1,8	13,3	47,9	63,0	3,8	30,2	141,1	45,2

Los valores de densidad media (Tabla 29) indican que las diferencias en los alevines estaban ocasionadas por una menor densidad en 2013 respecto a los otros años y que en los juveniles se debía a una menor densidad en 2014 (cohorte del año 2013) respecto al año que la tenía

más alta que fue 2011 (test de Scheffé; $P < 0,05$ para todos los casos). Esto refleja que la falta de alevines en 2013 se arrastró el 2014 con una disminución de la densidad de juveniles. Las diferencias observadas en la cohorte de 2013 también se documentaron en el estudio realizado en el río Flamisell (apartado 4.1.1) y fueron igualmente debidas a los efectos de la crecida de junio de 2013, que afectó de la misma forma ambas zonas del Pirineo. En el tramo de hidropuntas solo se observaron diferencias significativas interanuales entre la densidad de adultos que fue mayor en el año 2012 (ANOVA $F_{4,7} = 8,94$; $P < 0,01$). Los alevines y los juveniles no presentaron diferencias significativas de densidad en este tramo.

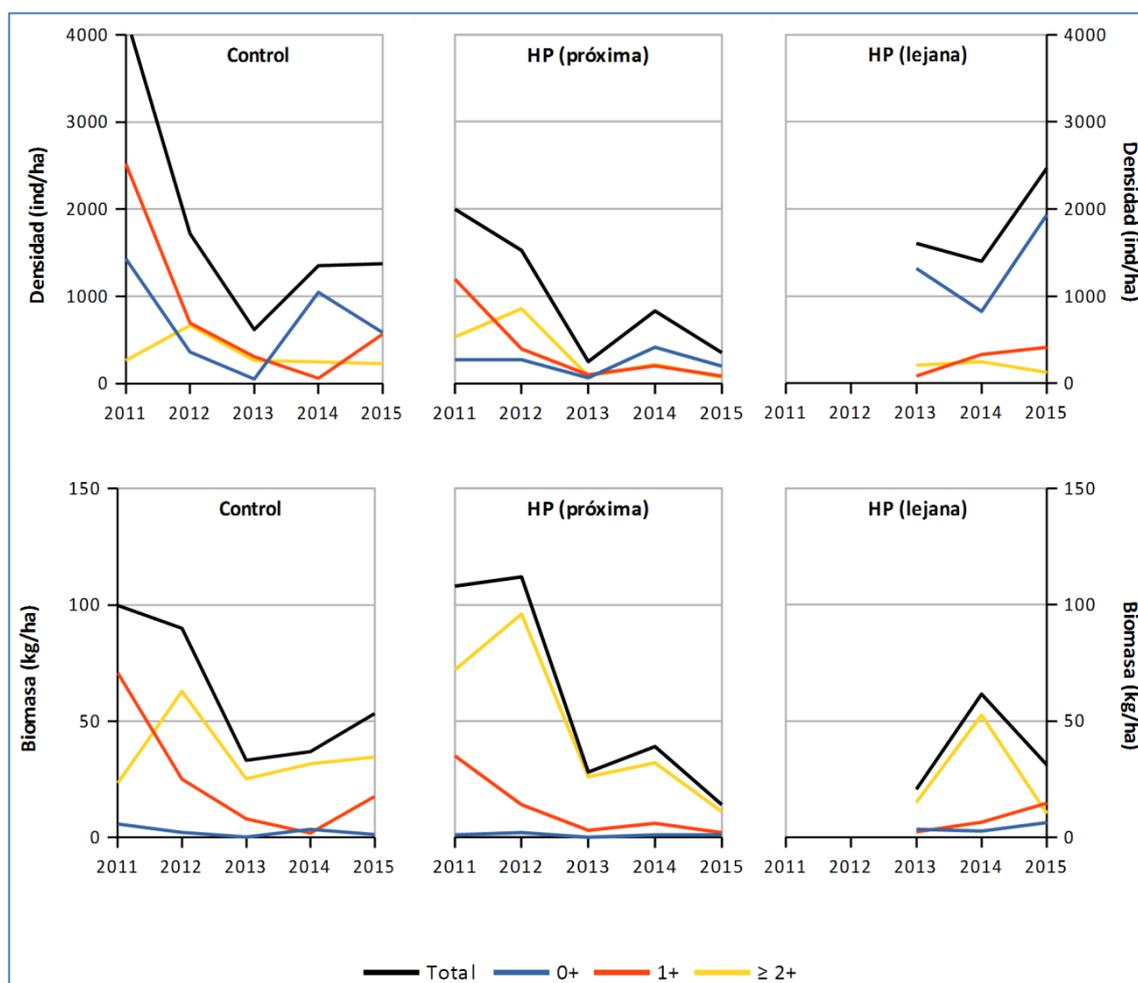


Figura 46. Densidad (ind/ha) y biomasa (kg/ha) para las principales clases de edad de las truchas en los tramos de control y de hidropuntas entre 2011 y 2015.

La biomasa fue más estable que la densidad (Tabla 29, Figura 46), ya que fluctuó en menor magnitud, y tendió a estabilizarse en torno a unos 40-60 kg/ha. No se observaron diferencias estadísticamente significativas entre las medias de biomasa total de las estaciones, tanto si se analizaban en su conjunto como si se analizaban de forma separada por tramos (control e hidropuntas) (ANOVA; $P > 0,05$ para todos los casos). El peso medio de los individuos de la clase adulta fue mayor en el tramo de hidropuntas, cosa que indica una mayor amplitud en el rango de tallas de la población que en el tramo de control.

En términos de densidad y dentro del tramo con hidropuntas (Figura 46), la zona del cauce más alejada de la salida de la central hidroeléctrica (HP lejana) presentaba un comportamiento muy distinto tanto al tramo de control como al tramo más próximo aguas abajo, de la central hidroeléctrica. El patrón de variación de la densidad en este último (HP próxima), para los años 2013-2015 resultó ser inverso al de HP lejana, lo que podría estar relacionado con la diferencia de aptitud del hábitat para los alevines entre ambos tramos.

Los coeficientes de variación interanual de la densidad indican que las poblaciones de truchas del río Noguera Pallaresa fueron predominantemente fluctuantes para todos los grupos de edad (Tabla 30, Figura 47). De las 5 estaciones de muestreo, la única que presentó poblaciones estables se correspondió con la situada en el tramo de hidropuntas y más alejada de la central (AV3). Esto coincide con el aumento de la densidad de alevines en esa estación. Como se comentó en el apartado de hidromorfología, el cauce en esa estación era más estable, con menor pendiente y de mayor amplitud. Esto podría explicar que en esa zona las poblaciones tuviesen menos dificultades para compensar la incidencia de los factores ambientales adversos (especialmente los hidrológicos) debido posiblemente a que su magnitud podía verse sustancialmente atenuada y sus efectos ser comparativamente menores.

Tabla 30. Coeficientes de variación de la densidad para las principales clases de edad de la trucha y para cada una de las estaciones de muestreo del río Noguera Pallaresa en el periodo 2011 a 2015. Se indican con negrita y un superíndice los de tipo fluctuante (**n^a**, moderadamente fluctuante; **n^b**, fluctuante).

Coefficiente Variación (%)	AM1	AM2	AV1	AV2	AV3
Alevín	79^b	93^b	72^a	85^b	41
Juvenil	112^b	130^b	116^b	78^b	62^a
Adulto	73^a	63^a	80^b	97^b	33
Total	65^a	92^b	78^b	66^a	31

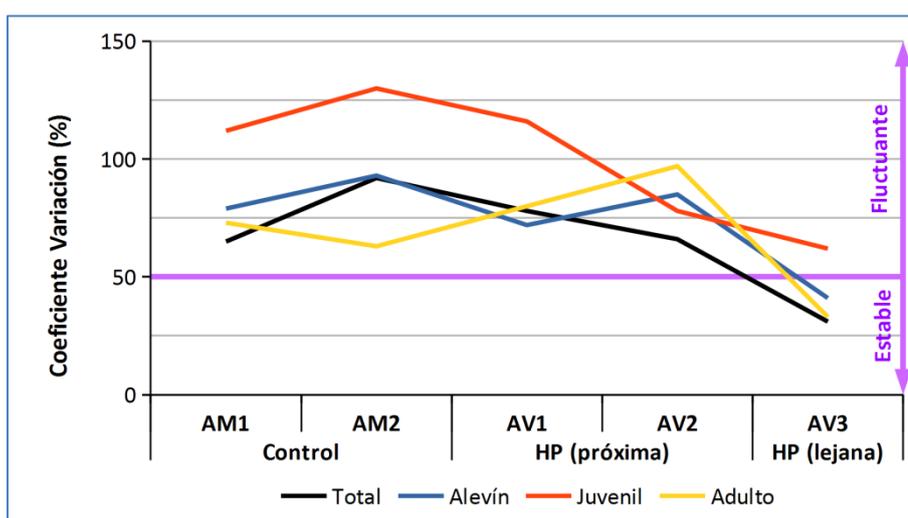


Figura 47. Coeficiente de variación de la densidad de los principales grupos de edad de la trucha para las 5 estaciones del río Noguera Pallaresa y para el periodo 2013 a 2014.

El análisis de la variabilidad espacial de la densidad se realizó para los años 2013 a 2014, ya que son los únicos para los que se disponía de datos anuales de las 5 estaciones. La estación más alejada de la central (AV3) se añadió al estudio el año 2013 y en 2015 no se pudo muestrear adecuadamente las estaciones AM2 y AV1 (ver capítulo 3.2.2.1, Tabla 10). Para evitar el sesgo que en los análisis provocaría la falta de datos para estas estaciones se han eliminado estos tres años del análisis.

Los resultados de los años 2013 y 2014 no indican diferencias significativas entre las estaciones de muestreo (ANOVA $F_{4,5} = 0,54$; $P > 0,05$), aunque se aprecia que tuvieron densidades más bajas en las estaciones sometidas al efecto más directo de las hidropuntas (AV1 y AV2; Figura 48). En el tramo más alejado de la central las densidades se recuperaron e incluso superaron a las del tramo control, posiblemente por la existencia de unas condiciones ambientales menos severas (velocidad de la corriente, refugios...). Las densidades de juveniles y adultos no presentaron diferencias significativas entre estaciones.

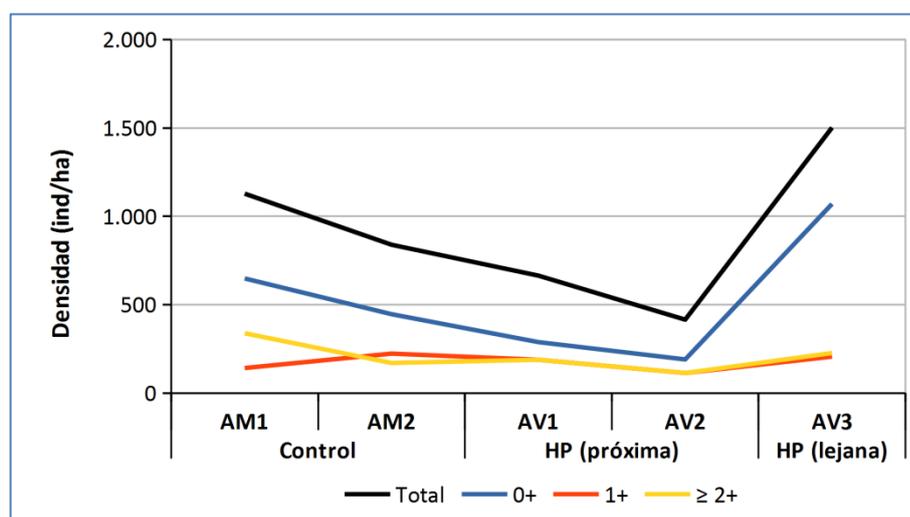


Figura 48. Densidad media (ind/ha) para las principales clases de edad de las truchas en las estaciones de muestreo del río Noguera Pallaresa entre los años 2013 y 2014.

4.2.2.6 Discusión

Las condiciones hidromorfológicas del tramo de control y del de hidropuntas son diferentes de acuerdo con su distinto régimen hidrológico. A los efectos de la trucha, el tramo de control se caracteriza por un mesohábitat variado, con una buena diversidad de facies o ambientes (unidades hidromorfológicas) y de granulometría en el lecho fluvial, tal como se aprecia en tramos de ríos naturales y como también se constató en el tramo estudiado del río Flamisell. En cambio, el tramo de hidropuntas presenta una gradación longitudinal en relación a la distancia al origen de la hidropunta. Justo debajo de la central la diversidad de condiciones hidráulicas es mayor que en el tramo más alejado. Esta diversidad se puede medir como el cociente entre la profundidad media del cauce y el tamaño medio del sustrato. Cuanto menor sea este cociente mayor será la diversidad hidráulica. Cerca de la central el sustrato está dominado por partículas de gran tamaño, resultando un coeficiente menor, es decir, una mayor diversidad hidráulica. Conforme se desciende por el río, alejándose del efecto más

directo de la hidropunta, las partículas de pequeño tamaño (finos, arenas, gravas) van aumentando su abundancia equilibrando la frecuencia de todas las clases granulométricas y, por lo tanto, aumentando la heterogeneidad del sustrato. Las hidropuntas, cuando tienen una magnitud suficiente, pueden provocar el arrastre de estas partículas de menor tamaño río abajo (Vericat *et al.*, 2006; ENDESA, 2013). La incorporación del río Unarre en la parte central del tramo de hidropuntas aporta gravas a la parte final del tramo (ENDESA, 2013; Vericat *et al.*, 2014) que contribuyen a esta mejora de la diversidad hidromorfológica. Diversos estudios han destacado la importancia del hábitat en las poblaciones de trucha (Baran *et al.*, 1997; Ayllón *et al.*, 2010). Así pues, las diferencias geomorfológicas observadas entre las estaciones de muestreo y su correspondiente manifestación hidráulica, deben incidir de forma directa en la dinámica de las poblaciones de trucha de ambos tramos de estudio.

La estructura demográfica del río Noguera Pallaresa en la zona de estudio es similar a la encontrada en el río Flamisell y en otras zonas del Pirineo (Gouraud *et al.*, 2001; Rocaspana *et al.*, 2006; Vera *et al.*, 2010). Se caracteriza por una población dominada por las clases de edad más jóvenes (alevines y juveniles) y una fracción de adultos que, por lo general, no suelen superar los 5 ó 6 años de edad. La frecuencia de alevines especialmente y también de juveniles, aunque en algo menor grado, presenta una gran fluctuación interanual que no se observa, al menos de forma tan evidentemente, en las clases de mayor tamaño. Estas dos clases están directamente relacionadas entre sí, de tal forma que por lo general, cuando hay años con una alta tasa de reclutamiento (alta proporción de alevines), al siguiente se observa, también, una alta proporción de juveniles y viceversa. Esta relación no es tan evidente para las clases de mayor tamaño que tienden a ser más constantes a lo largo del tiempo.

La explicación cabe buscarla en una regulación diferencial de las diferentes clases de edad. En los adultos de trucha el principal factor de regulación es el hábitat físico (Rincon & Lobón-Cerviá, 2002), preferentemente considerado a escala de mesohábitat. En cambio, en los alevines la regulación se produce por densodependencia básicamente durante la fase de post-emergencia (Armstrong, 1997; Rincon & Lobón-Cerviá, 2002) que es cuando se establece una fuerte competencia por ocupar territorios para alimentarse (Elliott, 1990). Además, durante la fase de emergencia los alevines son muy vulnerables a las condiciones hidrológicas, pudiendo ser arrastrados por cambios bruscos de la corriente (Liebig *et al.*, 1999; Nislow y Armstrong, 2012). De hecho, incluso en la fase de desarrollo embrionario en las zonas de freza, la potencial incidencia del régimen hidrológico (avenidas, sequías) es muy alta, pudiendo condicionar de forma muy notable a la población de alevines. Esta relación entre la abundancia de los alevines y los caudales en la época de emergencia se ha podido comprobar en la zona de estudio a partir de los datos de esta tesis más la incorporación de los años 2009 y 2010 (datos propios no publicados). Aunque la serie temporal es todavía corta, se observan unos primeros patrones poblacionales en relación a la hidrología particular de cada año. Así, la densidad de alevines en el río Noguera Pallaresa parece estar relacionada con la magnitud de los caudales en los meses de abril y mayo (período de emergencia de los alevines; Figura 49).

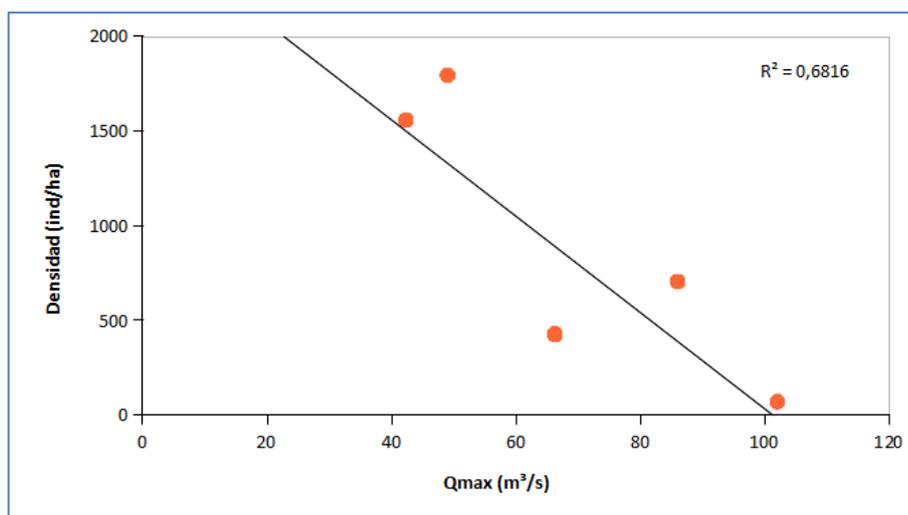


Figura 49. Relación entre la densidad de alevines en el río Noguera Pallaresa en verano (agosto) y el caudal máximo alcanzado en el río durante el período crítico de emergencia (abril-mayo). Se utilizan los datos de la estación de aforos de Escaló (CHE), que aunque está situada por debajo del embalse de la Torrasa dispone de datos diarios para todo el periodo de estudio y es representativa de la magnitud de los caudales (crecidas) registradas en la cuenca.

El crecimiento de las truchas es similar entre años y equiparable al observado en el tramo del río Flamisell estudiado en esta tesis o al de otras zonas del Pirineo (Lagarigue *et al.*, 2001; Rocaspana *et al.*, 2006). La densidad, como ya se ha comentado, es muy variable a lo largo de los años para los alevines y los juveniles, aunque no para los adultos que se mantienen bastante constante. En general, las densidades observadas también están dentro de los rangos descritos en otras zonas de la cuenca del río Noguera Pallaresa (Sostoa *et al.*, 2003; Rocaspana *et al.*, 2005, 2006).

En relación con la hidropunta se observa que las densidades tienden a ser más bajas en las estaciones del tramo de hidropunta más cercanas a la central (53% respecto del tramo de control). Aguas abajo se van recuperando hasta que en la estación situada más alejada de la central (AV3; 1.500 m aguas debajo de la central) son prácticamente idénticas a las del tramo de control. Esta atenuación del efecto de las hidropuntas está relacionada, en parte, con la mejor aptitud del hábitat físico para los alevines. Otros estudios (Liebig *et al.*, 1999; Lagarrigue *et al.*, 2002; Nislow y Armstrong, 2012) también han observado que las hidropuntas están relacionadas con una disminución en la densidad total de truchas y el desplazamiento de la estructura de tallas hacia los ejemplares mayores. Así, los individuos de menor tamaño van recuperando su proporción conforme aumenta la distancia al origen de la hidropunta, debido a la atenuación del efecto de hidropunta. En el tramo estudiado, la proporción de refugios hidráulicos es elevada y en consecuencia, los adultos pueden compensar la disminución de la calidad del hábitat. En cambio, los alevines necesitan desplazarse hacia zonas de menor profundidad y velocidad en momentos de hidropunta, que son realmente escasas en la zona de estudio.

Aunque entre los objetivos iniciales de esta tesis no se contemplaba el de estudiar los efectos de las crecidas naturales (fenómenos difícilmente predecibles) sobre las poblaciones de trucha, la sucesión de un par de ellas de carácter un tanto extraordinario durante el periodo de

estudio permitió incorporarlas a los análisis explicativos de la variabilidad poblacional observada en las poblaciones de truchas.

La primera crecida, de menor magnitud, se produjo el 28 de abril de 2012, con un caudal de unos 20 m³/s en el tramo de control y unos 40 m³/s en el de hidropunta (la central Esterrri-Unarre estuvo turbinando a su máxima potencia; unos 20 m³/s). Este caudal, que es habitual para este tramo del río Noguera Pallaresa, en 2012 coincidió plenamente con la fase de emergencia de los alevines en la zona (observaciones personales), lo que sin duda puede explicar la baja densidad de alevines de ese año.

Pero fue la crecida del 18 de junio de 2013 la que, con un caudal superior a los 200 m³/s (correspondiente a un periodo de retorno de unos 25 años), modificó de forma severa la geomorfología fluvial y la biota de este tramo del río Noguera Pallaresa. Cabe indicar que, desde un punto de vista teórico, las avenidas de periodo de retorno de 20 a 50 años se consideran “generadoras” de cauce (Richards, 1982). El paso de esta importante avenida modificó el cauce tanto en el tramo de control como en el de hidropuntas, pero muy especialmente en el primero, donde removió todo el lecho y llegó a modificar su trazado. Las condiciones hidromorfológicas del tramo de hidropuntas, ya adaptadas a cambios frecuentes de caudales, no experimentaron tanto los efectos de la crecida sobre el cauce, aunque la movilización del sustrato del lecho fluvial también fue importante. Esta situación afectó sin duda negativamente a los organismos bentónicos (fitobentos y macrobentos), una parte de los cuales pudo verse enterrada por la movilización del sustrato o bien arrastrada río abajo por la corriente o por la propia remoción del sustrato. Estos efectos se pudieron comprobar visualmente durante los días posteriores a la crecida (observaciones personales).

Las poblaciones de trucha están adaptadas a este tipo de perturbaciones, pero cuando son de cierta magnitud suelen tener efectos demográficos importantes, especialmente para los alevines (Liebig *et al.*, 1999; Nislow y Armstrong, 2012). Aunque la crecida sucedió en una época en la que estos ya tienen cierta capacidad para soportar crecidas intraanuales o de bajo periodo de retorno, la magnitud de la ocurrida en junio de 2013 fue suficiente para afectarlos muy negativamente reduciendo su densidad a niveles casi nulos en el tramo de control (< 50 ind/ha). La movilización del sustrato debida a la fuerza de la corriente dejó las truchas sin espacios para poder refugiarse y a merced de poder ser arrastradas río abajo. En el tramo de hidropunta los efectos sobre los alevines fueron menos evidentes, seguramente por las mismas causas comentadas sobre la geomorfología fluvial.

Al efecto directo de la crecida sobre la población de truchas hay que sumar el efecto indirecto que le provocó la drástica reducción de los recursos tróficos (macrobentos). Es conocido que las tasas de consumo y el nivel de ingesta de energía influyen en el crecimiento y, en última instancia, en la supervivencia (Elliott, 1976). En la zona de estudio se observó que en 2013 las truchas tuvieron un menor crecimiento que en el resto de años (alrededor de 1 cm menos) y una peor condición física (individuos más “delgados”), lo que confirma que las truchas que superaron los efectos directos de la crecida estuvieron posteriormente sometidas a unas condiciones limitantes que afectaron a su crecimiento. Estas afecciones se reflejan en la estructura demográfica que muestra como la cohorte de truchas de este año quedó representada por una baja densidad de alevines en 2013 y de juveniles en 2014.

4.2.3 MOVILIDAD

4.2.3.1 Patrón de movilidad diaria

La amplitud media de los movimientos fue significativamente mayor en el tramo de hidropuntas (media: 24,9 m) que en el de control (media: 8,1 m) (*t*-test; $P < 0,01$; Tabla 31). Por este motivo, los análisis estadísticos posteriores se realizan separados por tramos.

Tabla 31. Longitud media \pm SE y métricas de movimiento de las truchas marcadas.

Tramo	Nº truchas marcadas	Longitud (mm)	Detecciones consecutivas	Desplazamiento medio (m)
Control	10	213,4 \pm 3,6	100	8,1 \pm 1,7
Hidropunta	11	227,8 \pm 10,1	97	24,9 \pm 6,0
Total	21	220,9 \pm 5,7	197	16,3 \pm 3,1
<i>P</i>		0,2139		0,0011

P define el *P*-valor asociado con la prueba *t*-test utilizado para analizar diferencias entre tramos.

En total se registraron 197 posicionamientos consecutivos, de los cuales solo el 39,1% representaron movimientos con cambio de posición; es decir, con una amplitud > 5 m (23,4% en dirección aguas arriba y 15,7% aguas abajo). El número y la dirección de estos desplazamientos no mostró diferencias significativas en relación a las distintas fases del ciclo diario ni en el tramo de control ($\chi^2 = 0,77$; $P > 0,05$; Tabla 32) ni en el de hidropuntas ($\chi^2 = 1,13$; $P > 0,05$; Tabla 32).

Tabla 32. Movimiento medio y proporción de desplazamientos ascendentes (aguas arriba) de las truchas marcadas en cada tramo. Los peces que tuvieron un desplazamiento < 5 m (precisión posicionamiento) no fueron incluidos en el análisis de dirección.

Periodo	Control			Hidropunta		
	Media	SE	Ascendente	Media	SE	Ascendente
Noche	11,8	4,0	0,67	24,9	11,7	0,53
Mañana	5,0	1,6	0,60	43,6	16,8	0,69
Tarde	8,2	4,8	0,75	10,6	2,8	0,50
Anocheecer	7,0	2,3	0,50	15,0	6,4	0,60

Chi-cuadrado (** $P < 0,01$; * $P < 0,05$)

El ciclo diario tampoco presentó una relación significativa con la amplitud media de los movimientos realizados por las truchas, ni en el tramo de control (ANOVA $F_{3,93} = 1,06$ $P > 0,05$) ni en el de hidropuntas (ANOVA $F_{3,93} = 1,13$ $P > 0,05$). No obstante, se aprecia que los desplazamientos fueron ligeramente superiores durante el anocheecer y la noche en el tramo de control y durante la mañana en el de hidropuntas (Figura 50).

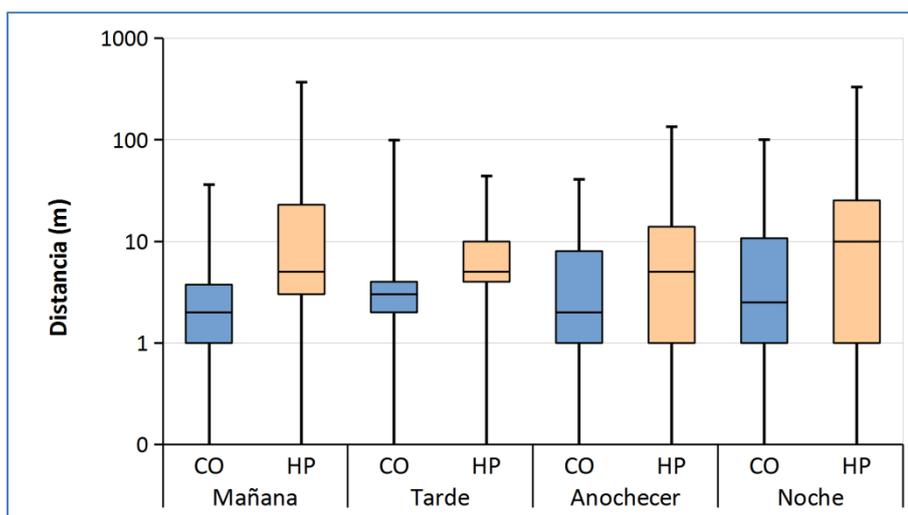


Figura 50. Diagrama de cajas (box-plot) de la movilidad de las truchas en relación al tramo (Ref, control; HP, hidropunta) y al momento del día. El eje de la Y se representa en escala logarítmica para una mejor representación de las cajas. Se indica la mediana, los percentiles 25 y 75, el máximo y el mínimo.

4.2.3.2 Movilidad durante las hidropuntas

Se registró un total de 126 posicionamientos consecutivos de los cuales el 52,4% eran representativos de movimientos con cambio de posición (21,4% aguas abajo y 31,0% aguas arriba). La dirección de estos movimientos estuvo relacionada significativamente con el momento de la hidropunta ($\chi^2 = 9,25$; $P < 0,01$; Figura 51). Así, durante la primera mitad de la hidropunta se observó una frecuencia mayor a la esperada de movimientos en dirección aguas arriba del río mientras que los desplazamientos en dirección aguas abajo fueron menores. Al final de la hidropunta esta situación se invirtió, aunque las diferencias fueron mucho menos marcadas y estadísticamente no resultaron significativas. Fuera del periodo de hidropuntas, tampoco se detectaron diferencias significativas en la dirección de los movimientos.

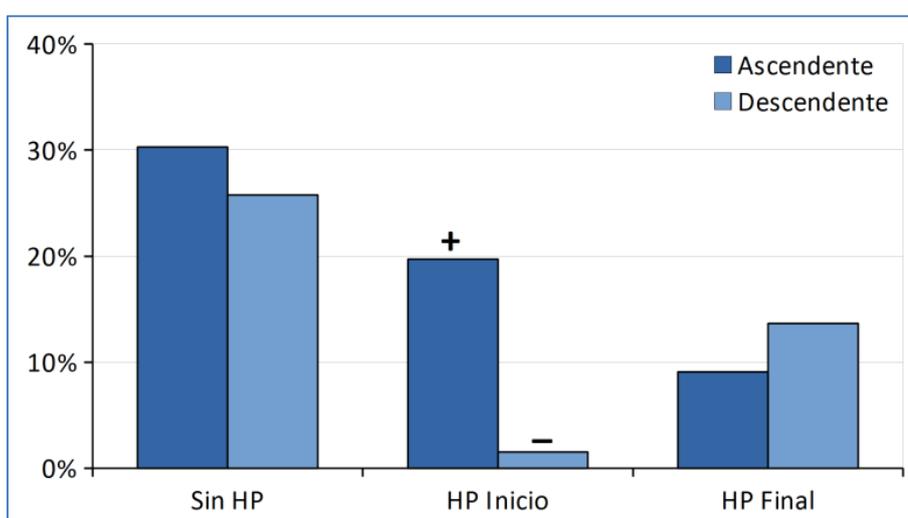


Figura 51. Frecuencia de desplazamientos ascendentes y descendentes en relación con la hidropunta. Los símbolos (+) y (-) indican diferencias significativas (χ^2 ; $P < 0,05$) entre la frecuencia observada y la esperada.

La movilidad de las truchas no parece que estuviese influenciada por las hidropuntas, ya que no se observaron diferencias significativas entre el periodo sin hidropuntas y el inicio o final de estas (ANOVA $F_{2,118} = 0,93$, $P > 0,05$; Figura 52). Tampoco se apreciaron diferencias significativa en la amplitud media de los desplazamientos realizados a lo largo de toda la fase de hidropunta (media = 31,1m) respecto a la de los periodos con caudal base (media 17,6 m; t -test, $P > 0,05$).

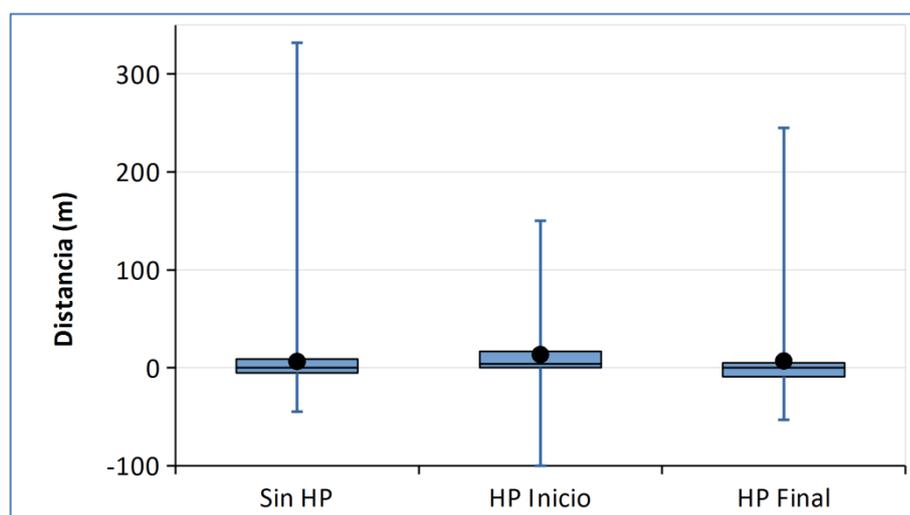


Figura 52. Diagrama de cajas (box-plot) de la movilidad de las truchas en relación a las hidropuntas. Se indica la mediana, los percentiles 25 y 75, el máximo, el mínimo y la media (●).

No obstante, y al margen de la significatividad estadística, en los periodos sin hidropuntas (Figura 52) parece que la trucha presentaba una mayor amplitud absoluta de movimientos y una cierta tendencia a moverse río arriba. Al inicio de la hidropunta, en cambio la amplitud absoluta de los movimientos se redujo sensiblemente, indicando un posicionamiento algo más fijo en el cauce. Hacia el final de la hidropunta, se recuperaba un comportamiento similar al del periodo sin hidropunta.

4.2.3.3 Patrón de movilidad estacional

A diferencia de lo observado sobre la movilidad de las truchas durante las hidropuntas, la amplitud media de los movimientos a escala estacional fue significativamente mayor en el tramo de hidropuntas (media: 131,6 m) que en el de control (media: 16,1 m; t -test; $P < 0,01$; Tabla 33). Por este motivo, los análisis estadísticos siguientes se realizan separados por tramos.

Tabla 33. Características biológicas medias \pm SE y métricas de movimiento de las truchas de cada tramo.

Tramo	Nº truchas marcadas	Longitud (mm)	Desplazamiento medio (m)	Home Range (m)	Distancia neta (m)
Control	15	235,5 \pm 13,9	16,1 \pm 2,9	43,6 \pm 13,9	2,3 \pm 6,7
Hidropunta	16	242,9 \pm 10,2	131,6 \pm 25,9	602,3 \pm 117,1	353,2 \pm 113,8
<i>P</i>		0,5477	< 0,0001	< 0,0001	0,0058

P define el *P*-valor asociado con la prueba *t*-test utilizado para analizar diferencias entre tramos.

Se registró un total de 193 posicionamientos consecutivos de los cuales el 63,2% representaban movimientos con cambio de posición (32,6% aguas abajo y 30,6% aguas arriba). Tal y como muestra la Figura 53, el número y la dirección de los desplazamientos estuvo fuertemente relacionada con la época de las distintas campañas de estudio ($\chi^2 = 51,72$; $P < 0,01$).

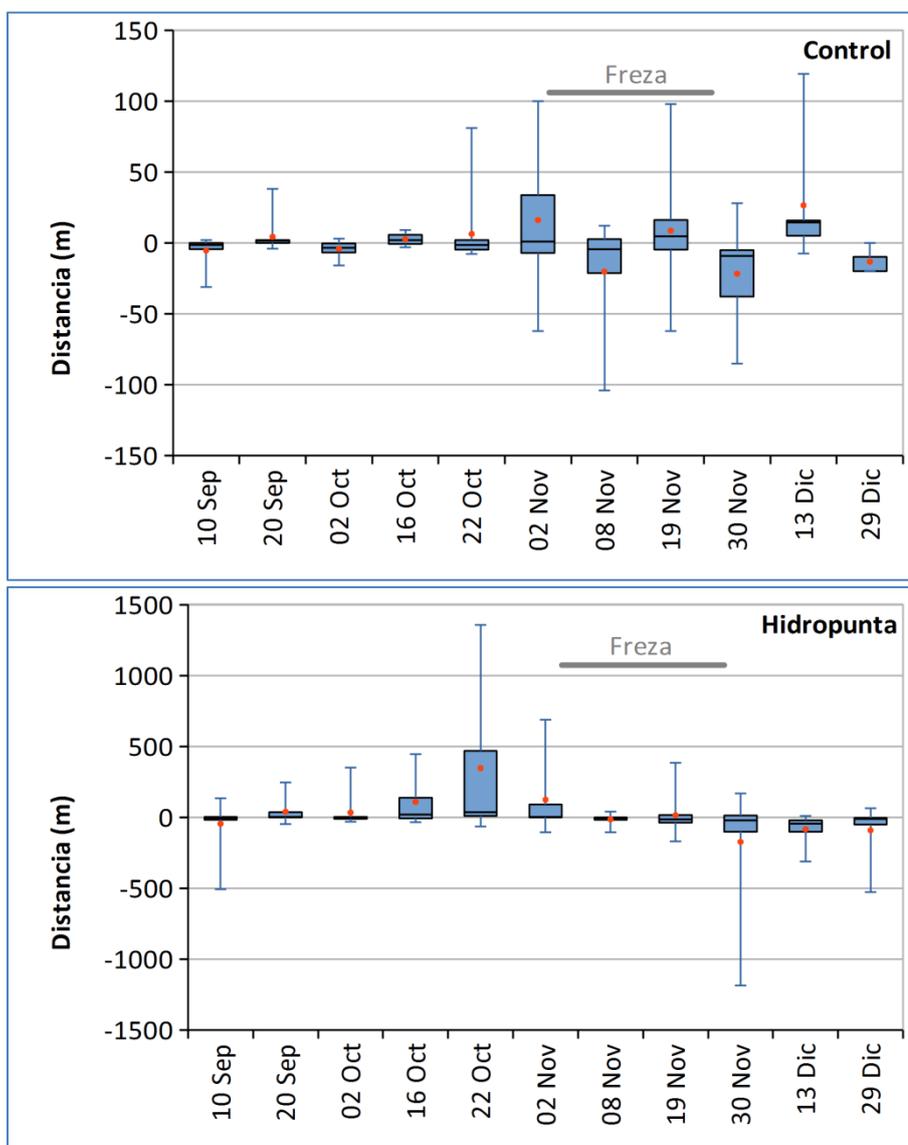


Figura 53. Box-plot de la movilidad de las truchas en los tramos de estudio entre septiembre y diciembre. Los movimientos ascendentes se indican en positivo y los descendentes en negativo. Se indica la mediana, los percentiles 25 y 75, el máximo, el mínimo y la media (●). Obsérvese la diferencia de escala del eje Y.

El patrón de movilidad estacional no difirió entre el tramo de control y el de hidropuntas. En general, se observó un aumento de los desplazamientos con sentido ascendente antes de la época de freza y de los descendentes después de la misma. En el tramo de control la amplitud de estos desplazamientos fue muy reducida en ambos casos, pero en el de hidropuntas esta fue mayor en el periodo de pre-freza y ocurrió con antelación al caso del tramo de control (octubre frente a noviembre, respectivamente).

Entre campañas de muestreo se detectaron diferencias significativas en relación a la amplitud de los movimientos en el tramo de control (ANOVA $F_{10,79} = 3,39$; $P < 0,01$) pero no en el de hidropuntas (ANOVA $F_{10,91} = 1,40$; $P > 0,05$). En este último caso, si los datos se analizan teniendo en cuenta la amplitud y la dirección de los movimientos se aprecian diferencias significativas entre campañas (test de Kruskal Wallis: $H = 21,6$; $P < 0,05$). En ambos tramos se observó un incremento de la movilidad en sentido ascendente justo antes de la época de freza, aunque la amplitud de los movimientos fue muy superior en el tramo de hidropuntas (Figura 53). Mientras duró la freza los desplazamientos se redujeron notablemente y posteriormente volvieron a mostrar un ligero incremento, aunque esta vez tendieron a ser en dirección descendente.

4.2.3.4 *Home range* y desplazamiento neto

En consonancia con lo expuesto en relación con la movilidad estacional, el *home range* fue significativamente mayor en el tramo de hidropuntas (*t*-test; $P < 0,01$; Tabla 33), observándose además que existió una alta variabilidad individual (Figura 54).

Ninguna de las truchas del tramo de control realizó un cambio de posición significativo entre el inicio y el final del periodo de estudio (desplazamiento neto; $n=15$; rango 0-83). En el tramo de hidropuntas se aprecia un primer grupo de truchas que tienen este mismo patrón ($n=7$; rango 0-57). Sin embargo, existe otro grupo de truchas que sí cambió de ubicación en el río a lo largo del periodo de estudio de forma notable ($n=9$; rango 113-1355).

La Figura 54 muestra los resultados indicados de forma muy clara. En el tramo de hidropuntas la mediana del *home range* de la población marcada se sitúa en 635 m frente a los 23 m del tramo de control. En cuanto a la distancia neta, los resultados son comparables (149 m de mediana en el tramo de hidropuntas frente a 0 m en el de control), con la información adicional coincidente de que alrededor de un tercio de los ejemplares marcados experimentaron desplazamientos exclusivamente río abajo, tanto en el tramo de control como en el de hidropuntas.

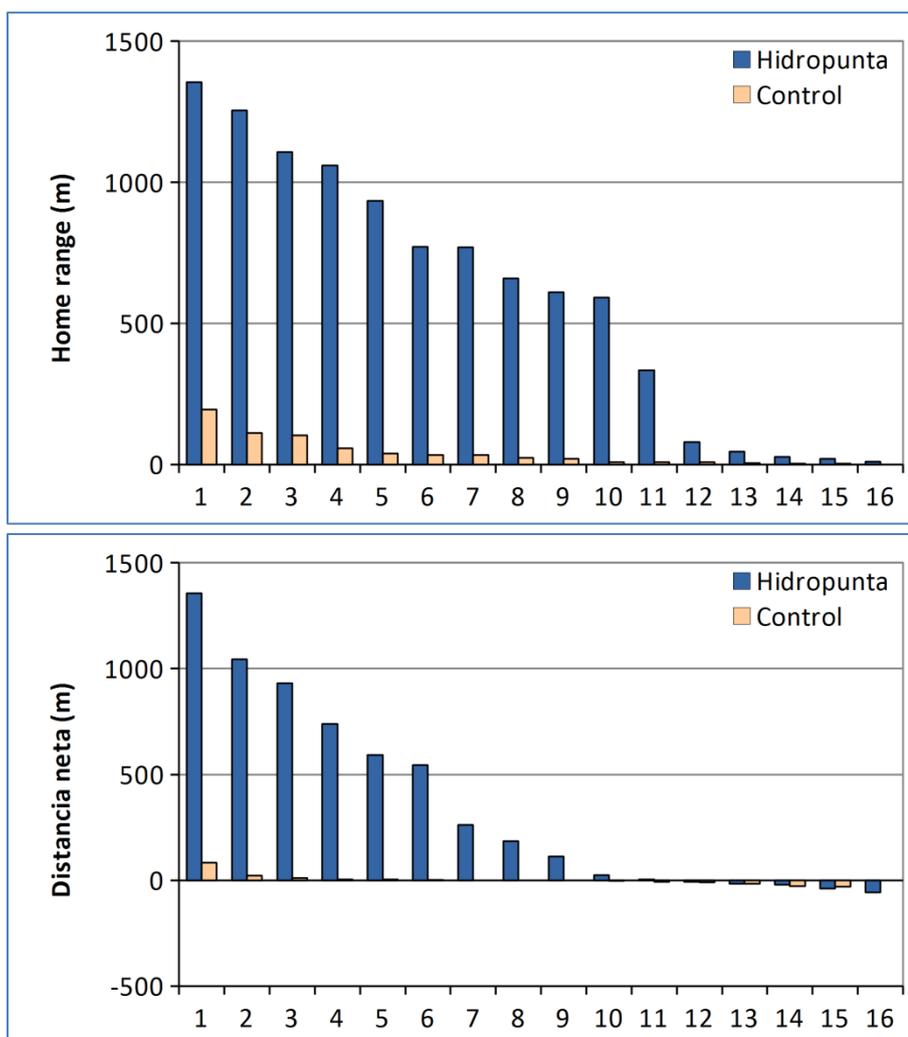


Figura 54. Home range y distancia neta (posición inicial y final) de las truchas marcadas. La escala del eje X representa las truchas ordenadas de mayor a menor valor.

4.2.3.5 Discusión

Los resultados de este estudio reflejan que, en el tramo alto del río Noguera Pallaresa, la movilidad de las truchas sometidas al efecto de las hidropuntas es mayor respecto de la que tienen las que habitan en tramos sin dicha alteración del régimen hidrológico.

La movilidad diaria estival de las truchas en el río Noguera Pallaresa presenta mayor amplitud en el tramo sometido al efecto de las hidropuntas que en el tramo no alterado. Sin embargo, no se observan diferencias significativas en la actividad de las truchas durante las distintas fases del ciclo diario estival (mañana, tarde, anochecer, noche). Este patrón de actividad también se ha observado en otras zonas (Heggenes *et al.*, 2007), aunque en muchas otras se ha observado que en verano las truchas son más activas durante el crepúsculo y la noche, relacionándolo con la alimentación que es el factor principal desencadenante del comportamiento dominante de las truchas en esta época del año (Bunnell *et al.*, 1998; Young, 1999; Ovidio *et al.*, 2002), asociado al ciclo nictemeral de incremento de la deriva de

macroinvertebrados (Giroux *et al.*, 2000) o con un comportamiento anti-depredador (Young, 1999). Según Bunnell *et al.* (1998), por la noche, cuando aumenta la densidad de la deriva de invertebrados, la trucha se mueve presumiblemente en busca de alimento y luego regresa aguas abajo a las pozas o refugios justo después del amanecer donde permanece la mayor parte del día.

Los estudios de alimentación de la trucha en el tramo de control del río Noguera Pallaresa (ver capítulo 4.2.4; Rocaspana *et al.*, 2016) no muestran diferencias significativas en la tasa de ingesta a lo largo del ciclo diario. A pesar de que las diferencias no son significativas, se observa una tendencia a una mayor ingesta de alimento durante el anochecer y la noche que coincide con los momentos del día que las truchas manifiestan una mayor tendencia a desplazarse en este tramo. En cambio, en el tramo de hidropuntas las truchas tienen una mayor tasa de ingesta de alimentos durante la mañana, coincidiendo con las hidropuntas y con una tendencia al aumento de los movimientos. Analizando los movimientos de las truchas durante la hidropunta se observa que, durante la primera mitad de la hidropunta hay un incremento de los desplazamientos en sentido ascendente, aunque todos estos son de pequeña amplitud (media: 22 m). Tal y como se expone en el siguiente capítulo dedicado a la alimentación de la trucha, la intensidad en la deriva de invertebrados se incrementa rápidamente al inicio de la hidropunta descendiendo paulatinamente hasta su final. Esto podría explicar que las truchas estén mucho más activas durante la primera mitad de la hidropunta, moviéndose en busca de los mejores puntos para capturar invertebrados en deriva, sin perjuicio de que en el comportamiento observado también intervenga una reacción de protección de las truchas en búsqueda de las zonas de refugio más adecuadas, dentro de su *home range*, para minimizar la afectación del paso de la hidropunta.

Así pues, el patrón de movilidad de las truchas a lo largo del día (24 h) en verano presenta una clara vinculación con la actividad de alimentación, tal y como se ha documentado en otros estudios (Bunnell *et al.*, 1998; Young, 1999; Ovidio *et al.*, 2002). En consecuencia, parece que las hidropuntas diarias de verano no tendrían una incidencia directa sobre la movilidad de las truchas más allá de pequeños movimientos de baja amplitud relacionados con el aprovechamiento de los recursos alimenticios y la estructura del hábitat.

Las observaciones de campo realizadas a escala estacional (agosto a diciembre) han permitido establecer que las truchas del río Noguera Pallaresa, en la zona de estudio, frezan durante el mes de noviembre con un pico de actividad alrededor de la mitad del mes, al igual que se ha descrito en otras zonas de los Pirineos (ver capítulo 4.1.2; Baran *et al.*, 1997). Este periodo encaja plenamente con el patrón de movilidad reflejado por las truchas de ambos tramos. Así, durante las tres semanas anteriores a la freza se incrementa la movilidad de las truchas en sentido ascendente por el río mientras que, durante la freza, las truchas apenas modifican su posición. En cambio, en las semanas posteriores, se vuelve a incrementar la movilidad, aunque en este caso se debe a algunas truchas que descienden por el río hasta volver a recuperar su posición estival. Este patrón coincide con el que se ha observado en el río Flamisell (ver capítulo 4.1.2) u en otras zonas (Solomon y Templeton, 1976; Ovidio *et al.*, 1998; Ovidio, 1999; Burrell *et al.*, 2000).

Si bien este patrón de movilidad no difiere entre el tramo de control y el de hidropuntas es en este último dónde se manifiesta de forma notable, con una parte de los individuos que remontan el río hasta llegar al tramo superior (> 1000 m). En cambio, en el tramo de control el rango de movilidad es muy bajo (< 200 m).

En cuanto a la antelación observada al inicio de los desplazamientos pre-freza en el tramo de hidropuntas con respecto al tramo de control, se desconoce su importancia y si este comportamiento es circunstancial o sistémico. Es posible que pueda ser sistémico y que guarde relación con el diferente régimen térmico existente entre el tramo de control y el tramo de hidropuntas. Se sabe de la importancia de la temperatura del agua en la fase reproductora de la trucha. Sostoa *et al.* (1995) encontraron que la ovogénesis de la trucha en ríos pirenaicos, por su dependencia de la temperatura del agua, se iniciaba a finales de septiembre. Crisp y Carling (1989) plantearon una serie de expresiones de cálculo para obtener la duración de las fases de desarrollo embrionario, eclosión e inicio del alevinaje, como una función de la temperatura del agua (grados-día acumulados). Zolezzi *et al.* (2011) proponen el uso del término *thermopeaking* para describir los cambios bruscos de temperatura asociados a las hidropuntas. En el presente estudio los datos disponibles de temperatura revelan diferencias entre el tramo de control y el tramo de hidropuntas, pero son demasiado puntuales como para considerarlos temporalmente representativos. Resultaría por tanto interesante estudiar cómo las hidropuntas pueden afectar a la movilidad estacional de la trucha, cuando van asociadas a cambios significativos en el régimen térmico. En el caso de la alimentación, con los datos de temperatura disponibles sí que se constata una afectación, tal y como se expone más adelante.

La trucha prefiere los sustratos con partículas de 10 a 30 mm de diámetro para frezar (Mayo *et al.*, 1995). Tales sustratos son frecuentes en el tramo de control pero apenas presentes en el tramo de hidropuntas debido al arrastre de las partículas de pequeño tamaño provocado por las reiteradas puntas de caudal (Vericat *et al.*, 2006; ENDESA, 2013). En el tramo de hidropuntas se identificaron en campo tres zonas de freza (área media de $0,8$ m²), todas ellas situadas aguas abajo de la confluencia con el río Unarre. En el tramo de control sólo se encontró una zona de freza, pero mucho más grande (10 m²). Todas estas zonas de freza se encontraron entre 20 cm y 40 cm de profundidad de agua.

Cuando las condiciones para la freza no son adecuadas en los sitios de origen, como sucede en el tramo de hidropuntas, la trucha puede desplazarse largas distancias para llegar a los hábitats adecuados (Ovidio *et al.*, 1998; Rustadbakken *et al.*, 2004). Sin embargo, en los ríos que, como el tramo de control, tienen zonas de freza cerca de los hábitats de crecimiento de los adultos, los movimientos relacionados con la reproducción pueden ser mínimos o de rango muy limitado (Nakano *et al.*, 1990; Northcote, 1992; Nakamura *et al.*, 2002). Así pues, la diferencia de amplitud de los movimientos observada entre el tramo de control y el de hidropuntas podría explicarse por la disponibilidad de áreas adecuadas para la freza. Las truchas del tramo de hidropuntas tendrían que realizar mayores desplazamientos que las del tramo de control para localizar zonas en las que frezar. Este hecho tiene una importante implicación en la gestión de los efectos de las hidropuntas. Así, pues, un eventual aporte de gravas al río podría contribuir a una mayor disponibilidad de zonas aptas para la freza en tramos sometidos a hidropuntas frecuentes en los que no haya tales aportes de forma natural.

De hecho, en el tramo de estudio, esta aportación ya ocurre de forma natural a partir de los aportes del río Unarre, que restituye materiales de granulometría en su desembocadura, lo que determina a la vez que posibilita, la existencia de algunas zonas de freza aguas abajo.

Los resultados de este estudio indican que las condiciones de hidropunta ejercen una influencia significativa en la movilidad relacionada con la freza de la trucha, a través de la alteración que provocan sobre la disponibilidad de hábitats adecuados para ella. Estos resultados coinciden con los obtenidos en otros estudios donde se observa que, ciertamente, la movilidad de las truchas estaría afectada por factores locales como la estructura y diversidad del hábitat o la disponibilidad de áreas adecuadas para la freza (Ovidio *et al.*, 2002; Heggenes *et al.*, 2007).

4.2.4 ALIMENTACIÓN

4.2.4.1 Poblaciones de invertebrados

Las densidades de invertebrados bentónicos fueron similares entre los dos tramos de estudio (test U de Mann-Whitney: $U = 15$; $P = 0,93$), variando de 2550 a 4760 ind/m² (media: 2990 ± 1330 ind/m²) en el tramo de control y de 1210 a 4140 ind/m² (media: 3120 ± 1130 ind/m²) en el tramo de hidropuntas.

En general, las diferencias en las densidades de deriva entre el tramo de hidropuntas (media: $6,2 \pm 6,8$ ind/m²·min, rango: 0,3-22,8) y el tramo de control (media: $2,6 \pm 2,3$ ind/m²·min; rango: 0,2-8,2) no fueron significativas (test U de Mann-Whitney: $U = 34$; $P = 0,24$). Sin embargo, las densidades de deriva después de las puntas de caudal (media: $11,9 \pm 7,5$ ind/m²·min; rango: 6,4-22,8) fueron significativamente más altas que las densidades de deriva entre puntas de caudal (media: $2,4 \pm 2,4$ ind/m²·min (test U de Mann-Whitney: $U = 1$; $P < 0,05$), y también superior a las densidades de deriva del tramo de control (test U de Mann-Whitney: $U = 2$; $P < 0,05$).

Tabla 34. Composición de la dieta de la trucha y composición de macroinvertebrados (en muestras de deriva y bentos) en los tramos de control y de hidropuntas en el verano de 2011. Los datos de peces y deriva se basan en un total de diez muestras tomadas a intervalos de cuatro horas durante dos días consecutivos en cada tramo. Los datos sobre bentos se basan en un total de cuatro muestras por tramo. Se muestran los valores de abundancia relativa (A,%) y frecuencia de ocurrencia (O,%) de los tipos de presa más abundantes. La categoría 'Otros' agrupa los tipos de presas con una abundancia relativa en la dieta de trucha $A < 1\%$.

Taxa	Control				Hidropunta			
	Dieta		Deriva	Bentos	Dieta		Deriva	Bentos
	A (%)	O (%)	A (%)	A (%)	A (%)	O (%)	A (%)	A (%)
PLECOPTERA								
<i>Leuctridae</i>	0.17	2.09	0.23	10.03	3.92	21.47	0.83	14.14
<i>Perlidae</i>	1.37	12.04	1.44	3.64	0.94	13.61	1.34	3.81
EPHEMEROPTERA								
<i>Baetidae</i>	24.94	52.36	37.74	19.12	28.44	73.82	15.53	20.89
<i>Ephemerellidae</i>	1.15	10.99	12.83	4.45	5.96	42.41	20.54	3.31
<i>Heptageniidae</i>	3.31	20.42	5.75	4.20	1.82	24.08	3.49	2.46
TRICHOPTERA								
<i>Hydropsychidae</i>	1.90	15.71	7.67	10.49	3.25	34.03	6.24	3.16
<i>Limnephilidae (adult)</i>	1.10	8.42	8.82	0.00	18.71	46.51	20.26	0.00
<i>Rhyacophilidae</i>	2.33	15.71	0.86	0.82	2.36	24.61	0.51	1.79
<i>Sericostomatidae</i>	0.18	0.52	1.26	0.58	1.09	10.94	3.81	0.17
<i>Trichoptera (Other)</i>	0.92	8.90	1.17	0.05	5.35	10.47	0.72	0.04
DIPTERA								
<i>Athericidae</i>	0.09	1.05	0.39	0.02	1.06	10.99	1.35	4.23
<i>Chironomidae</i>	52.54	56.54	3.15	22.55	9.27	37.17	9.30	28.95
<i>Limoniidae</i>	1.79	13.07	0.20	2.21	5.82	36.65	1.72	3.01
<i>Simuliidae</i>	2.12	11.51	1.80	4.80	7.66	31.41	2.02	0.70
TERRESTRE	1.47	11.52	1.69	0.00	1.51	19.37	3.18	0.00
OTROS	4.62	-	15.00	17.04	2.84	-	9.16	13.34

En base a la abundancia relativa de taxones en las muestras de invertebrados (Tabla 34), en el tramo de control, *Ephemeroptera* fue el Orden dominante en las muestras de deriva (principalmente *Baetidae*), mientras que *Chironomidae* y *Baetidae* fueron las familias más frecuentes en las muestras bentónicas. En el tramo de hidropuntas, *Ephemeroptera* y adultos de *Limnephilidae* recientemente emergidos mostraron una mayor abundancia en la deriva, mientras que el bentos también estuvo dominado por *Chironomidae* y *Baetidae*. El rasgo diferencial, por tanto, es la presencia de adultos limnefilidos en la deriva capturada en el tramo de hidropuntas. Dado que se trata de una familia que, en la cuenca del Segre, parece que presenta su periodo de emergencia entre agosto y octubre (Palau & Palomes, 1986), es posible que el distinto rango térmico del agua entre el tramo control y el de hidropuntas, pudiera justificar ciertos desfases en los ciclos de desarrollo de los ejemplares de este grupo en uno y otro tramo, con distintos periodos de emergencia de adultos.

Utilizando el coeficiente de correlación de Pearson (r), se puede conseguir una aproximación simple al tipo de relación existente entre la composición de la deriva con la del bentos y entre la de la dieta con la del bentos y la de la deriva, tanto en el tramo control como en el de hidropuntas (Tabla 35).

Tabla 35. Coeficiente de correlación de Pearson (r) entre la composición de macroinvertebrados del bentos y la deriva respecto a la de la deriva y la dieta.

	Deriva	Dieta
<i>Tramo de control</i>		
Bentos	0,564 (0,023)	0,770 (0,001)
Deriva		0,315 (0,235)
<i>Tramo de hidropuntas</i>		
Bentos	0,247 (0,356)	0,421 (0,105)
Deriva		0,658 (0,006)

En el tramo de control la composición de la deriva y de la dieta están claramente relacionadas con la del bentos, mientras que la composición de la dieta guarda poca relación con la de la deriva. Esto podría indicar unas condiciones de captura de alimento que permiten una cierta selección de la ingesta. En cambio, en el tramo con hidropuntas, a pesar del carácter más catastrófico de la deriva, la composición de la deriva y la dieta guardan menos relación con la del bentos, mientras que la composición entre la dieta y la deriva es alta, lo que podría indicar que la ingesta es menos selectiva que en el tramo de control.

4.2.4.2 Actividad alimentaria

En total, se capturaron 200 individuos en el tramo de control (media longitud furcal, FL : 154 ± 22 mm, rango: 118-229 mm) y 200 en el tramo de hidropuntas (media FL : 165 ± 31 mm, rango: 115-275 mm) que fueron utilizados para los análisis de alimentación. Todos los ejemplares capturados eran adultos de edad 2+ o mayor. No se encontraron diferencias significativas en las relaciones longitud-peso de los individuos utilizados para el

análisis de alimentación entre los tramos de control y de hidropuntas (ANCOVA: $F = 0,00$, d.f. = 1, $P = 0,998$), lo que sugiere una condición corporal similar.

Los valores de *FI* (*Fullness Index*) y las tasas de deriva de invertebrados siguieron patrones bien contrastados en los dos tramos considerados (Figura 55). En general, el *FI* fue significativamente mayor en el tramo de hidropuntas (media *FI* = $6,8 \pm 6,5$ mg/g) que en el de control (media *FI* = $4,1 \pm 3,5$ mg/g) (test U de Mann-Whitney: $U = 15390$, $P < 0,001$).

Los valores medios de *FI* en el tramo de control no mostraron ninguna variación significativa entre las muestras durante el ciclo diario (test de Kruskal Wallis: $H = 12,36$, $P = 0,19$), aunque fueron ligeramente más altas al atardecer y durante la noche hasta el amanecer (Figura 55).

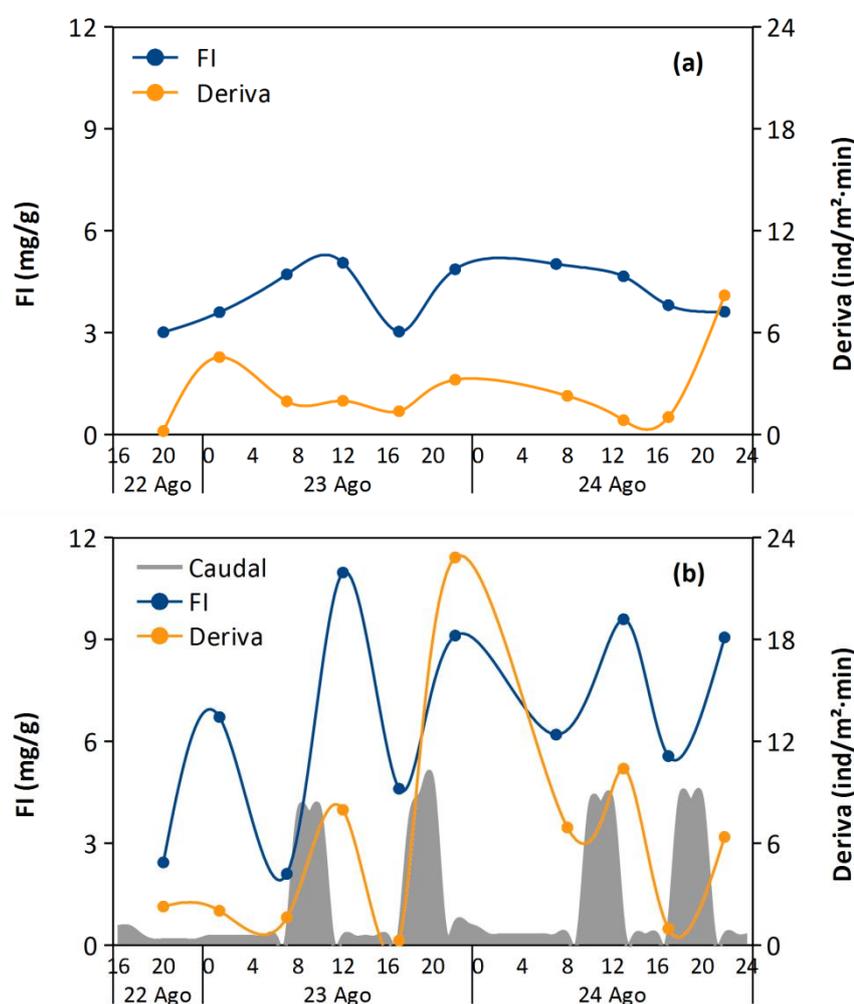


Figura 55. Variación diaria del índice de plenitud (*Fullness Index*, *FI*) y de la densidad de la deriva en el tramo control (a) y en el de hidropuntas (b) en verano de 2011. El área sólida gris indica la distribución temporal del caudal de las hidropuntas.

Por el contrario, los valores medios de *FI* en el tramo de hidropuntas fueron significativamente diferentes entre las muestras durante el ciclo diario (test de Kruskal Wallis: $H = 41,15$, $P < 0,001$), siendo más altos después de las puntas de caudal (test U de Mann-Whitney: $U = 2599$, $P < 0,001$) (Figura 55). La correlación de rangos de Spearman muestra que la media

de *FI* se correlacionó significativamente con la densidad de deriva de invertebrados en el tramo de hidropuntas ($r_s = 0.77$, $n = 10$, $P < 0.05$) pero no en el tramo de control ($r_s = 0.27$, $n = 10$, $P = 0.44$).

4.2.4.3 Análisis de la dieta

A partir del número total de peces examinados, la proporción total de estómagos vacíos fue baja tanto en el tramo de control ($n = 7$; 3,5%) como en el de hidropuntas ($n = 1$; 0,5%). En ambos tramos la trucha se alimentaba de una amplia variedad de taxones de presas, predominando los estadios acuáticos de insectos (Tabla 34).

La riqueza taxonómica en los estómagos individuales fue significativamente más alta (test U de Mann-Whitney: $U = 10410$, $P < 0,001$) en el tramo de hidropuntas (media: $4,9 \pm 2,6$; rango: 1-12) que en el de control (media: $2,9 \pm 1,8$; intervalo: 1-9). Los tipos de presas más importantes en términos de ocurrencia y abundancia relativa fueron *Chironomidae* y *Baetidae* en el tramo de control, y *Baetidae* y adultos de *Limnephilidae* en el de hidropuntas (Tabla 34). El consumo de invertebrados terrestres fue raro (<2%), y no se detectó peces como presa.

El índice electividad de Vanderploeg y Scavia (Figura 56) mostró una electividad negativa en la mayoría de los tipos de presas en los tramos de control y hidropuntas, indicando que la mayoría de las presas potenciales se consumían en menor proporción que su abundancia relativa en el medio. La diferencia más notable en la electividad de las presas entre los tramos se refiere a las larvas de *Chironomidae* y ejemplares de insectos terrestres presentes en la deriva que se seleccionaron activamente en el tramo de control, pero no fueron parte sustancial de la dieta en el de hidropuntas.

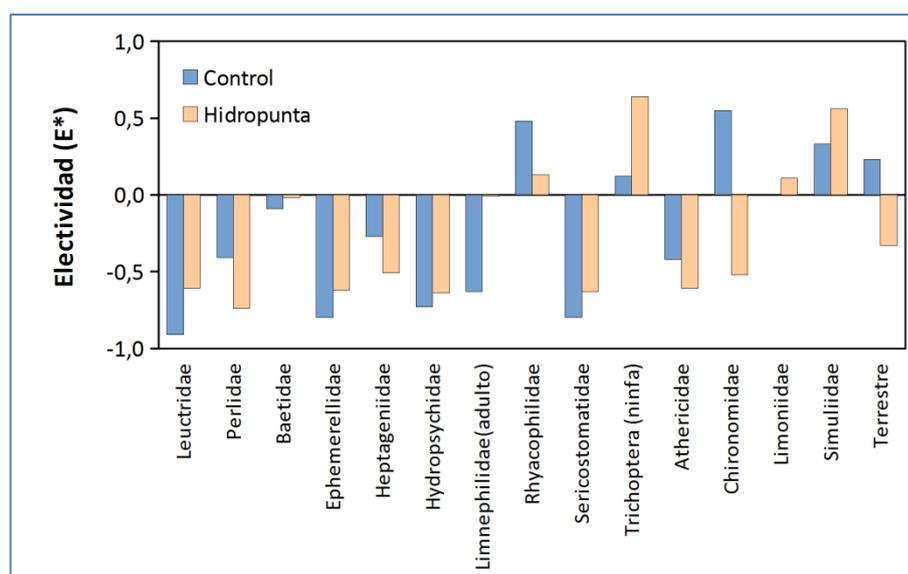


Figura 56. Electividad (índice Vanderploeg y Scavia E^*) de la trucha para las principales presas (abundancia numérica de las muestras de deriva y bentónicas combinadas) en los tramos de control y hidropuntas en verano de 2011.

Basándose en la gráfica del método de análisis de la dieta de Tokeshi (Figura 57), se observa que la mayoría de las muestras tienden a agruparse en la región inferior derecha, lo que indica un patrón general de alimentación generalista y una dieta heterogénea. Las diferencias entre los tramos de estudio fueron bajas, pero la trucha mostró un patrón de alimentación ligeramente más homogéneo y generalista en el tramo de hidropuntas en comparación con el de control, donde algunas muestras podrían ser descritas como de alimentación especializada.

Los índices de similitud de Renkonen demostraron que la similitud de la dieta en el tramo de control fue mayor para el bentos (56,6%) que para las muestras de deriva (47,2%), mientras que en el tramo de hidropuntas la dieta fue más similar a la deriva (67,8%) que al bentos. 51,1%).

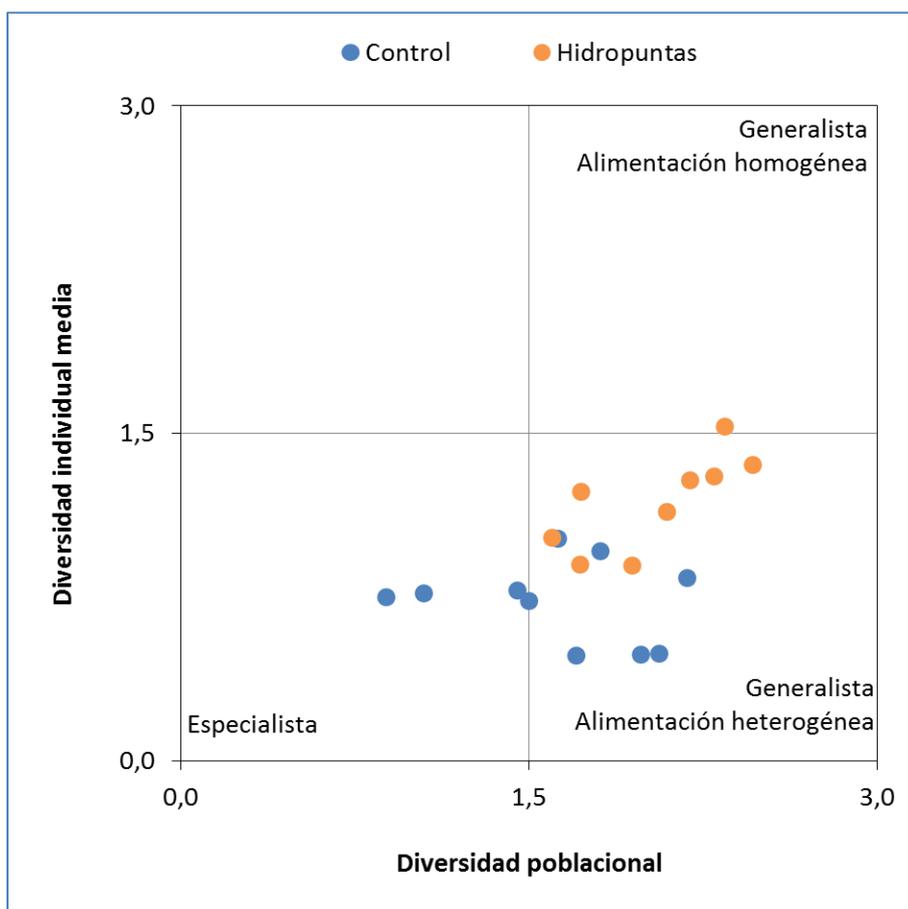


Figura 57. Estrategia de alimentación basada en el gráfico de Tokeshi (Tokeshi, 1991). Cada punto representa una muestra de trucha tomada a intervalos de cuatro horas durante dos días consecutivos en los tramos de control (círculos azules) y de hidropuntas (círculos naranja).

4.2.4.4 Discusión

Existen estudios cuyos resultados indican que las hidropuntas disminuyen la densidad de invertebrados bentónicos aguas abajo de las centrales hidroeléctricas (Moog, 1993). Sin embargo, esto no se observó en el presente estudio, donde las densidades de invertebrados bentónicos aguas abajo de la central hidroeléctrica eran similares a las encontradas en el tramo de control. Otros autores (Weisberg *et al.*, 1990), en tramos de río bajo situaciones extremas y recurrentes de fluctuación de caudal, encontraron una comunidad de macrobentos modificada con taxones que disminuían y otros que aumentaban, bajo tales condiciones de variación de caudal.

En todo caso, en el estudio de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos en los tramos de río sujetos a hidropuntas resulta esencial llevar a cabo muestreos estratificados, prospectando de forma precisa los ambientes reófilos de las zonas centrales del cauce que permanecen siempre cubiertas por los caudales mínimos circulantes, así como considerar la distancia al punto de salida de los caudales turbinados, a la hora de establecer los puntos de toma de muestras de macrobentos.

En las centrales hidroeléctricas asociadas a embalses, se turbinan volúmenes de agua procedentes de tomas subsuperficiales o profundas de la presa, lo que en función de la situación geográfica del embalse (altitud, latitud), trae consigo entre primavera y otoño, la suelta río abajo de aguas hipoliméticas frías, que modifican el régimen térmico aguas abajo de la salida. Este efecto, si está asociado al funcionamiento de una central hidroeléctrica con hidropuntas, produce lo que algunos autores han definido como *thermopeaking*, (Zolezzi *et al.*, 2011) al alternar aguas más frías durante el turbinado con aguas algo más cálidas en el periodo sin hidropuntas, donde los menores caudales circulantes pueden, además, aumentar sensiblemente su temperatura, en equilibrio con la de la atmósfera. Cuando hidropuntas y *thermopeaking* ocurren simultáneamente, algunos autores indican que puede ocurrir una respuesta más acusada en las tasas de deriva y una pérdida considerable en las poblaciones de invertebrados bentónicos (Bruno *et al.*, 2013).

En el área de estudio del río Noguera Pallaresa, el embalse que abastece a la central tiene un volumen bajo (<1 hm³) y una alta tasa de renovación, impidiendo así la formación de una termoclina potente y persistente. Por lo tanto, la hidropunta no está siempre necesariamente asociada con una situación de *thermopeaking* y esto puede haber limitado la afectación a la densidad de invertebrados bentónicos.

El régimen de hidropuntas bajo el que opera la central hidroeléctrica modifica los patrones de alimentación de la trucha, hacia un aumento de la ingesta durante las puntas de caudal. Este patrón contrasta con la actividad alimentaria de la trucha aguas arriba de la central hidroeléctrica, donde los ritmos de actividad ligada a la alimentación no tienen un carácter tan pulsátil. La trucha es un consumidor flexible que puede modificar sus tasas de depredación dependiendo de la disponibilidad diaria o estacional de recursos tróficos (Giroux *et al.*, 2000). Por lo tanto, la mayor intensidad de alimentación durante los picos de caudal es probable que ocurra en respuesta a una mayor tasa de detección de presas debido a una mayor deriva de invertebrados (de Billy *et al.*, 2002; Lagarrigue *et al.*, 2002). Además, el hecho de que la hidropunta tiene lugar durante las horas de luz diaria también puede favorecer la detección

del alimento porque los invertebrados pueden ser más visibles y por lo tanto más vulnerables a la depredación por parte de la trucha (Elliott, 2011).

Muchos estudios han encontrado una correlación positiva entre los incrementos más o menos bruscos de caudal y la deriva de invertebrados (e.g. Imbert *et al.*, 2000; Gibbins *et al.*, 2007). Por el contrario, en condiciones de caudales ordinarios la tasa de deriva de invertebrados estaría gobernada casi exclusivamente por una mayor actividad de esta comunidad acuática en las horas crepusculares (ciclo nictemeral) por distintas causas (Huhta *et al.*, 1999). Este patrón se observó en el tramo de control, donde la densidad de deriva alcanzó su máximo al anochecer y se mantuvo relativamente alta durante toda la noche hasta el amanecer.

Aguas abajo de la central hidroeléctrica, la mayor ingesta se observa en las muestras recogidas inmediatamente después del paso de la hidropunta, disminuyendo con posterioridad, lo que sugiere que hay actividad alimentaria durante la hidropunta y que, por tanto, las condiciones hidráulicas durante los picos de caudal no impiden dicha actividad. Probablemente esto se debe al complejo hábitat estructural de este río, donde si bien faltan espacios aptos para la freza, la disponibilidad de refugios para los peces es alta.

En el río Oriège, Lagarrigue *et al.* (2002) encontraron mayores niveles de consumo de alimentos 2-4 h después de que cesaran las puntas de caudal y concluyeron que la trucha no se alimentaba durante los caudales máximos, posiblemente debido a problemas para encontrar posiciones energéticamente favorables entre alimento disponible y consumo energético para adquirirlo, y/o porque la caída de las temperaturas del agua (hasta 8°C) ralentizaba el nivel de actividad de los peces. Por lo tanto, en el río Oriège, los peces aparentemente sacan ventaja del comportamiento de aumento de la deriva de invertebrados en respuesta al *thermopeaking*, después de que las puntas de caudal cesaran y la temperatura del agua se recupera (Lagarrigue *et al.*, 2002).

En ausencia de *thermopeaking*, las tasas de deriva en la Noguera Pallaresa disminuyen poco después de las puntas de caudal, al igual que el consumo de alimentos. En general, mayores tasas de ingesta de la trucha aguas abajo de la central hidroeléctrica determinarían un mayor aprovechamiento energético que debería reflejarse también en una mayor condición corporal (Fausch, 1984). Sin embargo, no se detectan diferencias en la condición de los individuos entre los tramos. Aunque el presente estudio se realizó sólo en verano y se necesitarían datos adicionales, se plantea la hipótesis de que la ganancia de energía obtenida por la trucha en el tramo de hidropuntas debido a una mayor ingesta de presas puede ser contrarrestada por mayores gastos de energía cuando se exponen a velocidades más altas (Fausch, 1984; Rincón & Lobón-Cerviá, 1993).

La dieta de la trucha en el río Noguera Pallaresa está compuesta por un alto espectro de invertebrados acuáticos, pero algunos tipos de presas constituyen la mayor parte de los contenidos estomacales, como se ha descrito en otros estudios de alimentación de la trucha en la Península Ibérica (Montori *et al.*, 2006; Teixeira y Cortes, 2006). Los índices de similitud entre la dieta de la trucha y la abundancia de invertebrados son relativamente débiles, pero se observan algunas tendencias. En el tramo de hidropuntas, la dieta de la trucha es más similar a la deriva que a la composición del bentos, cosa que parece coherente con las altas tasas de deriva observadas. Por el contrario, la dieta de truchas en el tramo de control parece ser más

similar a la composición del bentos que a la de la deriva. Las tasas de deriva en este tramo son relativamente bajas, como se ha descrito a menudo en ríos no regulados o semi-naturales durante períodos de caudales bajos (e.g. James *et al.*, 2009), lo que podría alentar a la trucha hacia un mayor uso de recursos bentónicos (Tippets & Moyle, 1978).

Según el índice de electividad de Vanderploeg y Scavia, el resultado más notable es la electividad antagónica de *Chironomidae* entre tramos. Este tipo de presa se selecciona fuertemente en el tramo de control, pero la trucha evita alimentarse de *Chironomidae* en el tramo de hidropuntas, a pesar de su mayor abundancia relativa en este último sitio, tanto en deriva como en bentos. Una posible explicación de este comportamiento podría estar relacionada con la dificultad de detectar larvas de *Chironomidae* durante condiciones de altas velocidades del agua debido a su pequeño tamaño (Rader, 1997; Piccolo *et al.*, 2008). El hecho de que la mayoría de los tipos de presas no sean seleccionados positivamente, junto con el bajo porcentaje de estómagos vacíos encontrados, sugiere que la trucha tiene una alta flexibilidad de alimentación y un comportamiento oportunista. Este resultado queda confirmado por la aplicación del modelo gráfico de Tokeshi (Tokeshi, 1991), que indica que, en general, la estrategia de alimentación de la trucha en la Noguera Pallaresa es de tipo generalista heterogéneo.

La tendencia de una estrategia generalista de alimentación entre los salmónidos ha sido observada en otros lugares (Bridcut y Giller, 1995; Montori *et al.*, 2006; Oscoz *et al.*, 2008). Esta estrategia es más marcada en el tramo de hidropuntas en comparación con el de control, en el que, en ciertos momentos, los peces pueden tener una dieta más especializada.

En conclusión, la perturbación hidrológica causada por las hidropuntas lleva a la trucha a mayores tasas de consumo de alimentos como una respuesta oportunista al aumento de la disponibilidad de presas (Poff & Allan, 1995). Por lo tanto, con respecto a la actividad de alimentación en verano, no hay evidencia de efectos negativos directos sobre la trucha adulta causada por las hidropuntas.

5 CONCLUSIONES

Las características hidromorfológicas de los dos escenarios fluviales considerados (tramo de referencia del río Flamisell y tramo de control del río Noguera Pallaresa, han sido perfectamente homologables, condición importante para analizar los resultados de forma comparable, sin sesgos significativos atribuibles a una distinta organización del medio físico (mesohábitat de la trucha). Ambos escenarios presentan una variedad suficiente y similar, de ambientes utilizables por parte de la trucha. En términos de densidad y biomasa de trucha, así como en relación con la estructura demográfica de las poblaciones, en ambos escenarios se han obtenido resultados dentro de los rangos ordinarios de tramos altos de ríos pirenaicos de cuencas con cabeceras de litología granodiorítica.

En términos generales, se ha observado que los parámetros descriptores de las poblaciones de trucha responden a distintos factores (densodependencia, reclutamiento, disponibilidad de hábitat físico...), pero el régimen de avenidas y particularmente las de alto periodo de retorno, se erige como el factor determinante y preponderante en la estructura de sus poblaciones. Las avenidas pueden explicar por encima del resto de factores, variaciones muy importantes en las densidades de las distintas clases de edad, de un año a otro, y especialmente en el caso de los alevines, transmitiéndose en el tiempo a lo largo de cada cohorte. Este es el caso de la avenida de junio de 2013, que afectó de forma muy significativa el reclutamiento de ese año en todas las cuencas altas de ríos de la zona central pirenaica, como en el caso del Flamisell y el Noguera Pallaresa.

La adopción de un tramo del río Flamisell como referencia, ha sido útil para la validación de los resultados obtenidos en el tramo de control del río Noguera Pallaresa, en concreto para la parte del estudio dedicada a la movilidad estacional de la trucha. Sobre este particular una primera consideración se refiere a la alta idoneidad de la técnica de marcaje y seguimiento adoptada (PIT-tags), para establecer el patrón de movilidad estacional de la trucha.

Los resultados obtenidos vienen a corroborar y precisar varios antecedentes disponibles acerca del carácter predominantemente sedentario de la trucha en tramos altos de ríos pirenaicos, con un 76,8% de los ejemplares estudiados con desplazamientos inferiores a 20 m a lo largo del periodo de estudio y solo un 3,6% con desplazamientos superiores a los 200 m. En el uso que la trucha hace del cauce fluvial, se ha constatado que, a escala diaria, se desplaza y ocupa distintas unidades hidromorfológicas, lo que pone de manifiesto la inoperancia de adoptar modelos de simulación del hábitat físico de la especie, para distintas aplicaciones (e.g. cálculo de caudales ecológicos), a la escala de microhábitat en lugar de la de mesohábitat.

Los movimientos de largo alcance fueron más frecuentes en el período inmediatamente anterior al inicio de la freza (octubre), aunque no se limitaron a ese período. Entre los individuos más móviles existen notables diferencias de amplitud de desplazamiento. Sin descartar factores endógenos (genéticos, metabólicos) todo parece indicar que la amplitud de dichos movimientos es función de la disponibilidad de hábitat físico tanto a nivel cuantitativo como cualitativo, de tal modo que cuanto más diverso y de mayor "calidad biótica" sea el hábitat físico, probablemente menor será la amplitud de movimiento de los ejemplares de trucha residentes.

En cuanto a diferenciación por sexos, los resultados obtenidos indican que los machos realizaron desplazamientos, en promedio, unas 1,4 veces mayores que las hembras, lo cual sin duda debe guardar relación con la etología diferencial de ambos sexos y sus respectivas funciones dentro de la población.

El carácter marcadamente sedentario de las poblaciones de trucha en tramos altos de ríos pirenaicos puede ser de consideración relevante a la hora de seleccionar medidas de mejora ambiental asociadas a la presencia de infraestructuras hidráulicas diversas, como es el caso de las mejoras estructurales del hábitat físico o sobre la conectividad fluvial.

De acuerdo con cada uno de los objetivos planteados, las conclusiones obtenidas de la presente Tesis Doctoral, pueden expresarse en los siguientes términos:

1. Sobre los efectos de las hidropuntas en la dinámica de las poblaciones de trucha:
 - a) El régimen de hidropuntas modifica de forma significativa la organización del cauce y, por extensión, las características del hábitat físico (mesohábitat) de la trucha, así como su uso por parte de la especie. El tramo afectado por las hidropuntas presenta, además de los esperables cambios hidráulicos asociados al paso de las puntas de caudal (velocidad, profundidad,...), cambios geomorfológicos sustanciales a nivel de la granulometría del lecho, que se manifiestan en una mayor proporción de materiales gruesos, especialmente en la zona más próxima a la salida de las aguas turbinadas, y que se va atenuando en dirección aguas abajo. Esto contribuye a atenuar longitudinalmente los efectos de las hidropuntas, en la medida en que las condiciones del hábitat físico tienden a renaturalizarse. En el presente caso se ha observado que unos 1.500 m aguas abajo de la central hidroeléctrica, la estructura demográfica de la población de trucha residente, es equiparable a la del tramo de control. Esta delimitación longitudinal será sin duda característica de cada tramo de río y de cada patrón de hidropunta, pero en todo caso, constituye una contribución de referencia tanto para la evaluación de los efectos ambientales de las hidropuntas como para la posible corrección (minimización) de tales efectos.
 - b) En el mismo sentido, cabe destacar el papel relevante que pueden desempeñar los tributarios existentes, con capacidad de aportación de carga sedimentaria, en un tramo sujeto a hidropuntas. En el presente caso, la presencia del río Unarre contribuye de forma significativa a recuperar las clases granulométricas más pequeñas en el cauce aguas abajo de su desembocadura, lo que a efectos de la trucha (y con toda probabilidad, del resto de comunidades naturales acuáticas), se traduce en una mejora sustancial del hábitat físico y de sus funciones biológicas (e.g. zonas de freza). La inyección artificial de gravas, se intuye como una medida correctora de atenuación de los efectos de las hidropuntas.
 - c) La densidad estival de trucha disminuye de forma significativa en el tramo de hidropuntas, especialmente por la muy inferior presencia de alevines, explicable al menos por dos causas: i) la ausencia de zonas aptas para la freza y el menor

reclutamiento *in situ* asociado; y ii) su menor resistencia a las condiciones hidráulicas derivadas del paso de las hidropuntas.

- d) Los resultados obtenidos indican que la estructura demográfica de la trucha en el tramo sujeto a hidropunta es menos sensible al paso de crecidas naturales de cierta entidad. El equilibrio dinámico que se establece entre la población de trucha y las condiciones hidromorfológicas del tramo de hidropuntas, ambas ya adaptadas a cambios frecuentes de caudales, hace que no experimenten cambios comparables a los encontrados en el tramo de control, mucho más importantes.
- e) Además de los cambios directos ya indicados, asociados al paso de crecidas naturales, estas perturbaciones (como la crecida de junio de 2013) deben modificar también de forma diferencial la disponibilidad de alimento entre el tramo de control y el tramo de hidropuntas, lo que contribuiría a explicar el menor crecimiento y una peor condición física (individuos más “delgados”) detectada en el tramo de control en 2013.

2. Sobre los efectos de las hidropuntas en el patrón de movilidad diaria y estacional de la trucha:

- a) A nivel de patrón de movilidad diaria estival, no hay diferencias estadísticamente significativas entre el tramo de control y el tramo de hidropuntas en ningún momento del día, aunque sí se identificó una mayor amplitud de los desplazamientos en el tramo de hidropuntas.
- b) Durante el escenario concreto de paso de una hidropunta se observan diferencias de movilidad. En la primera mitad de la hidropunta se constató un incremento de los desplazamientos en sentido ascendente, aunque de poca amplitud, explicable por la recolocación de las truchas en zonas de refugio frente al paso de las hidropuntas y también por el aprovechamiento de la deriva como fuente de alimento. En consecuencia, parece que las hidropuntas diarias de verano no tendrían una incidencia directa sobre la movilidad de las truchas más allá de pequeños movimientos de baja amplitud relacionados con el aprovechamiento de los recursos alimenticios y la estructura del hábitat.
- c) A nivel de patrón de movilidad estacional, tampoco hay diferencias estadísticamente significativas entre el tramo de control y el tramo de hidropuntas, si bien se apreció una cierta antelación en el inicio de los desplazamientos pre-freza, para las truchas del tramo de hidropuntas, con respecto a las del tramo de control. Sería interesante estudiar si este comportamiento fue circunstancial o sistémico y su posible relación con diferencias en el ciclo térmico anual entre ambos tramos.
- d) La amplitud de los desplazamientos, en cambio, sí que es significativamente mayor para las truchas del tramo de hidropuntas debido a que, la falta de zonas aptas para la freza en dicho tramo, como consecuencia del paso de las hidropuntas, fuerza a desplazamientos mayores. De nuevo se pone de manifiesto la importancia

que, como medida de minimización de efectos ambientales, puede tener la reposición periódica de frezaderos mediante el aporte de gravas, en tramos sujetos a hidropuntas.

3. Sobre los efectos de las hidropuntas en el patrón de alimentación estival de la trucha:
 - a) Con respecto a la actividad de alimentación en verano, no hay evidencia de efectos negativos directos sobre la trucha adulta causada por las hidropuntas.
 - b) En el tramo de control la alimentación de la trucha está vinculada al ciclo nictemeral, a la densidad y a la composición de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos. En cambio, en el tramo de hidropuntas está ligada a los incrementos de la deriva de macroinvertebrados provocados por las puntas de caudal.
 - c) Las condiciones hidráulicas de las hidropuntas no parecen interferir en la tasa de ingesta. Cabe pensar que la disponibilidad de refugios que ofrece el tramo de hidropuntas, permite el acceso al alimento con un bajo consumo energético para el mantenimiento de la posición en el cauce por parte de la trucha. Se deduce de nuevo, la importancia de la estructura física del cauce (mesohábitat) como factor relevante en la atenuación de los efectos de las hidropuntas.
 - d) También a nivel de los patrones de alimentación, puede ser relevante estudiar el posible efecto combinado de hidropuntas y variaciones asociadas, de la temperatura del agua (*thermopeaking*), en la medida en que las pautas alimentarias de la trucha, así como su metabolismo son térmicamente dependientes.

6 BIBLIOGRAFÍA

- ALMODÓVAR, A. & G.G. NICOLA 1999. Effects of a small hydropower station upon brown trout *Salmo trutta* L. in the River Hoz Seca (Tagus basin, Spain) one year after regulation. *Regulated Rivers: Research & Management* 15 (5): 477-484.
- ALMODÓVAR, A. & G.G. NICOLA 2004. Angling impact on conservation of Spanish stream-dwelling brown trout *Salmo trutta*. *Fisheries Management and Ecology* 11 (3-4): 173-182.
- ANGERS, B., E. CASTONGUAY & R. MASSICOTTE 2010. Environmentally induced phenotypes and DNA methylation: How to deal with unpredictable conditions until the next generation and after. *Molecular Ecology* 19 (7): 1283-1295.
- APARICIO, E., E. GARCIA-BERTHOU, R.M. ARAGUAS, P. MARTINEZ & J.L. GARCIA-MARIN 2005. Body pigmentation pattern to assess introgression by hatchery stocks in native *Salmo trutta* from Mediterranean streams. *Journal of Fish Biology* 67 (4): 931-949.
- ARMSTRONG, J.D. 1997. Self-thinning in juvenile sea trout and other salmonid fishes revisited. *Journal of Animal Ecology* 66 (4): 519-526.
- AYLLÓN, D., A. ALMODÓVAR, G.G. NICOLA & B. ELVIRA 2010. Ontogenetic and spatial variations in brown trout habitat selection. *Ecology of Freshwater Fish* 19 (3): 420-432.
- BACHMAN, R.A. 1984. Foraging behavior of free-ranging wild and hatchery brown trout in a stream. *Transactions of the American Fisheries Society* 113 (1): 1-32.
- BACHMAN, R.A. 1991. Brown trout (*Salmo trutta*). En: *Trout*. J. Stolz y J. Schnell (eds.): 208-229. Stackpole Books. Harrisburg, PA.
- BARAN, P., M. DELACOSTE & J.M. LASCAUX 1997. Variability of mesohabitat used by brown trout populations in the french central Pyrenees. *Transactions of the American Fisheries Society* 126 (5): 747-757.
- BHATTACHARYA, C.G. 1967. A simple method of resolution of a distribution into Gaussian components. *Biometrics* 23 (1): 115-135.
- DE BILLY, V. de C., B. DUMONT, T. LAGARRIGUE, P. BARAN & B. STATZNER 2002. Invertebrate accessibility and vulnerability in the analysis of brown trout (*Salmo trutta* L.) summer habitat suitability. *River Research and Applications* 18 (6): 533-553.
- BLUNDELL, G.M., M. BEN-DAVID, P. GROVES, R.T. BOWYER & E. GEFFEN 2002. Characteristics of sex-biased dispersal and gene flow in coastal river otters: Implications for natural recolonization of extirpated populations. *Molecular Ecology* 11 (3): 289-303.
- BOHLIN, T., S. HAMRIN, T.G. HEGGBERGET, G. RASMUSSEN & S.J. SALTVEIT 1989. Electrofishing - Theory and practice with special emphasis on salmonids. *Hydrobiologia* 173 (1): 9-43.
- BÖRGER, L., N. FRANCONI, G. DE MICHELE, A. GANTZ, F. MESCHI, A. MANICA, S. LOVARI & T. COULSON 2006. Effects of sampling regime on the mean and variance of home range size estimates. *Journal of Animal Ecology* 75 (6): 1393-1405.
- BRIDCUT, E.E. & P.S. GILLER 1995. Diet variability and foraging strategies in brown trout (*Salmo trutta*): an analysis from subpopulations to individuals. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52 (12): 2543-2552.

- BRUNO, M.C., A. SIVIGLIA, M. CAROLLI & B. MAIOLINI 2013. Multiple drift responses of benthic invertebrates to interacting hydropeaking and thermopeaking waves. *Ecohydrology* 6 (4): 511-522.
- BUNNELL, D.B., J.J. ISELY, K.H. BURRELL & D.H. VAN LEAR 1998. Diel movement of brown trout in a southern Appalachian river. *Transactions of the American Fisheries Society* 127 (4): 630-636.
- BURRELL, K.H., J.J. ISELY, D.B. BUNNELL, D.H. VAN LEAR & C.A. DOLLOFF 2000. Seasonal movement of brown trout in a southern Appalachian river. *Transactions of the American Fisheries Society* 129 (6): 1373-1379.
- CASAS-MULET, R. & K. ALFREDESEN 2012. Hyporheic interactions under a hydropeaking scenario: a multi-scale approach. En: *EGU General Assembly Conference Abstracts*. 8426. Vienna, Austria.
- CÉRÉGHINO, R., P. CUGNY & P. LAVANDIER 2002. Influence of intermittent hydropeaking on the longitudinal zonation patterns of benthic invertebrates in a mountain stream. *International Review of Hydrobiology* 87 (1): 47-60.
- CLAPP, D.F., R.D. CLARK & J.S. DIANA 1990. Range, activity, and habitat of large, free-ranging brown trout in a Michigan Stream. *Transactions of the American Fisheries Society* 119 (6): 1022-1034.
- COOMBS, M.F. & M. a RODRÍGUEZ 2007. A field test of simple dispersal models as predictors of movement in a cohort of lake-dwelling brook charr. *The Journal of animal ecology* 76 (1): 45-57.
- LE CREN, E.D. 1951. The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*). *Journal of Animal Ecology* 20 (2): 201-219.
- CRISP, D.T. & P.A. CARLING 1989. Observations on siting, dimensions and structure of salmonid redds. *Journal of Fish Biology* 34 (1): 119-134.
- CUCHEROUSSET, J., J.-M. ROUSSEL, R. KEELER, R.A. CUNJAK & R. STUMP 2005. The use of two new portable 12-mm PIT tag detectors to track small fish in shallow streams. *North American Journal of Fisheries Management* 25 (1): 270-274.
- DARE, M.R. 2003. Mortality and long-term retention of passive integrated transponder tags by spring chinook salmon. *North American Journal of Fisheries Management* 23 (3): 1015-1019.
- DELACOSTE, M., P. BARAN, F. DAUBA & A. BELAUD 1993. Étude du macrohabitat de reproduction de la truite commune (*Salmo trutta* L.) dans une rivière pyrénéenne, la Neste du Louron. Evaluation d'un potentiel de l'habitat physique de reproduction. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 331 (331): 341-356.
- ELLIOTT, J.M. 1973. The food of brown and rainbow trout (*Salmo trutta* and *S. gairdneri*) in relation to the abundance of drifting invertebrates in a mountain stream. *Oecologia* 12 (4): 329-347.
- ELLIOTT, J.M. 1976. The energetics of feeding, metabolism and growth of brown trout (*Salmo trutta* L.) in relation to body weight, water temperature, and ration size. *The Journal of Animal Ecology* 45 (3): 923-948.

- ELLIOTT, J.M. 1990. Mechanisms responsible for population regulation in young migratory trout, *Salmo trutta*. III. The role of territorial behaviour. *The Journal of Animal Ecology* 59 (3): 803.
- ELLIOTT, J.M. 1994. Quantitative ecology and the brown trout. *Oxford University Press*. Oxford.
- ELLIOTT, J.M. 2011. A comparative study of the relationship between light intensity and feeding ability in brown trout (*Salmo trutta*) and Arctic charr (*Salvelinus alpinus*). *Freshwater Biology* 56 (10): 1962-1972.
- ENDESA 2013. Estudio de los efectos de las hidropuntas en la central hidroeléctrica Esterri-Unarre (Noguera Pallaresa - Lleida). Documento inédito. 183 pp
- FAUSCH, K.D. 1984. Profitable stream positions for salmonids: relating specific growth rate to net energy gain. *Canadian Journal of Zoology* 62 (3): 441-451.
- FRASER, D.F., J.F. GILLIAM, M.J. DALEY, A.N. LE & G.T. SKALSKI 2001. Explaining leptokurtic movement distributions: intrapopulation variation in boldness and exploration. *The American Naturalist* 158 (2): 124-135.
- FREEMAN, M.C., M.K. CRAWFORD, J.C. BARRETT, D.E. FACEY, M.G. FLOOD, J. HILL, D.J. STOUDE & G.D. GROSSMAN 1988. Fish assemblage stability in a southern Appalachian stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45 (11): 1949-1958.
- GARANT, D., J.J. DODSON & L. BERNATCHEZ 2001. A genetic evaluation of mating system and determinants of individual reproductive success in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Journal of heredity* 92 (2): 137-145.
- GARCÍA-BERTHOU, E. & R. MORENO-AMICH 1993. Multivariate analysis of covariance in morphometric studies of the reproductive cycle. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50 (7): 1394-1399.
- GAYANILO, F.C., F. SPARRE, D. PAULY & D. GAYANILO, F.C.JR.; SPARRE, P.; PAULY 2005. FAO-ICLARM stock assessment tools II (FiSAT II). Revised version. User's guide. *FAO Computerized Information Series (Fisheries)* (8): 168.
- GIBBINS, C., D. VERICAT & R.J. BATTALA 2007. When is stream invertebrate drift catastrophic? The role of hydraulics and sediment transport in initiating drift during flood events. *Freshwater Biology* 52 (12): 2369-2384.
- GILLIAM, J.F. & D.F. FRASER 2001. Movement in corridors: enhancement by predation threat, disturbance, and habitat structure. *Ecology* 82 (1): 258-273.
- GIROUX, F., M. OVIDIO, J.-C. PHILIPPART & E. BARAS 2000. Relationship between the drift of macroinvertebrates and the activity of brown trout in a small stream. *Journal of Fish Biology* 56 (5): 1248-1257.
- GOSSET, C., J. RIVES & J. LABONNE 2006. Effect of habitat fragmentation on spawning migration of brown trout (*Salmo trutta* L.). *Ecology of Freshwater Fish* 15 (3): 247-254.
- GOURAUD, V., J.L. BAGLINIÈRE, P. BARAN, C. SABATON, P. LIM & D. OMBREDANE 2001. Factors regulating brown trout populations in two French rivers: application of a dynamic population model. *Regulated Rivers: Research & Management* 17 (February): 557-569.
- GOWAN, C. & K.D. FAUSCH 1996. Mobile brook trout in two high-elevation Colorado streams:

- reevaluating the concept of restricted movement. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53 (6): 1370-1381.
- GOWAN, C., M.K. YOUNG, K.D. FAUSCH & S.C. RILEY 1994. Restricted movement in resident stream salmonids: a paradigm lost? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51 (11): 2626-2637.
- GRIES, G. & B.H. LETCHER 2002. Tag retention and survival of age-0 Atlantic Salmon following surgical implantation with passive integrated transponder tags. *North American Journal of Fisheries Management* 22 (1): 219-222.
- HALLERAKER, J.H., S.J. SALTVEIT, A. HARBY, J. V. ARNEKLEIV, H.-P. FJELDSTAD & B. KOHLER 2003. Factors influencing stranding of wild juvenile brown trout (*Salmo trutta*) during rapid and frequent flow decreases in an artificial stream. *River Research and Applications* 19 (5-6): 589-603.
- HEGGENES, J. 1988. Effects of short-term flow fluctuations on displacement of, and habitat use by, brown trout in a small stream. *Transactions of the American Fisheries Society* 117 (4): 336-344.
- HEGGENES, J., P.K. OMHOLT, J.R. KRISTIANSEN, J. SAGEIE, F. ØKLAND, J.G. DOOK & M.C. BEERE 2007. Movements by wild brown trout in a boreal river: response to habitat and flow contrasts. *Fisheries Management and Ecology* 14 (5): 333-342.
- HILDERBRAND, R.H. & J.L. KERSHNER 2004. Are there differences in growth and condition between mobile and resident cutthroat trout? *Transactions of the American Fisheries Society* 133 (4): 1042-1046.
- HUGHES, N.F. 2000. Testing the ability of habitat selection theory to predict interannual movement patterns of a drift-feeding salmonid. *Ecology of Freshwater Fish* 9: 4-8.
- HUHTA, A., T. MUOTKA, A. JUNTUNEN & M. YRJONEN 1999. Behavioural interactions in stream food webs: the case of drift-feeding fish, predatory invertebrates and grazing mayflies. *Journal of Animal Ecology* 68 (5): 917-927.
- HUTCHINGS, J.A. & L. GERBER 2002. Sex-biased dispersal in a salmonid fish. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences* 269 (1508): 2487-2493.
- HYSLOP, E. 1980. Stomach contents analysis - a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology* 17: 411-429.
- IMBERT, J.B., J.A. PERRY, F. RESOURCES, N. CLEVELAND & S. PAUL 2000. Drift and benthic invertebrate responses to stepwise and abrupt increases in non-scouring flow. *Hydrobiologia* 436 (1): 191-208.
- IRVINE, J.R. 1984. Effects of varying discharge on stream invertebrates and underyearling salmon and trout. *Thesis, University of Otago, Dunedin, New Zealand*. 254 pp.
- JAMES, A.B.W., Z.S. DEWSON & R.G. DEATH 2009. The influence of flow reduction on macroinvertebrate drift density and distance in three New Zealand streams. *Journal of the North American Benthological Society* 28 (1): 220-232.
- JEPSEN, N., A. KOED, E.B. THORSTAD & E. BARAS 2002. Surgical implantation of telemetry transmitters in fish: how much have we learned? *Hydrobiologia* 483 (1/3): 239-248.

- JONSSON, B. & O.T. SANDLUND 1979. Environmental factors and life histories of isolated river stocks of brown trout (*Salmo trutta m. fario*) in Søre Osa river system, Norway. *Environmental Biology of Fishes* 4 (1): 43-54.
- KLEMETSEN, A., P.-A. AMUNDSEN, J.B. DEMPSON, B. JONSSON, N. JONSSON, M.F. O'CONNELL & E. MORTENSEN 2003. Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories. *Ecology of Freshwater Fish* 12 (1): 1-59.
- KNOUFT, J.H. & J.R. SPOTILA 2002. Assessment of movements of resident stream brown trout, *Salmo trutta* L., among contiguous sections of stream. *Ecology of Freshwater Fish* 11 (2): 85-92.
- KORMAN, J. & S.E. CAMPANA 2009. Effects of hydropeaking on nearshore habitat use and growth of age-0 rainbow trout in a large regulated river. *Transactions of the American Fisheries Society* 138 (1): 76-87.
- LAGARRIGUE, T., P. BARAN, J.M. LASCAUX, M. DELACOSTE, N. ABAD & P. LIM 2001. Taille à 3 ans de la truite commune (*Salmo trutta* L.) dans les rivières des Pyrénées françaises: relation avec les caractéristiques mésologiques et influence des aménagements hydroélectriques. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* (357-360): 549-571.
- LAGARRIGUE, T., R. CÉRÉGHINO, P. LIM, P. REYES-MARCHANTD, R. CHAPPAZE, P. LAVANDIERB & A. BELAUD 2002. Diel and seasonal variations in brown trout (*Salmo trutta*) feeding patterns and relationship with invertebrate drift under natural and hydropeaking conditions in a mountain stream. *Aquatic Living Resources* 15 (2): 129-137.
- LIEBIG, H., R. CÉRÉGHINO, P. LIM, A. BELAUD & S. LEK 1999. Impact of hydropeaking on the abundance of juvenile brown trout in a Pyrenean stream. *Archiv für Hydrobiologie* 144 (4): 439-454.
- LIEBIG, H., P. LIM & A. BELAUD 1998. Influence du débit de base et de la durée des éclusées sur la dérive d'alevins de truite commune: expérimentations en canal semi-naturel. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 350-351: 337-347.
- LIEDVOGEL, M., S. ÅKESSON & S. BENSCH 2011. The genetics of migration on the move. *Trends in Ecology and Evolution* 26 (11): 561-569.
- LINNANSAARI, T., J.M. ROUSSEL, R.A. CUNJAK & J.H. HALLERAKER 2007. Efficacy and accuracy of portable PIT-antennae when locating fish in ice-covered streams. En: *Hydrobiologia*. 281-287.
- LOBÓN-CERVIÁ, J. & C.G. UTRILLA 1993. A simple model to determine stream trout (*Salmo trutta* L.) densities based on one removal with electrofishing. *Fisheries Research* 15: 369-378.
- LUCAS, M.C. & E. BARAS 2000. Methods for studying spatial behaviour of freshwater fishes in the natural environment. *Fish and Fisheries* 1 (4): 283-316.
- MALAVOI, J.R. & Y. SOUCHON 2002. Description standardisée des principaux faciès d'écoulement observables en rivière: clé de détermination qualitative et mesures physiques. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* (365-366): 357-372.
- MAYO, M., B. GALLEGU, D. GARCÍA DE JALÓN & P.A. BROTONS 1995. Preferencias de hábitat de la trucha común en la época de freza. Río Dulce, Guadalajara. *Limnética* 11: 49-54.

- MEEHAN, W. & R. MILLER 1978. Stomach flushing: effectiveness and influence on survival and condition of juvenile salmonids. *Journal of the Fisheries Board of Canada* 35 (10): 1359-1363.
- MEYERS, L.S., T.F. THUEMLER & G.W. KORNELY 1992. Seasonal movements of brown trout in northeast Wisconsin. *North American Journal of Fisheries Management* 12 (3): 433-441.
- MONTES, G.M., M. DEL MAR SERRANO LÓPEZ, M. DEL CARMEN RUBIO GÁMEZ & A.M. ONDINA 2005. An overview of renewable energy in Spain. The small hydro-power case. *Renewable and Sustainable Energy Reviews* 9 (5): 521-534.
- MONTORI, A., J.M. TIerno DE FIGUEROA & X. SANTOS 2006. The diet of the brown trout *Salmo trutta* (L.) during the reproductive period: size-related and sexual effect. *International Review of Hydrobiology* 91 (5): 438-450.
- MOOG, O. 1993. Quantification of daily peak hydropower effects on aquatic fauna and management to minimize environmental impacts. *Regulated Rivers: Research & Management* 8 (1-2): 5-14.
- NAKAMURA, T., T. MARUYAMA & S. WATANABE 2002. Residency and movement of stream-dwelling Japanese charr, *Salvelinus leucomaenis*, in a central Japanese mountain stream. *Ecology of Freshwater Fish* 11 (3): 150-157.
- NAKANO, S., T. KACHI & M. NAGOSHI 1990. Restricted movement of the fluvial form of red-spotted masu salmon, *Oncorhynchus masou rhodurus*, in a mountain stream, central Japan. *Japanese Journal of Ichthyology* 37: 158-163.
- NISLOW, K. & J. ARMSTRONG 2012. Towards a life history based management framework for the effects of flow on juvenile salmonids in streams and rivers. *Fisheries Management and Ecology* 19 (6): 451-463.
- NORTHCOTE, T. 1992. Migration and residence in stream salmonids-some ecological considerations and evolutionary consequences. *Nordic Journal of Freshwater Research* 67: 5-17.
- OSCOZ, J., P.M.P. LEUNDA, R. MIRANDA, M.C. ESCALA & R. MIRANDA 2008. Summer feeding relationships of the co-occurring hatchling brown trout *Salmo trutta* and Ebro minnows *Phoxinus phoxinus* in an Iberian river. *Folia Zoologica* 54 (4): 418-432.
- OVIDIO, M. 1999. Cycle annuel d'activité de la truite commune (*Salmo trutta* L.) adulte: Étude par radio-pistage dans un cours d'eau de l'Ardenne belge. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* (352): 1-18.
- OVIDIO, M., E. BARAS & D. GOFFAUX 1998. Environmental unpredictability rules the autumn migration of brown trout (*Salmo trutta* L.) in the Belgian Ardennes J.-P. Lagardère, M.-L. Bégout Anras, y G. Claireaux (eds.). *Hydrobiologia* 371/372: 263-274.
- OVIDIO, M., E. BARAS, D. GOFFAUX, F. GIROUX & J.-C. PHILIPPART 2002. Seasonal variations of activity pattern of brown trout (*Salmo trutta*) in a small stream, as determined by radio-telemetry. *Hydrobiologia* (470): 195-202.
- PALAU, A. 1994. Los mal llamados caudales "ecológicos". Bases para una propuesta de cálculo. *OP (Revista del Colegio de Ingenieros de Caminos, Canales y Puertos)* 28: 84-95.
- PALAU, A. 1995. Bases limnológicas para la gestión medioambiental del embalse de Riaño.

- Documento inédito. Assessoria Tècnica Mediambiental y Endesa. Lleida. 304 pp.*
- PALAU, A., MALLOL, P. & LARREGULA, J. 2010. Estudi hidrològic de la conca catalana del riu Segre. Planificació de disponibilitat i usos de l'Aigua. *Documento inédito. Diputació de Lleida y Universitat de Lleida. Lleida. 46 pp.*
- PALAU, A. & J. ALCÁZAR 1999. Las variaciones de caudal en la gestión de ríos regulados: establecimiento de una tasa de cambio de caudal por unidad de tiempo en el tramo del río Genil aguas debajo de la presa de Iznájar (Córdoba). En: *Actas del Primer Congreso sobre Caudales Ecológicos*. 111-120. Terrassa.
- PALAU, A. & J. ALCÁZAR 2012. The basic flow method for incorporating flow variability in environmental flows. *River Research and Applications* 28: 93-102.
- PALAU, A. & A. PALOMES 1986. Diagnóstico físico-auímico y biológico del río Segre. *Documento inédito. Servicio de Publicaciones de la ETSIA (UPC). Lleida. 500 pp.*
- PARASIEWICZ, P. 2001. MesoHABSIM: A concept for application of instream flow models in river restoration planning. *Fisheries* 26 (9): 6-13.
- PASCUAL-PONS, M., N. OROMI, R. JL, N. MARIN, A. PALAU, S. CAMARASA, M. FIBLA, D. SANUY, E. APARICIO, R. ROCASPANA & J. FIBLA 2016a. Association study of single nucleotide polymorphisms (SNP) of *Salmo trutta* homolog gene glycine receptor – b (glrb) with “Upstream” stimulus behavior. En: *XVIII Congress of the Iberian Association of Limnology*. Tortosa.
- PASCUAL-PONS, M., N. OROMI, R. JL, N. MARIN, A. PALAU, S. CAMARASA, M. FIBLA, D. SANUY, E. APARICIO, R. ROCASPANA & J. FIBLA 2016b. De-Novo assembly and analysis of transcriptome for the identification of single nucleotide polymorphism (SNP) of muscle and telencephalon genes in *Salmo trutta*. En: *XVIII Congress of the Iberian Association of Limnology*. Tortosa.
- PERRIN, N. & V. MAZALOV 2000. Local competition, inbreeding, and the evolution of sex-biased dispersal. *The American Naturalist* 155 (1): 116-127.
- PICCOLO, J.J., N.F. HUGHES & M.D. BRYANT 2008. Water velocity influences prey detection and capture by drift-feeding juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and steelhead (*Oncorhynchus mykiss irideus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 65 (2): 266-275.
- PIELOU, E.C. 1969. *An introduction to mathematical ecology*. New York, USA, Wiley-Interscience.
- POFF, N.L. & J.D. ALLAN 1995. Functional organization of stream fish assemblages in relation to hydrological variability. *Ecology* 76 (2): 606-627.
- QUINN, J.W. & T.J. KWAK 2011. Movement and survival of brown trout and rainbow trout in an Ozark Tailwater river. *North American Journal of Fisheries Management* 31 (2): 299-304.
- RADER, R.B. 1997. A functional classification of the drift: traits that influence invertebrate availability to salmonids. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54 (6): 1211-1234.
- RADINGER, J. & C. WOLTER 2014. Patterns and predictors of fish dispersal in rivers. *Fish and Fisheries* 15 (3): 456-473.

- RICHARDS, K. 1982. *Rivers: Form and process in alluvial channels*. Methuen and Co. Ltd. London. 361 pp.
- RIMMER, D.M. 1985. Effects of reduced discharge on production and distribution of age-0 rainbow trout in seminatural channels. *Transactions of the American Fisheries Society* 114: 388-396.
- RINCON, P.A. & J. LOBÓN-CERVIÁ 2002. Nonlinear self-thinning in a stream-resident population of brown trout (*Salmo trutta*). *Ecology* 83 (7): 1808.
- RINCÓN, P.A. & J. LOBÓN-CERVIÁ 1993. Microhabitat use by stream-resident brown trout: bioenergetic consequences. *Transactions - American Fisheries Society* 122 (4): 575-587.
- ROCASPANA, R., E. APARICIO & A. PALAU 2012. Análisis del uso, la eficiencia y la necesidad del paso para peces en el azud de Salinas (río Cinca, Huesca). *Monografías de la Dirección de Medio Ambiente y Desarrollo Sostenible, Endesa*. 72 pp.
- ROCASPANA, R., E. APARICIO, D. VINYOLES & A. PALAU 2016. Effects of pulsed discharges from a hydropower station on summer diel feeding activity and diet of brown trout (*Salmo trutta* Linnaeus, 1758) in an Iberian stream. *Journal of Applied Ichthyology* 32 (1): 190-197.
- ROCASPANA, R., I. CIA, J.A. ARÉVALO, A. ESCUÉ, J. POU & C. POU 2006. Estudi de la mida mitjana de la truita en les zones d'alta muntanya de Catalunya. *Documento inédito. Direcció General de Medi Natural, Departament de Medi Ambient i Habitatge, Generalitat de Catalunya*. 28 pp.
- ROCASPANA, R., J. PALAU, I. CIA, J. COLELL & J. ROCASPANA 2005. Diagnosi de l'estat de les poblacions de peixos del Parc Natural de l'Alt Pirineu. *Documento inédito. Departament de Medi Ambient i Habitatge. Generalitat de Catalunya*. 30 pp.
- ROCASPANA, R. 2010. Mesohàbitats i densitat de truita (*Salmo trutta*) en un petit riu del Pirineu català. *Trabajo de investigación del Master en Biodiversidad. Facultad de Biología. Universidad de Barcelona*. Barcelona. 34 pp.
- RODRÍGUEZ, M. 2002. Restricted movement in stream fish: the paradigm is incomplete, not lost. *Ecology* 83 (1): 1-13.
- ROUSSEL, J.-M., R.A. CUNJAK, R. NEWBURY, D. CAISSIE & A. HARO 2004. Movements and habitat use by PIT-tagged Atlantic salmon parr in early winter: the influence of anchor ice. *Freshwater Biology* 49 (8): 1026-1035.
- ROUSSEL, J., A. HARO & R. CUNJAK 2000. Field test of a new method for tracking small fishes in shallow rivers using passive integrated transponder (PIT) technology. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 1329 (58): 1326-1329.
- RUIZ-OLMO, J. 2004. Nutria – *Lutra lutra* (Linnaeus, 1758). En: *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. A. Salvador y J. J. Luque-Larena (eds.): Museo Nacional de Ciencias Naturales. Madrid.
- RUSTADBAKKEN, A., J.H. L'ABEE-LUND, J. V. ARNEKLEIV & M. KRAABOL 2004. Reproductive migration of brown trout in a small Norwegian river studied by telemetry. *Journal of Fish Biology* 64 (1): 2-15.
- SALTVEIT, S., J. HALLERAKER, J.V. ARNEKLEIV & A. HARBY 2001. Field experiments on stranding

- in juvenile atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*) during rapid flow decreases caused by hydropeaking. *Regulated Rivers: Research & Management* 17 (4-5): 609-622.
- SANZ, D., M. SACRISTÁN & P. RUIZ 2012. Effects in the composition and operation of the fluvial ecosystem of several hydroelectric power stations. En: *Proceedings of the 9th International Symposium on Ecohydraulics (ISE 2012)*. 10.
- SCRUTON, D.A., C.J. PENNELL, M.J. ROBERTSON, L.M.N. OLLERHEAD, K.D. CLARKE, K. ALFREDSSEN, A. HARBY & R.S. MCKINLEY 2005. Seasonal response of juvenile atlantic salmon to experimental hydropeaking power generation in Newfoundland, Canada. *North American Journal of Fisheries Management* 25 (3): 964-974.
- SEBER, G.A.F. & E.D. LE CREN 1967. Estimating population parameters from catches large relative to the population. *The Journal of Animal Ecology* 36 (3): 631.
- SKALSKI, G.T. & J.F. GILLIAM 2000. Modeling diffusive spread in a heterogeneous population: a movement study with stream fish. *Ecology* 81 (6): 1685-1700.
- SMOKOROWSKI, K.E., R.A. METCALFE, S.D. FINUCAN, N. JONES, J. MARTY, M. POWER, R.S. PYRCE & R. STEELE 2011. Ecosystem level assessment of environmentally based flow restrictions for maintaining ecosystem integrity: a comparison of a modified peaking versus unaltered river. *Ecohydrology* 4 (6): 791-806.
- SOLOMON, D.J. & R.G. TEMPLETON 1976. Movements of brown trout *Salmo trutta* L. in a chalk stream. *Journal of Fish Biology* 9 (5): 411-423.
- SOSTOA, A., F. CASALS, N.M. CAIOLA, D. VINYOLES, C. FRANCH & S. SANCHEZ 2003. Desenvolupament d'un índex d'integritat biòtica (IBICAT) basat en l'ús dels peixos com a indicadors de la qualitat ambiental dels rius a Catalunya. *Agència Catalana de l'Aigua. Generalitat de Catalunya*. Barcelona. 38 pp.
- SOSTOA, A. de, F. CASALS, E. APARICIO, M.J. VARGAS & J.M. OLMO 1995. Caudales ecològics. *Documento inédito. Proyecto PIE 121043 FECSA-UNESA*. Barcelona
- STEINGRÍMSSON, S.Ó. & J.W.. GRANT 2003. Patterns and correlates of movement and site fidelity in individually tagged young-of-the-year Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 60 (2): 193-202.
- TEIXEIRA, A. & R.M.V. CORTES 2006. Diet of stocked and wild trout, *Salmo trutta*: Is there competition for resources? *Folia Zoologica* 55 (1): 61-73.
- TIPPETS, W.E. & P.B. MOYLE 1978. Epibenthic feeding by rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in the McCloud River, California. *Journal of Animal Ecology* 47 (2): 549-559.
- TOKESHI, M. 1991. Graphical analysis of predator feeding strategy and prey importance. *Freshwater forum* 1: 179-183.
- VANDERPLOEG, H.A. & D. SCAVIA 1979. Calculation and use of selectivity coefficients of feeding: Zooplankton grazing. *Ecological Modelling* 7 (2): 135-149.
- VERA, M., N. SANZ, M.M. HANSEN, A. ALMODÓVAR & J.-L. GARCÍA-MARÍN 2010. Population and family structure of brown trout, *Salmo trutta*, in a Mediterranean stream. *Marine and Freshwater Research* 61 (6): 672.

- VERICAT, D., R.J. BATALLA & C. GARCIA 2006. Breakup and reestablishment of the armour layer in a large gravel-bed river below dams: The lower Ebro. *Geomorphology* 76 (1-2): 122-136.
- VERICAT, D., R.J. BATALLA & C.N. GIBBINS 2008. Sediment entrainment and depletion from patches of fine material in a gravel-bed river. *Water Resources Research* 44 (11).
- VERICAT, D., R.J. BATALLA & A. PALAU 2014. Efecto de las hidropuntas sobre la movilidad del cauce de un río de montaña: la Noguera Pallaresa en Esterrri d'Àneu (Pirineo catalán). En: *XIII Reunión Nacional de Geomorfología*. S. Schnabel y G. Gómez (eds.): 163-166. Cáceres.
- WEISBERG, S.B., A.J. JANICKI, J. GERRITSEN & H.T. WILSON 1990. Enhancement of benthic macroinvertebrates by minimum flow from a hydroelectric dam. *Regulated Rivers: Research & Management* 5 (3): 265-277.
- WENTWORTH, C.K. 1922. A scale of grade and class terms for clastic sediments. *The Journal of Geology* 30 (5): 377-392.
- WERNER, E.E., G.G. MITTELBACH & D.J. HALL 1981. The role of foraging profitability and experience in habitat use by the bluegill sunfish. *Ecology (Washington D C)* 62 (1): 116-125.
- WILSON, A.J., J.A. HUTCHINGS & M.M. FERGUSON 2004. Dispersal in a stream dwelling salmonid: Inferences from tagging and microsatellite studies. *Conservation Genetics* 5 (1): 25-37.
- WOLDA, H. 1981. Similarity indices, sample size and diversity. *Oecologia* 50 (3): 296-302.
- WOOLNOUGH, D.A., J.A. DOWNING & T.J. NEWTON 2009. Fish movement and habitat use depends on water body size and shape. *Ecology of Freshwater Fish* 18 (1): 83-91.
- YOUNG, M.K. 1994. Mobility of brown trout in south-central Wyoming streams. *Canadian Journal of Zoology* 72 (12): 2078-2083.
- YOUNG, M.K. 1999. Summer diel activity and movement of adult brown trout in high-elevation streams in Wyoming, USA. *Journal of Fish Biology* (1999): 181-189.
- YOUNG, P.S., J.J. CECH & L.C. THOMPSON 2011. Hydropower-related pulsed-flow impacts on stream fishes: a brief review, conceptual model, knowledge gaps, and research needs. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 21 (4): 713-731.
- ZIMMER, M., J.F. SCHREER & M. POWER 2010. Seasonal movement patterns of Credit River brown trout (*Salmo trutta*). *Ecology of Freshwater Fish* 19 (2): 290-299.
- ZIPPIN, C. 1956. An evaluation of the removal method of estimating animal populations. *Biometrics* 12 (2): 163-189.
- ZIPPIN, C. 1958. The removal method of population estimation. *Journal of Wildlife Management* 22 (1): 82-90.
- ZOLEZZI, G., A. SIVIGLIA, M. TOFFOLON & B. MAIOLINI 2011. Thermopeaking in alpine streams: event characterization and time scales. *Ecohydrology* 4 (4): 564-576.