

LOS CANGREJOS EN LA ECOLOGÍA Y RECUPERACIÓN DE LA NUTRIA EN LA PENÍNSULA IBÉRICA

Jordi Ruiz-Olmo y Miguel Clavero

Resumen

La comunidad de cangrejos de aguas continentales de la Península Ibérica ha sufrido una importante transformación durante el último medio siglo, quedando relegada la especie nativa (*Austropotamobius pallipes*) a un puñado de pequeñas y aisladas poblaciones, mientras que las dos especies exóticas (*Procambarus clarkii* y *Pascifastacus leniusculus*) se han extendido por nuestra geografía. Dada cuenta de la importancia que los cangrejos de río tienen en la dieta de la nutria, el presente trabajo tiene por objeto revisar la información existente, así como presentar algunos resultados inéditos, de forma que permitan comprender como responde este carnívoro a estos cambios producidos durante los últimos 40-50 años. También se analiza la importancia que estas alteraciones han tenido en las poblaciones de nutrias en la Península Ibérica (distribución, reproducción, etc.). Asimismo se recopila la información sobre el consumo de cangrejos marinos en ambientes litorales y estuarinos.

Palabras clave: Nutria, *Lutra lutra*, cangrejos, ecología, Península Ibérica

Abstract

*The Iberian freshwater crayfish community has experienced a dramatic change during the last half century. The native species (*Austropotamobius pallipes*) was restricted to a very small number of isolated populations, while the exotic species (mainly *Procambarus clarkii* and *Pascifastacus leniusculus*) extended across our country. Considering the importance of crayfish for the otter diet, this work revise the available information and also provide some new unpublished results, with the aim of understanding how this carnivore has answered to the changes produced during the last 40-50 years. We also analyse the importance of such changes on the Iberian otter populations (distribution, breeding, etc.). Finally we compile the published data on the low consumption of marine crabs in marine and estuarine habitats.*

*Key words: Otter, *Lutra lutra*, Crayfish, Crabs, ecology, Iberian peninsula*

Ruiz-Olmo, J. y M. Clavero (2008). Los cangrejos en la ecología y recuperación de la nutria en la Península Ibérica. Pp: 369-396. En: J. M. López-Martín y J. Jiménez (eds.). *La nutria en España. Veinte años de seguimiento de un mamífero amenazado*. SECEM, Málaga.

Introducción

La nutria paleártica (*Lutra lutra* L.) es un Mustélido semiacuático que basa su dieta en especies que viven en el agua de forma permanente o temporal (Mason y Macdonald 1986, Kruuk 1995, Ruiz-Olmo y Palazón 1997, Clavero *et al.* 2003). Diversos trabajos ponen de manifiesto la importancia de la disponibilidad de presas para la especie, llegando a determinar su condición corporal, sus parámetros fisiológicos, su abundancia, el éxito reproductor, la mortalidad, la supervivencia, la ocupación del espacio, el uso y selección de hábitat y los movimientos (Kruuk *et al.* 1993, López-Martín *et al.* 1998, Ruiz-Olmo 1998, Kruuk y Carss 1996, Kruuk 1995, Delibes *et al.* 2000, Ruiz-Olmo *et al.* 2001, Ruiz-Olmo *et al.* 2002, Jiménez 2005, Ruiz-Olmo *et al.* 2005a, Ruiz-Olmo *et al.* 2005b, Kruuk 2006, Ruiz-Olmo *et al.* 2007). Estos estudios demuestran que, entre las especies presa, los peces juegan un papel muy importante como reguladores de la ecología de esta especie, en general debido a su mayor abundancia y biomasa relativa en las zonas que “prefiere” o selecciona la nutria, generalmente las de mayor estabilidad ambiental (Kruuk 1995, Clavero *et al.* 2003, Clavero *et al.* 2004, Ruiz-Olmo *et al.* 2001, Ruiz-Olmo *et al.* 2002, Ruiz-Olmo y Jiménez, en prensa). De acuerdo con estos autores, y coincidiendo con lo que ocurre en otros lugares de Europa, en zonas de menor estabilidad ambiental, como son los ecosistemas mediterráneos, pero también en otras circunstancias, como en zonas litorales, e incluso en ecosistemas estables, los cangrejos constituyen la segunda gran categoría de presas. Además, es frecuente que estos crustáceos decápodos constituyan la categoría de presas principal (en términos numéricos y de biomasa) o un complemento alimentario en absoluto menospresable.

También es bien sabido que las poblaciones de cangrejos que habitan la Península Ibérica han sufrido una importante transformación durante el último medio siglo, quedando relegada la especie nativa (*Austropotamobius pallipes*) a un puñado de pequeñas y aisladas poblaciones, mientras que varias especies exóticas, fundamentalmente dos (*Procambarus clarkii* y *Pascifastacus leniusculus*), se han extendido por nuestra geografía. Por todo lo expuesto, y considerando la importancia que las transformaciones en los ecosistemas tienen en *L. lutra*, se sumarizan su respuesta alimentaria y la importancia que ello puede haber tenido en sus poblaciones. El presente trabajo tiene por objeto compilar la información existente al respecto, así como presentar algunos resultados inéditos, de forma que se pueda comprender los procesos que han acontecido en estos últimos 40-50 años en relación al depredador y a estas presas.

Especies de cangrejos presentes en España y la evolución de sus poblaciones

El cangrejo de río (*Austropotamobius pallipes*) (Fam. Astacidae)

En Europa tan solo existen dos géneros nativos de cangrejos fluviales, *Astacus* y *Austropotamobius* (Souty-Grosset *et al.* 2006). Los cangrejos fluviales del género *Austropotamobius* tienen una amplia distribución europea, desde los Balcanes a la Península Ibérica, incluyendo las Islas Británicas. Actualmente se aceptan un mínimo de dos especies de este género, *A. torrentium*, con una distribución centrada en los Balcanes, y *A. pallipes*, de distribución más occidental. No obstante, la taxonomía del grupo se encuentra actualmente en discusión, y algunos autores consideran que dentro de lo que tradicionalmente se ha considerado como *A. pallipes*, se incluyen en realidad un mínimo de dos especies, *A. italicus* y la propia *A. pallipes* (Grandjean *et al.* 2002).

El carácter nativo de las poblaciones ibéricas de *Austropotamobius* ha sido puesto en duda recientemente en base a su baja diversidad genética y su alto grado de semejanza con las poblaciones del noroeste de Italia (Trontelj *et al.* 2005), además de la falta de referencias históricas y escasez de topónimos aludiendo a la presencia de cangrejos en ríos ibéricos (ver también Martínez *et al.* 2003). Sin embargo, estudios genéticos más recientes y con muestras mas numerosas (Diéguez-Uribeondo *et al.* 2008, Beroiz *et al.* 2008) parecen refutar esta hipótesis. Como el aspecto taxonómico aun no está cerrado y para centrarnos un poco, en adelante hablaremos únicamente de la especie *A. pallipes* y la llamaremos simplemente cangrejo de río.

Su distribución original ocupaba la mayor parte del norte peninsular, extendiéndose hacia el sur a través de los macizos montañosos calcáreos hasta la provincia de Granada, que constituye el límite meridional de la distribución global de la especie. El cangrejo sería más escaso hacia el oeste, un área dominada por substratos silíceos, y faltaría completamente en el suroeste de la Península (Alonso *et al.* 2000).

El cangrejo de río sufrió un acusado declive en toda la Península Ibérica durante la segunda mitad del siglo XX, especialmente intenso a partir de los años 70. La extensión geográfica de su área de distribución original se ha reducido en más del 50%, pero es probable que la longitud de los tramos fluviales ocupada por la especie sea hoy menos del 1% de la ocupada originalmente. En Portugal, el cangrejo de río se da prácticamente por extinguido. Se estima que hoy en día sobreviven en España entre 600 y 700 pequeñas poblaciones de este cangrejo (ver referencias anteriores).

La degradación de los medios fluviales por la actividad humana (contaminación, alteración y simplificación del lecho fluvial, extracción de caudales) han tenido sin duda un impacto negativo sobre las poblaciones de nuestro cangrejo, llevando a la desaparición a muchas de ellas. Sin embargo, el espectacular declive de la especie se explica casi en exclusiva por la irrupción de la afanomicosis, una enfermedad producida por el hongo *Aphanomyces astaci* y conocida como la peste del cangrejo. La aparición y expansión de esta enfermedad está asociada a la introducción de cangrejos fluviales norteamericanos (de los géneros *Pacifastacus*, *Orconectes* y *Procambarus*), que son portadores de *A. astaci* pero que raramente desarrollan la afanomicosis. En España los primeros episodios de mortandad se dieron entre los años 50 y 60 del siglo XX, aunque es probable que no fueran debidos a la afanomicosis, que fue detectada por primera vez en 1978 (Diéguez-Uribeondo y Söderhäll 1993, 1999). El cangrejo de río es extremadamente vulnerable a las infestaciones por este hongo, que a menudo provoca mortalidades cercanas al 100% de los individuos (baja resistencia), y las poblaciones afectadas por una irrupción de la enfermedad difícilmente vuelven a recuperarse (baja resiliencia). Recientemente se ha sugerido que las mortandades masivas de cangrejos podrían tener orígenes más diversos de los que hasta ahora se han identificado, con la posible implicación de protozoos (*Psorospermium haeckeli*), bacterias y virus (Edgerton *et al.* 2004). A reforzar esta idea contribuiría el hecho de que una parte de las mortandades y regresión observadas en España lo fueron con anterioridad a la llegada de los cangrejos exóticos.

El patrón de desaparición de nuestro cangrejo ha sido variable. La desaparición se fue produciendo por focos dispersos (a saltos y no en forma de mancha de aceite), a menudo desde río abajo hacia río arriba. El período de desaparición desde los primeros síntomas en una localidad se ha producido en muchas zonas en apenas 1-5 años, mientras que en otras el proceso ha superado los 20 (ver por ejemplo Figs. 1, 2 y 3).

Estos saltos en la distribución se fueron produciendo progresivamente desde una cuenca a otra, y desde un afluente a otro. Tenemos un buen ejemplo en el río Matarranya y su afluente Algars (entre las provincias de Tarragona, Teruel y Zaragoza) (Figs. 1 y 2), donde se ha podido seguir la regresión de *A. pallipes* desde 1984 (cuando la especie ya se encontraba recluida a las cabeceras) hasta la actualidad. Mientras que los habitantes de la zona refieren que en zonas medias y bajas el proceso fue muy rápido, el proceso de regresión ha sido relativamente lento en las cabeceras, donde lleva resistiendo 25 años. Este es un patrón que se ha repetido en numerosos lugares.

En el caso de los ríos Matarranya y Algars, se pudo monitorizar la aparición y expansión del cangrejo rojo americano (comparar por ejemplo Figs. 1, 2, 3 y 6). Llama la atención que el cangrejo americano no apareció en esta zona hasta 1992, es decir, 8 años después de que se iniciara el seguimiento, momento en el que cangrejo autóctono ya había sufrido una gran regresión y estaba recluso a las cabeceras. Estos resultados demuestran que, al menos en esta zona, el cangrejo autóctono debió empezar a desaparecer unos 10-15 años antes de que llegase la especie exótica, tal y como ya se comentaba antes. Sin embargo, estos resultados no invalidan que el cangrejo americano y la afanomicosis estén detrás de la desaparición de nuestro cangrejo (posible transporte de las esporas por útiles de humanos, peces o aves).

Los resultados obtenidos ponen de manifiesto otro aspecto: el proceso de declive y desaparición de nuestro cangrejo puede ser muy rápido localmente, pero a escala Ibérica ya dura cerca de medio siglo sin que, afortunadamente, se haya completado.

El cangrejo rojo de las marismas (*Procambarus clarkii*) (Fam. Cambaridae)

El cangrejo rojo es originario del área suroriental de los EE.UU. y del noreste de Méjico (Souty-Grosset *et al.* 2006). Desde su área nativa ha sido introducido muchos otros países y continentes.

La introducción del cangrejo rojo en España fue propuesta debido a los excelentes resultados de la astacicultura de esta especie en los EE.UU., que dieron lugar al establecimiento de una industria millonaria. Fue una introducción precedida por visitas de expertos norteamericanos que asesoraron sobre los lugares más idóneos para realizar las sueltas (Alcorlo *et al.* 2008). Ya que los tramos bajos de los ríos españoles nunca habían albergado poblaciones del cangrejo de río autóctono (ver Tabla 1), y con el poco conocimiento que se tenía sobre el funcionamiento de las enfermedades de los cangrejos, se creyó que el impacto ecológico de la nueva introducción sería mínimo ya que ocuparía un nicho vacío. No se consideraba que la especie pudiera provocar efectos importantes a otros niveles en los sistemas acuáticos y, en cualquier caso, se pensaba que la presencia del cangrejo podría aportar riqueza a zonas económicamente deprimidas. El hecho de que los cangrejos fueran capturados en el medio natural (y no criados en granjas de astacicultura) y de que su transporte fuera tarea fácil, propició la rápida expansión de la especie a través de un proceso de múltiples introducciones llevadas a cabo por los propios pescadores o, en general, por particulares sin ningún tipo de control.

Los primeros cangrejos rojos que llegaron a la Península se importaron legalmente desde Monroe (Louisiana, EE.UU.) a finales de los años 60s. Algarín (1980) cita la fecha de introducción en mayo de 1969 (cuatro años antes que según otras referencias tal vez más fidedignas, Alcorlo *et al.* 2008) cerca de Puebla del Río, en plenas marismas del Guadalquivir. En poco tiempo el cangrejo rojo ocupó la mayor parte del bajo Guadalquivir, ayudado por los pescadores que obtenían jugosos beneficios por la venta de esta nueva especie que proliferaba espectacularmente. Valga como ejemplo, que hacia 1976 se comercializaban en el bajo Guadalquivir unos 9.000 kg de estos cangrejos y en 1979 ya eran diez veces más (Alcorlo *et al.* 2008).

La expansión a gran escala fue también extraordinariamente rápida y antes de finalizar la década de los 80 el cangrejo rojo ya se había citado en el sur de Portugal, la Albufera de Valencia, el Delta del Ebro y la provincia de Zamora. En poco tiempo la especie terminó por ocupar la mayor parte de la Península Ibérica, alcanzando densidades particularmente altas en la mitad sur y en la vertiente mediterránea. Actualmente el cangrejo rojo parece ser escaso únicamente en Galicia y otras zonas del norte peninsular. En la Fig. 3 se puede observar las localidades en las que se ha detectado a este cangrejo durante el muestreo de nutria de 2004-06, que aunque incluye sólo una parte de las localidades con presencia de este cangrejo introducido, permite darnos una idea de hasta que punto este animal se ha extendido por la geografía española. El establecimiento y la proliferación del cangrejo rojo americano han provocado enormes cambios en las características y el funcionamiento de gran parte de los ecosistemas acuáticos continentales de la Península Ibérica (Gutiérrez-Yurrita y Montes 1999). Entre ellos destacan la reducción o eliminación de la vegetación acuática sumergida. La acción del cangrejo rojo, combinada a menudo con la de carpas (*Cyprinus carpio*), movilizándolo los sedimentos del fondo, puede llevar a los ecosistemas acuáticos de aguas claras y abundantes macrófitos a convertirse en sistemas de aguas turbias donde el fitoplancton domina la producción primaria, provocando severos impactos en cadena que afectan a todos los niveles del ecosistema. Y como segundo cambio importante destaca la acción depredadora, especialmente intensa por parte de los individuos juveniles, que tiene también serios impactos sobre las comunidades de macroinvertebrados acuáticos y larvas o puestas de peces y de anfibios.

Por otra parte, el cangrejo rojo ha supuesto una importante fuente de alimento disponible para muchas especies de vertebrados. Algunas de estas especies, como el "black-bass" (*Micropterus salmoides*), el lucio (*Esox lucius*) o

el visón americano (*Mustela vison*), son también introducidas. Pero el cangrejo rojo también forma hoy una parte importante de la dieta de anguilas, zampullines y somormujos, varias especies de ardeidas, cigüeñas, gaviotas de Audouin, milanos, zorros, meloncillos y jinetas, por no mentar a la nutria y el visón europeo (*M. lutreola*) (Correia 2001).

Si nos fijamos nuevamente en el caso concreto de la cuenca del Matarranya, comprobamos que el patrón de invasión y de aparición del cangrejo rojo o de las marismas (Figs. 1, 3 y 6) es inverso al de *A. pallipes*: colonización desde las zonas bajas hacia las altas y proceso muy rápido dentro de cada río. En apenas 10 años los cangrejos americanos se extendieron por las 2/3 partes de la zona de menor altitud de la cuenca, pese a la gran proliferación de barreras (represas y azudes) y de tratarse de unas cuencas muy castigadas por la sequía. Unos 20 años después de su aparición en estos dos ríos, *Procambarus clarkii* casi ha completado la colonización de las zonas con presencia posible si se atiende a sus requerimientos ecológicos. Se puede observar, comparando a demás con otros muchos lugares de España y de Portugal, que el cangrejo rojo de las marismas, más propio de zonas de poca altitud, se hace raro por encima de los 500-600 m, y sólo se le ha encontrado hasta unos 900 m (Tabla 1).

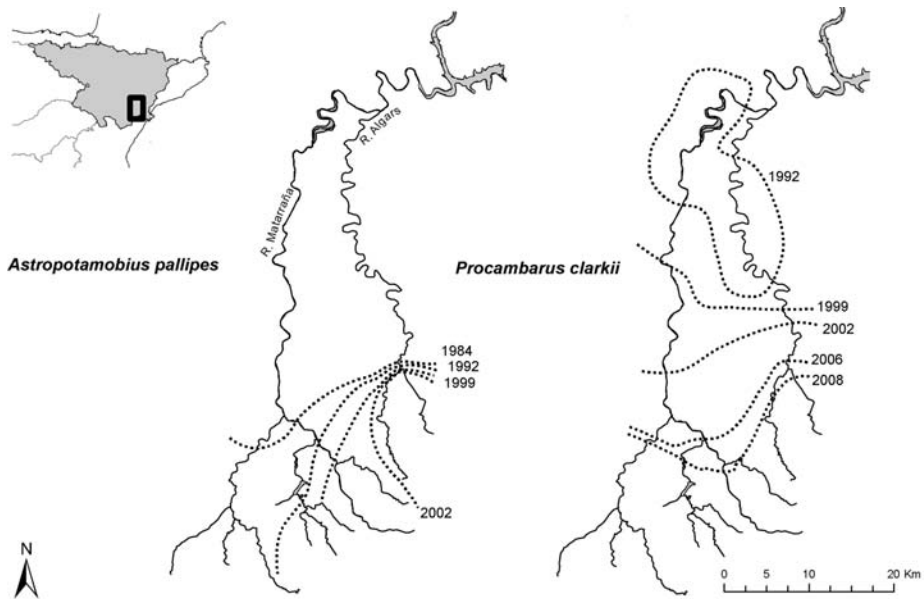


Figura 1. Ejemplo de la evolución de la distribución del cangrejo autóctono *A. pallipes* y el cangrejo rojo americano *P. clarkii* en las cuencas de dos ríos mediterráneos, Matarranya y Algar (Tarragona, Teruel y Zaragoza).

El cangrejo señal (*Pacifastacus leniusculus*) (Fam. Astacidae)

Es una especie nativa de la vertiente pacífica de Norteamérica (Souty-Grosset *et al.* 2006). En la Península Ibérica se importaron cangrejos señal a mediados de los 70 para su cría en granjas de astacicultura de Soria y Guadalajara.

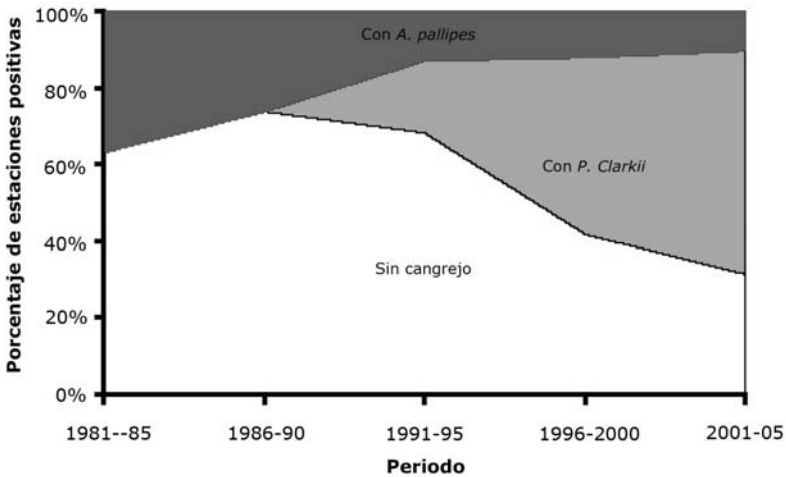


Figura 2. Porcentaje de estaciones de muestreo sin cangrejos, con *A. pallipes* y con *P. clarkii* en las estaciones de muestreo de nutria de 600 m de longitud realizadas en los ríos Matarranya y Algars (Tarragona, Teruel y Zaragoza).

Las primeras poblaciones establecidas en libertad se detectaron en el entorno de estas explotaciones, tratándose entonces de un fenómeno muy localizado geográficamente. Sin embargo, desde los años 1980s se desarrollaron programas de introducción activa por parte de varias administraciones autonómicas, algunos de ellos aún en marcha, especialmente en Castilla-León, Navarra y País Vasco. Estas actuaciones se justificaron atendiendo a la existencia de un vacío ecológico producido por la desaparición de nuestro cangrejo y a la práctica imposibilidad de recuperarlo, y en algún caso también debido a las presiones de quien veía en ello una posibilidad de negocio o de ocio. Como resultado, estas comunidades albergan hoy la mayor parte de las poblaciones de cangrejo señal en Iberia, así como las más abundantes. También existen poblaciones establecidas, más o menos aisladas y originadas en el transporte ilegal por parte de particulares, en la mayor parte del norte ibérico, desde Ourense y Portugal hasta Cataluña, así como en zonas del centro (Cuenca, Madrid, Teruel, Valencia) y sur (Granada).

Desde los años 70 hasta mediados de la década de los 90 la expansión geográfica del cangrejo señal fue muy limitada y en muchos casos las áreas ocupadas se mantuvieron estables a lo largo de varios lustros. Esta situación se explica en gran parte por la escasa participación de particulares en la difusión de la especie, ya que ésta era difícil de conseguir y su pesca estaba prohibida, en claro contraste con el proceso seguido por el cangrejo rojo. Sin embargo, a partir de 1994 se comienza a permitir la pesca legal del cangrejo señal en algunas comunidades y es a partir de entonces cuando comienzan a aparecer, ya de forma ilegal, la mayor parte de las poblaciones actuales.

Como el cangrejo rojo de las marismas (y, en general, los cangrejos americanos), el señal es portador de la afanomicosis, pero se ve afectada por ella con una frecuencia baja. En cambio es también un vector muy efectivo de la

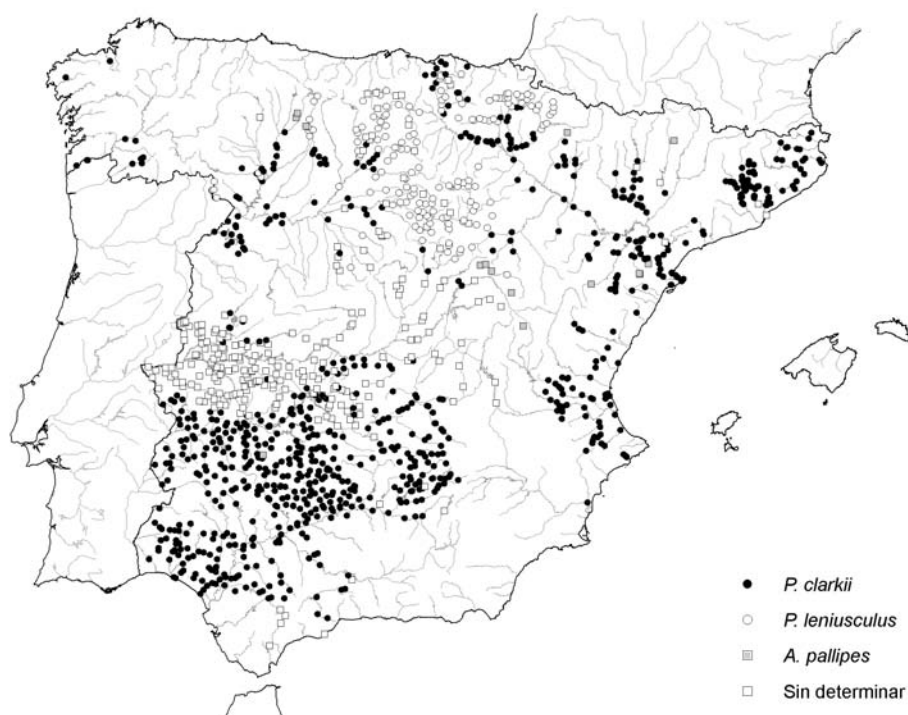


Figura 3. Estaciones de muestreo en las que se han encontrado cangrejos mediante su observación directa, mudas, depredaciones o presencia en excrementos de nutria, durante el muestreo realizado durante el periodo 2004-2006: cangrejo autóctono *Austropotamobius pallipes*, cangrejo rojo americano o de las marismas *Procambarus clarkii*, cangrejo señal *Pascifastacus leniusculus* y sin determinar la especie.

enfermedad a la hora de infectar al cangrejo de río autóctono. De hecho, la reciente expansión del cangrejo señal ha llevado a la pérdida de un número importante de poblaciones de cangrejo de río autóctono que aún se conservaban (Diéguez-Uribeondo 2006).

Otros cangrejos de agua dulce introducidos

Procambarus blandingii fue introducido junto a *P. clarkii* en unos arrozales de la provincia de Badajoz en 1973 sin éxito (Alcorlo *et al.* 2008)

El “yabbi” (*Cherax destructor*; Fam. Parastacidae) es un cangrejo australiano de gran tamaño (hasta 20 cm) que fue introducido en la década de los 80 en algunas charcas de Zaragoza y, posteriormente, en Navarra (Alonso *et al.* 2000). Parece que los cangrejos australianos tienen un nivel de sensibilidad a la afanomicosis similar al de los cangrejos nativos europeos, por lo que sería poco probable una invasión generalizada de los ecosistemas acuáticos ibéricos por parte de *Ch. destructor*

En los años 60 y 70 se intentaron establecer poblaciones silvestres de dos especies del género *Astacus*, *A. astacus* y *A. leptodactylus* (Fam. Astacidae). Estos cangrejos europeos son también sensibles a la afanomicosis y las poblaciones introducidas no llegaron a prosperar.

Los cangrejos marinos

En la franja marina ibérica existen más de 120 especies de cangrejos marinos (suborden *Brachyura*), repartidas en algo más de 60 de géneros (García 2008). De este conjunto de especies, solo unas cuantas son depredadas por la nutria cuando ésta utiliza hábitats costeros (Beja 1995, Clavero 2004, Romero 2006). Los cangrejos comunes, del género *Carcinus*, son probablemente los que son consumidos de forma más frecuente por este mustélido. Habitan preferentemente hábitats costeros de substratos finos (arenosos, o arcillosos), especialmente en estuarios, albuferas o marismas. En la península existen dos especies de *Carcinus*, morfológicamente muy similares, con distribuciones separadas por el Estrecho de Gibraltar. La especie atlántica es *C. maenas*, mientras que la costa mediterránea alberga poblaciones de *C. aestuarii* (antes llamado *C. mediterraneus*). Ambas especies llegan a tener poblaciones muy abundantes.

Allá donde frecuente zonas de costa rocosa, la nutria depreda a menudo sobre los cangrejos corredores (*Pachygrapsus marmoratus*) (ver trabajos anteriores), que es probablemente la especie de cangrejo más abundante en medios costeros rocosos ibéricos. Otras especies de cangrejos marinos consumidas

más ocasionalmente, tanto por la nutria como por los visones americanos, en zonas costeras son la nécora (*Necora puber*) y el cangrejo moruno (*Eriphia verrucosa*).

Tabla 1. Características morfológicas, reproductoras y rango altitudinal de las tres principales especies de cangrejos de río presentes en los ríos y humedales ibéricos.

| | <i>A. pallipes</i> | <i>P. clarkii</i> | <i>P. leniusculus</i> |
|---|--------------------|----------------------------------|-----------------------|
| Origen | Autóctono | Exótico | Exótico |
| Longitud máxima (mm) | 120 | 130 | 180 |
| Longevidad máxima (años) | 12 | 6 | 20 |
| Tamaño maduración (♀; mm) | 50-60 | 50-70 | 60-90 |
| Edad maduración (♀; meses) | 36-48 | 3-5 | 24-36 |
| Cópulas | Oct-Nov | May-Oct | Oct-Nov |
| Numero de huevos (rango) | 20-140 | 200-500 | 200-400 |
| Incubación (meses) | 5-8 | 0.8-1 | 5-9 |
| Número de puestas por año | Una | Hasta 2 | Hasta 2 |
| Eclósión | May - Jun | May - Jun | |
| Rango altitudinal (en Península Ibérica) | 240-1550 | 0-900 (más frecuente < 500 m) | |

Comparación de la biología y ecología de los cangrejos de río

Hábitat

En su vasta área de distribución europea el cangrejo de río (*A. pallipes*) ocupa una gran variedad de hábitats acuáticos, incluyendo ríos, arroyos, lagos y canales. Sin embargo, es probable que en la Península Ibérica siempre haya sido una especie fluvial y de tramos medios-altos (Tabla 1), estando ausentes de las zonas litorales y de los tramos bajos (Alonso *et al.* 2000). El espectacular declive poblacional sufrido por la especie en los últimos 30 años se cebó preferentemente sobre los núcleos que ocupaban altitudes medias (240 – 600 m), que hoy prácticamente han desaparecido. Las poblaciones supervivientes habitan casi en exclusiva arroyos de cabecera de aguas frías y substratos gruesos, y rara vez se extienden a lo largo de mas de 10 km de río (Gil-Sánchez y Alba-Tercedor 2002). De hecho, son frecuentes las poblaciones acantonadas en pequeños tramos de apenas unas decenas de metros y

que, por tanto, tienen un alto riesgo de desaparecer. Los cangrejos de río son exigentes en cuanto a las características de los cursos o masas de agua en los que viven, especialmente cuando lo comparamos con *P. clarkii*. Se desarrolla mejor en aguas relativamente frías y oxigenadas, y está asociado más frecuentemente a sustratos de mayor granulometría y con abundantes rocas, aunque también puede vivir en zonas más limosas y con una cierta presencia de materia orgánica.

El cangrejo rojo de las marismas prefiere aguas templadas, quietas o con poca corriente y de sustratos finos, aunque en realidad puede ocupar y proliferar en una enorme diversidad de ambientes, incluyendo lagunas, estuarios, marismas, arrozales, charcas, canales, embalses, ríos y arroyos. Excava refugios en sustratos blandos donde se entierra en períodos desfavorables (sequías, épocas frías). Este comportamiento le permite ocupar ambientes acuáticos temporales (puede resistir en seco hasta 4 meses) o sometidos a diferentes tipos de perturbación. Es resistente a la contaminación orgánica de las aguas (soporta bajas concentraciones de oxígeno disuelto) y puede vivir en un amplio rango de salinidades, incluyendo aguas salobres. De hecho, se considera que el cangrejo rojo es el cangrejo fluvial más generalista de cuantos existen en el mundo, un carácter estrechamente ligado a su apabullante éxito como especie invasora (e.g. Gherardi 2006). Se trata de un cangrejo con gran resistencia biológica y plasticidad ecológica. Sin embargo, la altitud, u otros factores que covarían con ella (temperatura, granulometría del sustrato), parecen marcar ciertos límites a la distribución del cangrejo rojo en la Península Ibérica (Tabla 1), siendo raro por encima de los 600 m y faltando por encima de los 1000 m. Los requerimientos ecológicos del cangrejo señal (*P. leniusculus*) son, sin embargo, mucho más parecidos a los de nuestro cangrejo. Aunque puede vivir en lagos y humedales, ocupa preferentemente ríos y arroyos, pudiendo prosperar a elevadas altitudes, como en el caso del cangrejo de río, lo que constituye una especie potencialmente competidora del nuestro.

Reproducción

Es en este punto donde se pueden encontrar parte de la explicación del proceso de rarefacción de nuestro cangrejo y del éxito invasor de las especies americanas: el éxito reproductor y el tiempo de maduración junto a la talla, ponen al cangrejo de río en franca desventaja frente a las otras especies (Tabla 1). El cangrejo de río ibérico tiene un único período reproductor, con las cópulas concentradas a mediados de otoño. La hembra acoge entonces

los huevos fecundados entre sus pleópodos (bajo el abdomen) y se mantiene prácticamente inactiva hasta la primavera siguiente. Los huevos no eclosionarán hasta Mayo o Junio y los juveniles se desprenden del abdomen de la madre después de la primera muda. Los individuos juveniles no serán reproductivamente activos hasta su tercer o cuarto año de vida (Holdich 2003).

El cangrejo de río y el señal, ambos miembros de la misma familia (Astacidae), y que comparten muchas características de su biología reproductiva (Tabla 1) (Holdich 2003, ISSG 2005), son típicas estrategias de la *k*, especies de crecimiento lento y maduración tardía, que invierten su esfuerzo reproductivo en una prole poco numerosa y tienen una elevada longevidad (hasta 12 años nuestro cangrejo y 20 el señal). Pese a ello, se siguen manteniendo diferencias: el cangrejo señal llega a ser 6 cm más largo, vive hasta 8 años más, alcanza la madurez sexual un año antes y pone entre 180 y 260 más huevos en cada puesta.

Sin embargo, el cangrejo rojo tiene un comportamiento reproductor bien diferente, siendo un claro estratega de la *r*, de rápido crecimiento y maduración sexual temprana, proles numerosas y longevidad reducida (Gherardi 2006, ISSG 2006). Además, los cangrejos rojos tienen una elevada plasticidad reproductiva, pudiendo adaptar sus ciclos a condiciones climáticas y ambientales muy diversas. En condiciones favorables, pueden existir hembras con huevos en cualquier época del año y algunas hembras pueden reproducirse más de una vez en una temporada. En España la reproducción parece tener dos máximos, en primavera y otoño, aunque en condiciones más restrictivas (humedales o arroyos temporales) puede concentrarse en una única época. El cangrejo rojo es mayor (es en promedio un centímetro mayor) y mucho más efectivo reproductivamente que el nuestro, madura inmediatamente (casi tres años antes), pone entre 180 y 360 huevos más por puesta y los incuba durante 1-7 meses menos.

Efecto del proceso de extinción del cangrejo de río sobre la nutria

Existen pocos estudios sobre la dieta de la nutria previos al brusco declive del cangrejo autóctono en la Península, pero éstos ponen de manifiesto el importante papel que tenía el crustáceo en su alimentación en los ríos mediterráneos. Callejo y Delibes (1985) encuentran que el cangrejo autóctono representaba el 34,6% de las presas determinadas Burgos hacia 1979-82. Nuevamente en el alto Ebro, Callejo (1984) y Callejo y Delibes (1987) encontraron que *A. pallipes* constituía entre el 30 y el 70% de las presas consumidas por la nutria

en verano. En afluentes del bajo Ebro, con muestras recogidas entre 1984 y 1988 (cuando nuestro cangrejo ya se hallaba en proceso de rarefacción), Ruiz-Olmo (1985, 1995, datos inéditos) obtiene resultados similares, suponiendo el cangrejo entre el 10 y el 25% de las presas estivales en el alto río Matarranya (Teruel) y entre el 10 y el 50% en el río Montsant (Tarragona). En la sierra de Cazorla (en el alto Guadalquivir) encontramos presencia del cangrejo en el 100% de los excrementos recolectados en otoño de 1985 ($n = 26$) (J. Ruiz-Olmo, datos inéditos). En zonas de Andalucía y en gran parte del NO de la Península, fuera del área de distribución de nuestro cangrejo, las nutrias nunca se alimentaron de ellos o, como en Galicia, lo hacían local y raramente (Callejo *et al.* 1979, Callejo 1984, López-Nieves y Hernando 1984, Adrián 1985, Callejo y Delibes 1985, Simoes-Graça y Ferrand de Almeida 1985, Adrián y Moreno 1986, Adrián y Delibes 1987). Así pues, cabe suponer que este cangrejo constituía una presa fundamental (especialmente en verano) para la nutria en gran parte de su área de distribución, especialmente en las áreas de litología calcárea y de media montaña, por encima de los 200 m hasta unos 800-1000 m.

Como era de esperar, la dieta de la nutria respondió de una forma muy sensible al proceso de extinción del cangrejo, y fue desapareciendo de su composición muy rápidamente, aunque lo hizo de una forma asincrónica, es decir, en momentos diferentes en cada lugar de España. Así por ejemplo, *A. pallipes* ya no aparecía en muestras recolectadas en diversos ríos del N.E. de la Península en los años 80 (Ruiz-Olmo, 1985), mientras que aún sigue consumiéndolo (año 2008) en algunas otras zonas (ver por ejemplo, Figs. 3 y 5).

En un estudio realizado en los ríos Matarranya, Algars (entre Teruel, Zaragoza y Tarragona) y también del Montsant (Tarragona) (Fig. 3) se pone de manifiesto la desaparición progresiva del cangrejo europeo de la dieta de la nutria. En las localidades de las que se tiene más información se puede ver que el consumo de este crustáceo sigue una tendencia decreciente aunque variable según las localidades, con una disminución muy rápida en los primeros años. Pero también se puede observar que *A. pallipes* sigue persistiendo en la dieta de la nutria en las diversas cabeceras de estos dos ríos, hasta más de 30 años después de que desapareciera en los cursos medios y bajos de esos mismos afluentes del Ebro (Fig. 3).

La situación final, sin embargo, suele ser, tarde o temprano, la total desaparición de este invertebrado en la dieta del mustélido, tal y como ha acontecido en la mayor parte de su área de distribución. En el río Estrets (pequeño afluente

oligotrófico de cabecera del Algars) el cangrejo dejó de formar parte de la dieta de la nutria en los datos del año 2002 a raíz de unas riadas catastróficas que hicieron desaparecer o enrarecer drásticamente al crustáceo, mientras que en el Algars la causa fue la extracción de agua para suministro urbano.

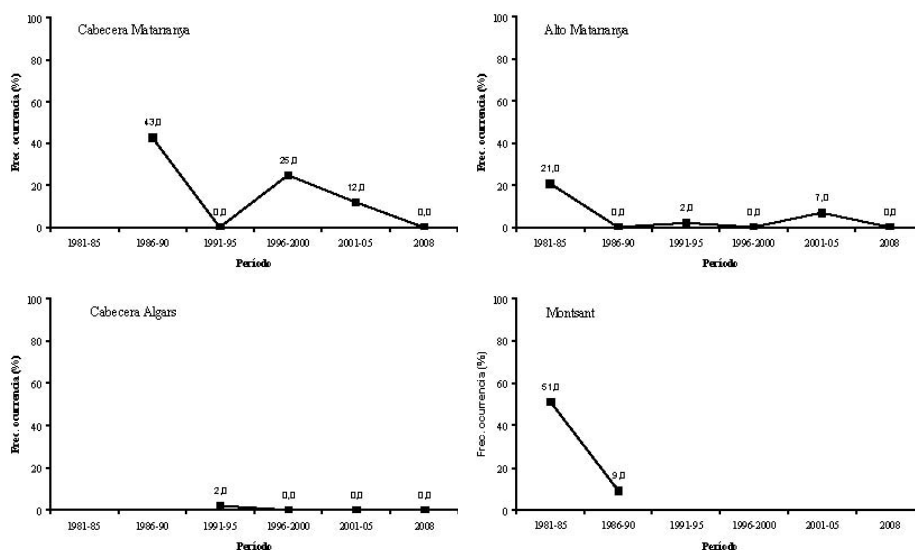


Figura 4. Evolución de la frecuencia de ocurrencia de excrementos con presencia de cangrejo autóctono (*A. pallipes*) en los ríos Matarranya (tramos de cabecera 550-800 m, y alto 440-550 m altitud), Algars (tramo de cabecera 475-700 m.) y Montsant (300-600 m).

Un ejemplo de nutrias alimentándose de cangrejo autóctono: el canal de Gavet de la Conca

Aún existen unas pocas poblaciones de nutria que subsisten gracias a la presencia de nuestro cangrejo. En el canal hidroeléctrico de Gavet de la Conca, en el Prepirineo (provincia de Lleida), utilizado por la nutria de forma permanente, se estudió la biología de este mustélido en unas condiciones especiales desde el año 2005, ya que se alimenta casi en exclusiva de este cangrejo. Al parecer el cangrejo fue “introducido” en el canal durante la década de los años 80, alcanzando una gran abundancia. Entre 2005 y 2007 se han recolectado y analizado 2.975 excrementos de nutria procedentes del canal, un 98,4% de los cuales contuvieron restos de *A. pallipes*. El cangrejo europeo alcanzó el 98,6% de las presas determinadas (n = 4.758), lo que demuestra

la casi exclusiva dependencia de esta especie. Es más, si atendemos a las variaciones estacionales, esta dependencia se mantiene de forma casi constante (Fig. 5), oscilando entre el 85,7 y el 99,7% de las presas para cada estación, aunque lo más frecuente es que supere el 95%. Este hecho adquiere mayor relevancia si consideramos que se trata de una localidad de reproducción regular de la nutria (con crías detectadas regularmente a lo largo de los años 2005, 2006 y 2007, en el tramo de 2,6 km de canal estudiado). Estos datos refuerzan la importancia que debió tener este cangrejo en el pasado en los diferentes ríos de la Península, y muy especialmente en zonas con pocos peces, al permitir la reproducción del mustélido, muy limitada por la disponibilidad de recursos alimenticios suficientes (Kruuk y Carss 1996, Ruiz-Olmo *et al.* 2001).

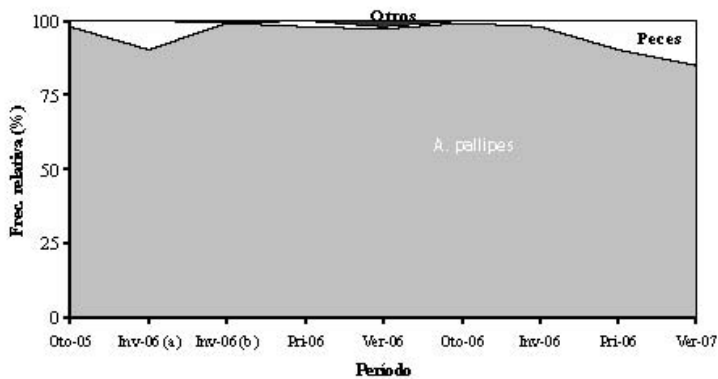


Figura 5. Variación de la dieta de la nutria desde el toño de 2005 hasta el verano de 2007 en el canal hidroeléctrico de Gavet de la Conca, provincia de Lleida, en la que se aprecia que el cangrejo autóctono *A. pallipes* es la presa casi exclusiva de este mustélido.

No es de extrañar entonces que la desaparición repentina del cangrejo europeo, previamente a la llegada del americano o en aquellas zonas donde este último no ha ocupado el nicho que dejó vacío (especialmente las más frías o de mayor altitud), tuviese un efecto sobre las poblaciones de una especie *food-limited* (limitada alimentariamente) como es la nutria (Kruuk 1995, Kruuk y Carss 1996, Ruiz-Olmo *et al.* 2001). No se dispone de información suficiente sobre este hecho, pero sí sabemos que la nutria desapareció o se hizo mucho más difíciles de detectar en diversas localidades (al menos temporalmente) justo después de la desaparición o declive de este cangrejo.

El proceso de aparición del cangrejo rojo o de las marismas: una rápida respuesta de la nutria

El proceso de aparición del cangrejo rojo o de las marismas en la dieta de la nutria ha sido el contrario al del cangrejo autóctono (e igualmente muy rápido). Introducido en las marismas del Guadalquivir hacia 1969-1973, tras cerca de 40 años, el proceso desafortunadamente no ha concluido, y este invertebrado aún sigue colonizando nuevos ríos y masas de agua ibéricas (Fig. 4).

En la Figura 6 se puede comprobar el patrón creciente del consumo de *P. clarkii* por parte de la nutria en Doñana (Huelva), del río Cinca (Huesca) y de las cuencas del Matarranya, del Algars y del Montsant (Delibes y Adrián, 1987, Ruiz-Olmo y Palazón 1997, y datos propios inéditos). El patrón es siempre similar, y se repite en cada localidad, aunque estén separadas por décadas y por cientos de kilómetros, adaptándose la nutria al consumo de esta especie con gran rapidez (aunque como se ve, puede variar un poco la velocidad en cada localidad, probablemente según la abundancia de cangrejos). En algún caso, el proceso se ha frenado temporalmente (pero no cancelado) cuando se han producido grandes perturbaciones como por ejemplo unas riadas catastróficas para a continuación recuperarse (Fig. 6). Llama la atención que en las zonas donde el cangrejo pasa a ser una presa importante para la nutria, llega a desplazar casi de forma absoluta a peces y otras presas, al menos durante el verano.

En esta obra, Clavero *et al.* (2008) recopilan hasta 200 estudios sobre la dieta de la nutria que demuestran que el cangrejo americano constituye una presa destacada en la Península Ibérica, pasando a ser una especie dominante en la mayor parte de los ambientes acuáticos de baja y media altitud. En general, los cangrejos americanos son una presa fundamental en ambientes más inestables y temporales, substituyendo a los peces, más propios de los ecosistemas estables (Clavero *et al.* 2003, Ruiz-Olmo y Jiménez en prensa).

La nutria también presenta un patrón temporal de consumo de cangrejos americanos, siendo en general capturados de forma más frecuente en verano (cuando son más activos), con mínimos durante el invierno (ver síntesis en Ruiz-Olmo y Palazón 1997, Clavero *et al.* 2008).

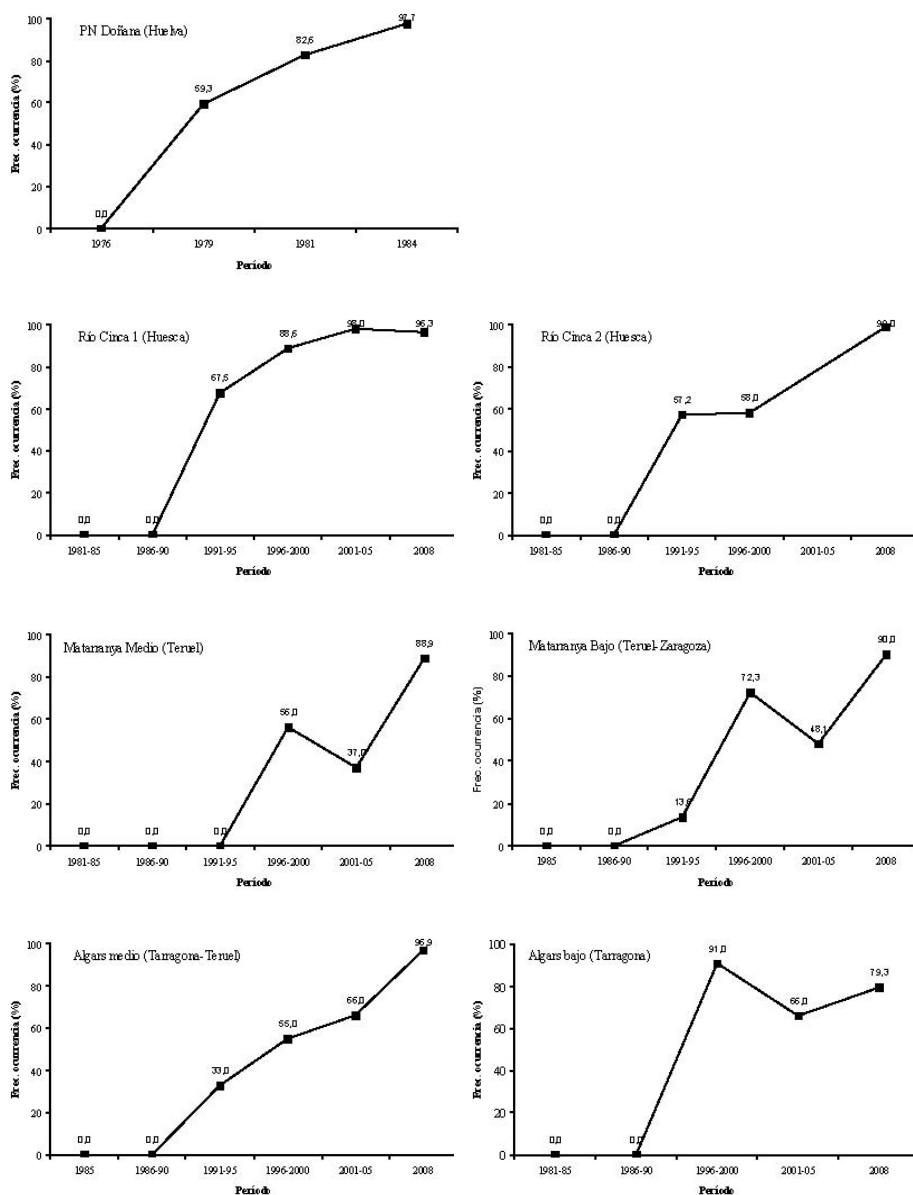


Figura 6. Evolución de la frecuencia de ocurrencia estival (% de excrementos con presencia de *P. clarkii*) en dos tramos del río Cinca (Huesca) (300-375 m de altitud), en los tramos medios (300-440 m alt.) y bajos (100-300 m) del río Matarranya, en los tramos medios (250-350 m) y bajos (100-250 m) del río Algars, y en los lucios del Parque nacional de Doñana en Huelva (Delibes y Adrián 1987, Ruiz-Olmo y Palazón 1997, y datos inéditos). Nótese el descenso en los valores del río Matarranya y Algars en el último período, relacionado con las riadas catastróficas de octubre de 2002, y con la posterior recuperación.

Los cangrejos marinos en la dieta de la nutria

Los cangrejos marinos son consumidos por las nutrias de forma habitual, pero, a diferencia de Escocia (Mainland, islas Shetland, etc.) donde los suelen comer abundantemente (Kruuk 1995), no suelen ser una presa con un gran peso en la dieta de las nutrias litorales ibéricas.

En las costas rocosas, frecuentemente más expuestas, el cangrejo más consumido es *Pachygrapsus marmoratus*, con un 2,6% en la Costa da Morte gallega (Romero 2006). En la costa rocosa expuesta del SO de Portugal, los cangrejos marinos (principalmente *P. marmoratus*, aunque también *Eriphia verrucosa*) representaron sólo el 0,5% de las presas (0,1% de la biomasa) (Beja 1995). Finalmente, en tamos rocosos de la costa andaluza, un 1,5-3,9% de las muestras de nutria contuvieron cangrejos marinos (Clavero 2003).

En las rías gallegas, la nutria llega a consumir anualmente un 8,5% de cangrejos marinos (6% de la biomasa): 3,3% *Carcinus maenas* y 2,2% *P. marmoratus* (el resto siendo indeterminado). En costas arenosas y limosas, y lagunas costeras andaluzas, Clavero (2004) encuentra entre 0 y 4,5% de las muestras con *C. maenas* en la dieta de la nutria.

La distribución y reproducción de la nutria se benefician de la presencia de cangrejos

Los cangrejos constituyen la segunda presa en importancia numérica para la nutria en las aguas continentales ibéricas (Clavero *et al.* 2008). Son, por tanto un alimento importante. Así mismo, Ruiz-Olmo y Jiménez (este volumen) concluyen que los peces consumidos por la nutria pesan por término medio entre 10 y 200 g. Sin embargo, los cangrejos suelen pesar por término medio 3-20 g (Beja 1996). Si nos fijamos en su contenido calórico, los peces oscilan entre 4,30 y 6,56 kJ/g de peso fresco, mientras que el cangrejo americano entre 3,99 y 4,10 kJ/g (los valores para *A. pallipes* son similares) (Ruiz-Olmo *et al.* 2006). Finalmente, en el caso de los cangrejos, especialmente *P. clarkii*, hace falta un esfuerzo de manipulación que lleva a desechar casi siempre las pinzas y frecuentemente la cabeza, el telsón y algunas patas, cosa que no suele suceder con ciprínidos o salmónidos, excepto si son de gran talla (Ruiz-Olmo *et al.* 1998). Estos datos nos permiten comprender el porqué de esta “segunda posición”, pero también que se trate de un recurso ventajoso cuando alcanza elevadas densidades.

En cuanto a su distribución, la comparación de las estaciones positivas para la presencia de nutria durante el Sondeo de nutria de 2004-2006 en lugares continentales con y sin cangrejos aporta datos interesantes. Aunque se han de considerar con las consiguientes reservas metodológicas ya que, (a) los porcentajes en zonas con cangrejo son para estaciones con presencia segura de cangrejo, mientras que en las zonas “sin cangrejo” se incluyen estaciones donde podían estar presentes pero no fueron detectados o anotados durante el muestreo, por tanto, se estaría probablemente sobrestimando el porcentaje de estaciones positivas en las zonas “sin cangrejo”, y (b) la probabilidad de encontrar rastros o presencia de nutria y de encontrar cangrejo son probablemente fenómenos no independientes, pudiendo estar influenciada su presencia por algunos factores compartidos.

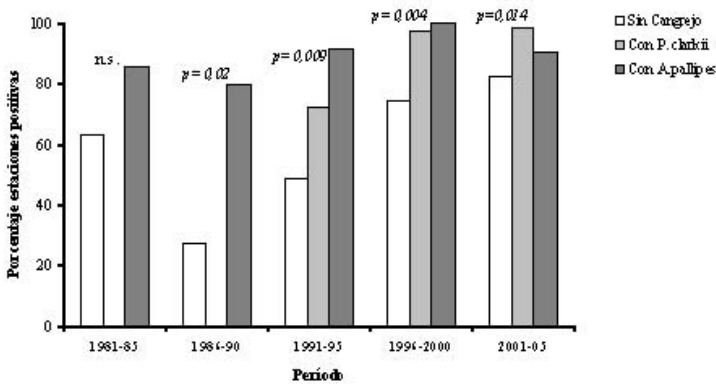


Figura 7. Comparación de la evolución diferencial del porcentaje de estaciones positivas para la presencia de nutria entre 1981 y 2005, en relación a las estaciones muestreadas en tramos sin cangrejo, con cangrejo autóctono *A. pallipes* y con cangrejo rojo americano *P. clarkii*. El cangrejo americano apareció en la cuenca en 1992. Se muestra el valor de significación de la prueba χ^2 para la comparación entre períodos.

La nutria fue encontrada en este Sondeo en un 84,2% de las estaciones en las que se encontraron señales de cangrejos (mudas, ejemplares muertos, depredaciones o restos en excrementos de depredadores) (n = 1.218), mientras que sólo fue hallada en un 59,0% de aquellas en las que no se detectó o no se anotó la presencia de cangrejos (n = 4.076), resultando las diferencias significativas ($\chi^2 = 259,81$; g.l. = 1; p < 0,0001). Los valores son interesantes al analizarlos por especies. Un 81,9% de las estaciones en zonas en las que se detectó al cangrejo rojo o de las marismas resultaron positivas (n = 41),

un 77,8% en el caso del cangrejo señal ($n = 158$) y un 93,3% en el caso del cangrejo autóctono ($n = 15$). Así pues, las nutrias fueron halladas más frecuentemente en zonas con cangrejos.

El seguimiento realizado en los ríos Matarranya y Algars nos permiten estimar el efecto de la presencia de cangrejos y su variación temporal respecto a la distribución de la nutria (Fig. 8). Durante el proceso de regresión y posterior recuperación de la nutria en esta cuenca, la nutria siempre resultó ser significativamente más frecuente tanto en las zonas con cangrejo autóctono ($\chi^2 = 13,807$; g.l. = 1; $p = 0,0002$) como en las zonas con cangrejo rojo ($\chi^2 = 35,90$; g.l. = 1; $p < 0,0001$), que en las estaciones en las que no estaba presente. La nutria, evidentemente, persistió también en los tramos sin cangrejos y se ha ido recuperado de forma paralela a la expansión del cangrejo rojo. La biomasa extra aportada por los cangrejos americanos, podría permitir a la nutria llegar a tramos y zonas donde no lo haría alimentándose en exclusiva de peces. También es cierto, que en algunas zonas sin peces, o cuando éstos son escasos, los cangrejos pueden llegar a alcanzar valores de abundancia notables. Esto es especialmente importante en zonas de cabeceras o en zonas con condiciones más inestables, donde los cangrejos suelen ser una presa que adquiere mayor importancia para la nutria frente a los peces (Clavero *et al.* 2003, Ruiz-Olmo y Jiménez, en prensa).

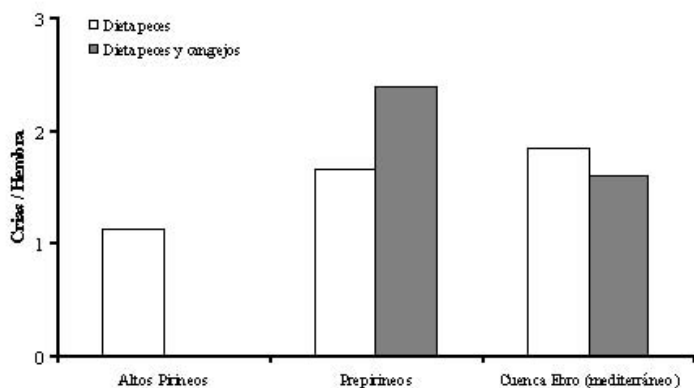


Figura 8. Éxito reproductor (estimado como la media de crías de nutria acompañando a una hembra fuera de las madrigueras: 3 – 12 meses de edad) en tres zonas del NE de España, en relación al tipo de dieta (modificado de Ruiz-Olmo *et al.* 2002, 2006).

Un ejemplo de esta situación de inestabilidad la constituyen los períodos de sequías. Los cangrejos pueden mantenerse en pozas y zonas someras con ciertas abundancias mucho más tiempo que los peces, lo que parece permitir la permanencia de las nutrias durante los períodos más extremos, hasta que los tramos son recolonizados por peces y otras presas en períodos húmedos (Ruiz-Olmo *et al.* 2007). Estas zonas pobres en peces, pero con presencia de cangrejos, se han revelado como zonas que suelen utilizar las nutrias seniles, tal y como demuestran Jiménez (2005) y Jiménez y Ruiz-Olmo (en prep.) con nutrias radiomarcadas en los ríos Bergantes, Algars y Estrets (en la zona de contacto de Castellón, Tarragona y Teruel). A menudo se trata de zonas de cabecera o alteradas (graveras) y marginales, menos utilizadas de lo esperado por otros individuos. Estas zonas con cangrejos en las que no han de disputarse la comida con otros ejemplares más jóvenes y vigorosos, les podrían permitir vivir más años.

Aunque las zonas con abundancia de peces suelen ser las preferidas por las nutrias para reproducirse (Ruiz-Olmo *et al.* 2005 a, b, Ruiz-Olmo y Jiménez, en prensa), cuando la abundancia de cangrejo es notable, las nutrias también pueden reproducirse en ellas (Saavedra 2002, Ruiz-Olmo *et al.* 2006). Por otro lado, los datos sobre reproducción obtenidos en el NE de la Península (Ruiz-Olmo *et al.* 2002, 2006) demostraron que el número de crías acompañando a hembras fuera de las madrigueras resultó ser mayor en las zonas prepirenaicas donde se alimentaban de peces y de cangrejos americanos que en las que sólo lo hacían de los primeros (Fig. 8). Sin embargo, en afluentes de la margen derecha del Ebro, en zonas mucho más secas y con fuertes variaciones de caudal por efecto de la sequía, no se observaron estas diferencias. En este caso, la explicación podría encontrarse en las fuertes restricciones en la disponibilidad de peces y de cangrejos impuestas por los períodos de sequía sin agua en los cursos.

Como se ha descrito anteriormente (Tabla 1), los requerimientos ecológicos de *P. clarkii* y *A. pallipes* difieren sensiblemente. Este último puede vivir en zonas de cabecera a mayor altitud y en aguas más frías, donde no resiste el primero. Allí donde no vive el cangrejo señal (más parecido en su requerimientos ecológicos a nuestro cangrejo), la expansión de la otra especie americana (el rojo o de las marismas) no ha reemplazado a la europea en estas zonas de cabecera, lo que implica una menor disponibilidad de biomasa de presas y, por tanto, una menor capacidad reproductora en estas zonas más altas. Ruiz-Olmo (1998) y Ruiz-Olmo *et al.* (2005b) encuen-

tran una limitación altitudinal a la capacidad reproductora de la nutria, pero estos estudios son posteriores a la regresión de *A. pallipes*. No existen datos, pero no es descartable que cuando sus poblaciones eran saludables aguas arriba, la nutria tuviese algo más de facilidad para reproducirse a mayor altitud de la que lo hace actualmente. En las zonas con presencia de *P. leniusculus* no se daría esta situación al coincidir más en hábitat con el cangrejo europeo.

Aún queda mucho por saber: ¿Cómo sería el mundo de la nutria sin cangrejos?

Los últimos estudios demuestran que los peces constituyen la categoría de presas preferida, resultando especialmente importantes durante la reproducción de la nutria (ver Introducción). Sin embargo, los cangrejos (nos referimos aquí a las diferentes especies), que son la segunda categoría de presas en importancia, pueden alcanzar importantes valores de abundancia en el medio, pudiendo permitir a la nutria llegar a valores de densidad elevados e incluso reproducirse, a veces alimentándose de ellos casi en exclusiva. Prueba de ello es que durante el proceso de recolonización, la nutria se ha extendido más rápidamente por las zonas con cangrejos que fuera de éstas.

Sin cangrejos, las nutrias seguirían viviendo en la mayor parte de la geografía española. Pero también es cierto que lo harían en menos lugares (al menos de forma permanente), con menores densidades, con menor éxito reproductor y con mayores tasas de mortalidad (por ejemplo, los ejemplares seniles tendrían menos oportunidades de sobrevivir en zonas marginales). No valoramos aquí otras posibilidades como son una peor condición física o una mayor susceptibilidad a sufrir enfermedades, entre otras, ya que no se han realizado estudios que permitan afirmarlo.

Pese a que la presencia de cangrejos exóticos es preocupante y altamente reprobable, y a que hay que dirigir los esfuerzos a recuperar a la especie autóctona y a hacer desaparecer a las especies exóticas, no es menos cierto que la nutria ha sacado un evidente partido de la expansión de estas últimas, que han reemplazado, en parte y no siempre en los mismos lugares, a nuestro cangrejo. También es cierto, que el reestablecimiento de las poblaciones de nuestro cangrejo contribuirían de forma similar a ‘ayudar’ a la nutria. El reestablecimiento de la situación original es un bonito sueño.

Bibliografía

- Adrián, M. I. (1985). *Distribución y alimentación de la nutria, Lutra lutra (L.) en Andalucía Occidental*. Tesina de Licenciatura. Universidad de Oviedo. Oviedo.
- Adrián, M. I. y M. Delibes (1987). Food habits of the otter (*Lutra lutra*) in two habitats of the Doñana National Park, SW Spain. *Journal of Zoology, London*, 212: 399-406.
- Adrián, M. I. y S. Moreno (1986). Notas sobre la alimentación de la nutria (*Lutra lutra*) en el embalse de Matavacas, Huelva. *Doñana, Acta Vertebrata*, 13: 189-191.
- Alcorlo, P., A. Baltanás, M. A. Bravo y C. Monfes (2008). El cangrejo rojo americano en el sistema socio-ecológico de Doñana. *Quercus*, 269: 34-41.
- Algarín, S. (1980). Problemática y perspectivas de la introducción del cangrejo. *Jornadas de estudio del cangrejo*. Junta de Andalucía, Sevilla. Pp: 25-31.
- Alonso, F., C. Temiño y J. Diéguez-Uribeondo (2000). Status of the white-clawed crayfish, *Austropotamobius pallipes* (Lereboullet, 1858), in Spain: distribution and legislation. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 356: 31-54.
- Beja, P. R. (1995). *Patterns of availability and use of resources by otters (Lutra lutra L.) in Southwest Portugal*. Tesis doctoral. Universidad de Aberdeen, Aberdeen.
- Beja, P. R. (1996). An analysis on otter *Lutra lutra* predation on introduced American crayfish *Procambarus clarkii* in Iberian streams. *Journal of Applied Ecology*, 33: 1156-1170.
- Beroiz, B., C. Callejas, F. Alonso y M. D. Ochando (2008). Genetic structure of Spanish white-clawed crayfish (*Austropotamobius pallipes*) populations as determined by RAPD analysis: reasons for optimism. *Aquatic Conservation*, 18: 190-201.
- Callejo, A. (1984). *Ecología trófica de la nutria Lutra lutra (L., 1758) en aguas continentales de Galicia y la Meseta Norte*. Tesis Doctoral. Universidad de Santiago de Compostela. Santiago de Compostela.
- Callejo, A. y M. Delibes (1985). Régime alimentaire de la loutre *Lutra lutra* (L.) en Espagne. *III Coll. Int. Loutre*, Estrasburgo.
- Callejo, A. y M. Delibes (1987). Dieta de la nutria *Lutra lutra* (Linnaeus, 1758) en la cuenca del alto Ebro, Norte de España. *Miscel-lania Zoologica*, 11: 353-362.
- Callejo, A., J. Guitián, S. Bas, J. L. Sánchez y A. Castro (1979). Primeros datos sobre la dieta de la nutria, *Lutra lutra* (L.) en aguas continentales de Galicia. *Doñana, Acta Vertebrata*, 6: 191-202.
- Carlton, J. T. y A. N. Cohen (2003). Episodic global dispersal in shallow water marine organisms: the case history of the European shore crabs *Carcinus maenas* and *C. aestuarii*. *Journal of Biogeography*, 30: 1809-1820.
- Clavero, M. (2004). *Ecología y conservación de la nutria y los peces continentales en pequeños arroyos del Campo de Gibraltar*. Tesis doctoral. Universidad de Huelva. Huelva.

- Clavero, M., J. Prenda y M. Delibes (2003). Trophic diversity of the otter (*Lutra lutra* L.) in temperate and Mediterranean freshwater habitats. *Journal of Biogeography*, 30: 761-769.
- Clavero, M., J. Ruiz-Olmo, M. Santos-Reis, J. Prenda, R. Romero, T. Sales-Luis, F. Blanco-Garrido, N. Pedrosa, M. Narváez, D. Freitas y M. Delibes (2008). Lo que comen las nutrias ibéricas. Pp: 345-367. En: J. M. López-Martín y J. Jiménez (eds.). *La nutria en España. Veinte años de seguimiento de un mamífero amenazado*. SECEM, Málaga.
- Correia, A. M. (2001). Seasonal and interspecific evaluation of predation by mammals and birds on the introduced red swamp crayfish *Procambarus clarkii* (Crustacea, Cambaridae) in a freshwater marsh (Portugal). *Journal of Zoology, London*, 255: 533-541.
- Delibes, M. y M. I. Adrián (1987). Effects of crayfish introduction on otter *Lutra lutra* food in the Doñana National Park, SW Spain. *Biological Conservation*, 42: 153-159.
- Delibes, M., P. Ferreras y M. C. Blázquez (2000). Why the eurasian otter (*Lutra lutra*) leaves a pond? An observational test of some predictions on prey depletion. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, 55: 57-65.
- Diéguez-Uribeondo, J. (2006). The dispersion of the *Aphanomyces astaci*-carrier *Pacifastacus leniusculus* by humans represents the main cause of disappearance of the indigenous crayfish *Austropotamobius pallipes* in Navarra. *Bulletin Français de la Pêche et la Pisciculture*, 380-81: 1303-1312.
- Diéguez-Uribeondo, J. y K. Söderhäll (1993). *Procambarus clarkii* as a vector for the crayfish plague fungus *Aphanomyces astaci*. *Aquaculture and Fishing Management*, 24: 761-765.
- Diéguez-Uribeondo, J. y K. Söderhäll (1999). RAPD evidence for the origin of an outbreak of crayfish plague in Spain. *Freshwater Crayfish*, 12: 313-318.
- Diéguez-Uribeondo, J., F. Royo, C. Souty-Grosset, A. Ropiquet y F. Grandjean (2008). Low genetic variability of the white-clawed crayfish in the Iberian Peninsula: its origin and management implications. *Aquatic Conservation*, 18:19-31.
- Edgerton, B. F., P. Henttonen, J. Jussila, A. Mannonnen, P. Paasonen, T. Taugbol, L. Edsman y C. Souty-Grosset (2004). Understanding the causes of disease in European freshwater crayfish. *Conservation Biology*, 18:1466-1474.
- García, L. (2008). *Subord. Brachyura. Fauna Ibérica*. (www.fauna-iberica.mncn.csic.es).
- Gherardi, F. (2006). Crayfish invading Europe: the case study of *Procambarus clarkii*. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 39: 175-191
- Gil-Sánchez, J. M. y J. Alba-Tercedor (2002) Ecology of the native and introduced crayfishes *Austropotamobius pallipes* and *Procambarus clarkii* in southern Spain and implications for conservation of the native species. *Biological Conservation*, 105: 75-80.

- Grandjean, F., M. Frelon-Raimond y C. Souty-Grosset (2002). Compilation of molecular data for the phylogeny of the genus *Austropotamobius*: one species or several? *Bulletin Française de la Pêche et la Pisciculture*, 367: 671–680.
- Gutiérrez-Yurrita, P. J. y C. Montes (1999). Bioenergetics and phenology of reproduction of the introduced red swamp crayfish, *Procambarus clarkii*, in Doñana National Park, Spain, and implications for species management. *Freshwater Biology*, 42: 561-574.
- Holdich, D. (2003). Ecology of the White-clawed Crayfish, Conserving Natura 2000 *Rivers Ecology Series* No. 1, English Nature, Peterborough
- ISSG (2005). *Pacifastacus leniusculus*. www.issg.org/database.
- ISSG (2006). *Procambarus clarkii*. www.issg.org/database.
- Jiménez, J. (2005). *Ecología de la nutrias en afluentes del Ebro sometidos a fuertes fluctuaciones de los recursos*. Tesis doctoral. Universidad de Valencia, Valencia.
- Kruuk, H. (1995). *Wild Otters. Predation and Populations*. Oxford University Press. Oxford.
- Kruuk, H. (2006). *Otters. Ecology behaviour and conservation*. Oxford University Press. Oxford.
- Kruuk, H. y D. N. Carss (1996). Costs and benefits of fishing by semi-aquatic carnivore, the otter *Lutra lutra*. Pp: 10-16. En: S. P. R. Greenstreet y M. L. Tasker (eds.). *Aquatic Predators and their Prey*. Fishing News Books: Oxford.
- Kruuk, H., N. D. Carss, J. W. H. Conroy y L. Durbin (1993). Otter (*Lutra lutra* L.) numbers and fish productivity in rivers in NE Scotland. *Symposium of the Zoological Society of London*, 65: 171-191.
- López-Martín, J. M., J. Jiménez y J. Ruiz-Olmo (1998). Caracterización y uso del hábitat de la Nutria *Lutra lutra* (Linné, 1758) en un río de carácter mediterráneo. *Galemys*, 10 (n.e.): 175-190.
- López-Nieves, P. y J. A. Hernando (1984). Food habits of the otter in Central Sierra Morena (Córdoba, Spain). *Acta Theriologica*, 29: 383-401.
- Martínez, R., E. Rico y F. Alonso (2003). Characterisation of *Austropotamobius italicus* (Faxon, 1914) populations in a Central Spain area *Bulletin Française de la Pêche et de la Pisciculture*, 370-371: 43-56.
- Mason, C. F. y S. M. Macdonald (1986). *Otters. Ecology and Conservation*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK.
- Molina Vázquez, F. (1984). La pesca del cangrejo rojo americano y su influencia en el entorno del Parque de Doñana. *Revista de Estudios Andaluces*, 3: 151-160.
- Romero, R. (2006). *La nutria (Lutra lutra L.) en Galicia: Distribución geográfica y ecología trófica de las poblaciones costeras*. Tesis doctoral. Universidade de Santiago de Compostela, Santiago de Compostela.
- Ruiz-Olmo, J. (1985). *Distribución, requerimientos ecológicos y alimentación de la nutria (Lutra lutra L., 1785) en el N.E. Ibérico*. Tesina de licenciatura. Universidad de Barcelona. Barcelona.

- Ruiz-Olmo, J. (1995). *Estudio Bionómico sobre la Nutria (Lutra lutra L., 1758) en Aguas Continentales de la Península Ibérica*. Tesis doctoral. Universidad de Barcelona, Barcelona.
- Ruiz-Olmo, J. (1998). Influence of altitude on the distribution, abundance and ecology of the otter (*Lutra lutra*). En: N. Dunstone y M. Gorman (eds.). *Behaviour and Ecology of Riparian Mammals. Symposia of the Zoological Society of London*, 71: 159-176.
- Ruiz-Olmo, J., A. Batet, J. Jiménez y D. Martínez (2005a). Habitat selection of Females and Small Cubs of Eurasian Otters (*Lutra lutra* L.) in Southwestern European Mediterranean Freshwater Habitats. *Lutra*, 48 (1): 45-56.
- Ruiz-Olmo, J. y J. Jiménez (en prensa). Diet diversity and breeding of top predators are determined by habitat stability and structure: a case study with the Eurasian otter (*Lutra lutra* L.). *European Journal of Wildlife Research*.
- Ruiz-Olmo, J. y J. Jiménez (2008). Nutrias en ambientes mediterráneos. Pp: 305-343. En: J. M. López-Martín y J. Jiménez (eds.). *La nutria en España. Veinte años de seguimiento de un mamífero amenazado*. SECEM, Málaga.
- Ruiz-Olmo, J., J. Jiménez y W. Chacón (2007). The importance of ponds for the otter (*Lutra lutra*) during droughts periods in Mediterranean ecosystems: A case study in Bergantes river. *Mammalia*, 71 (1-2): 16-24.
- Ruiz-Olmo, J., J. M. López-Martín y S. Palazón (2001). The influence of fish abundance on the otter (*Lutra lutra*) populations in Iberian Mediterranean habitats. *Journal of Zoology, London*, 254: 325-336.
- Ruiz-Olmo, J., F. Mañas, J. M. Olmo-Vidal y A. Batet (2006). Breeding of otters (*Lutra lutra* L.) in the Wild in the Mediterranean area. En: J. W. H. Conroy, P. Yoxon, A. C. Gutleb y J. Ruiz-Olmo (eds.). *Otter Conference*. June, 2003, Skye island, Scotland.
- Ruiz-Olmo, J., A. Margalida y A. Batet (2005b). Use of small rich patches by Eurasian Otter (*Lutra lutra*) females and cubs during the predispersal period. *Journal of Zoology, London*, 265: 339-346.
- Ruiz-Olmo, J., J. M. Olmo-Vidal, F. Mañas y A. Batet (2002). Influence of seasonality of resources on the Eurasian Otter (*Lutra lutra* L.) breeding patterns in Mediterranean habitats. *Canadian Journal of Zoology*, 80: 2178-2189.
- Ruiz-Olmo, J. y S. Palazón (1997). The diet of the European otter (*Lutra lutra* L.) in Mediterranean freshwaters habitats. *Journal of Wildlife Research*, 2: 171-181.
- Saavedra, D. (2002). *Reintroduction of the Eurasian otter (Lutra lutra) in Muga and Fluvià basins (North-Eastern Spain): viability, development, monitoring and trends of the new population*. Tesis doctoral. Universidad de Girona. Girona.
- Simoes-Graça, M.A. y F. de Ferrand de Almeida (1985). Contribuição para o conhecimento da lontra (*Lutra lutra* L.) num sector na bacia do rio Mondego. *Ciência, Biologia e Ecologia dos Systemas*, 5: 33-42.

- Souty-Grosset, C., D. M. Holdich, P. Y. Noël, J. D. Reynolds y P. Haffner (2006). *Atlas of Crayfish in Europe*. Patrimoines Naturels, 64. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris. 187 pp.
- Trontelj, P., Y. Machino y B. Sket (2005). Phylogenetic and phylogeographic relationships in the crayfish genus *Austropotamobius* inferred from mitochondrial COI gene sequences. *Molecular Phylogenetical Evolution*, 34: 212-226.