



CAPÍTULO III

LOS PROCESOS DE DESARROLLO DE LOS JUVENILES EN EL MEDIO FLUVIAL: CRECIMIENTO, BIMODALIDAD DE TALLAS, MADURACIÓN PRECOZ Y ESGUINADO

A. G. Nicieza, M. M. Toledo y F. Braña

1. INTRODUCCIÓN

El Salmón Atlántico es una especie de amplia distribución geográfica, cuyas poblaciones se han adaptado a condiciones ambientales muy diversas, lo que se refleja en la variabilidad de la extensión de la fase fluvial juvenil o de las tasas de crecimiento. La variabilidad implica también una diversificación de las modalidades de desarrollo durante ese período. En ambos sexos, pero más frecuentemente en los machos, la maduración sexual puede ocurrir en agua dulce sin pasar por una fase de crecimiento en el mar. En condiciones experimentales se ha demostrado que gran parte de esa variabilidad es resultado de la interacción de factores ambientales, entre los que el fotoperíodo, la temperatura y la disponibilidad de alimento parecen ser determinantes (VILLARREAL *et al.*, 1988; ADAMS y THORPE, 1989; THORPE *et al.*, 1989). Durante la fase de agua dulce y la transición entre los medios fluvial y marino se concentra además la fracción más importante de mortalidad prerreproductiva en el conjunto del ciclo de vida y, en consecuencia, es esperable que la selección natural pueda influir en la expresión de determinados caracteres o en el desarrollo en general.

Una parte sustancial de la investigación relativa al desarrollo juvenil ha surgido en torno a la formación de distribuciones de tamaño bimodales al final del primer período de crecimiento. Este fenómeno, asociado a la existencia de condiciones ambientales relativamente favorables para el crecimiento, consiste en que, a partir de finales de verano o principios de otoño, una parte de los juveniles se vuelven relativamente inactivos, adoptando un comportamiento de pseudohibernación que conduce a una disminución de las tasas de crecimiento, mientras que otra parte mantiene el crecimiento durante todo el invierno. La bimodalidad en crecimiento, que conduce a la formación de distribuciones bimodales de tamaños en los juveniles 0+, se detectó primeramente en trabajos realizados en condiciones controladas, en la mayoría de los casos sobre poblaciones o estirpes seleccionadas en acuicultura (ver revisión en THORPE, 1987). Posteriormente, se ha verificado este proceso en poblaciones naturales de crecimiento rápido localizadas en el sur del área de distribución de la especie (BAGLINIÈRE y MAISSE, 1985; BAGLINIÈRE y CHAMPIGNEULLE, 1986; NICIEZA *et al.*, 1991).

Los ríos cantábricos forman parte del límite meridional del área de distribución del Salmón Atlántico y en algunos de ellos se mantienen aún poblaciones importantes (ver Capítulo 2). Esto implica que las condiciones ambientales en estos ríos son muy diferentes de aquellas a las que están sometidas las poblaciones septentrionales, y los resultados obtenidos para estas últimas no se pueden extrapolar directamente (NICIEZA y BRAÑA, 1993); por otra parte, la proximidad al límite del área de distribución potencial de la especie (MACCRIMON y GOTS, 1979) podría suponer algunas ventajas en las condiciones de crecimiento y quizás en supervivencia invernal, pero también han podido existir restricciones que hayan dado lugar a soluciones adaptativas diferentes. THORPE (1986, 1989) propuso un modelo de desarrollo juvenil, específico para el Salmón Atlántico, en el que el desencadenamiento de los procesos de maduración y esguinaje (conjunto de cambios fisiológicos, morfológicos y comportamentales que propician la adaptación al medio marino) depende en último término de las condiciones ambientales.

2. INTENSIDAD DE CRECIMIENTO Y DESARROLLO DE BIMODALIDAD DE TALLAS

Dado que en el crecimiento juvenil reside probablemente una de las principales claves de todo el desarrollo posterior, con posible influencia en la edad media y la talla de esguinado, la supervivencia global juvenil y la edad de maduración, el análisis de esa fase del desarrollo puede ser altamente explicativo del conjunto del ciclo vital de la especie. Para evaluar el efecto de las condiciones de crecimiento en el medio natural sobre el proceso de bimodalidad antes descrito, hemos realizado una amplia serie de muestreos de juveniles de Salmón Atlántico mediante pesca eléctrica en varios tramos de tres ríos asturianos (Pigüeña, Narcea y Esva), tratando de analizar la evolución del desarrollo de la bimodalidad de tallas en los juveniles de edad 0+, la proporción de individuos que se inscriben en cada uno de los grupos modales y la eventual existencia de umbrales de tamaño diferentes en períodos característicos. Los tramos seleccionados presentan características bien diferenciadas en varios aspectos cuya relación con el crecimiento ha sido postulada reiteradamente: sombreado sobre el cauce por la cobertura arbórea y

el apantallamiento topográfico, densidad de macroinvertebrados bentónicos, naturaleza (caliza/silíceas) del sustrato geológico, etc. (ver REYES-GAVILÁN *et al.*, 1994).

FIGURA 3.1. Distribuciones de frecuencias de los tamaños de juveniles de Salmón Atlántico capturados en muestreos realizados en las cuencas de los ríos Narcea y Esva. Se han diferenciado los individuos en su primer período de crecimiento (convencionalmente hasta marzo del año siguiente al de nacimiento en esta figura) y en el segundo; se representan también las tallas que tendrían al final del primer período de crecimiento los salmones que están en los primeros meses del segundo, obtenidas mediante retrocálculo. (Modificado de Nicieza, Braña y Toledo, 1991).

FIGURE 3.1.-*Length frequency distribution of juvenile Atlantic salmon sampled in the basins of the rivers Narcea and Esva. We have differentiated the individuals in their first growing period (conventionally until march of the year following that of birth) and in their second growing period; we have also represents the lengths that the individuals actually being in the first few months of their second growth period, would have at the end of the first growth period, as obtained by means of back calculation from scales. (Modified from Nicieza, Braña y Toledo, 1991).*

La evolución de las distribuciones de tamaños de los juveniles capturados en esas secciones se representa en la Figura 3.1., en la que se recogen básicamente los resultados detallados en una publicación previa (NICIEZA *et al.*, 1991). El grueso de las capturas en todos los tramos está constituido por juveniles que están en su primer o segundo período de crecimiento (clases de edad O^+ y I^+), siendo los individuos más viejos preesguines de 2 años en el invierno y algunos (muy pocos) machos maduros de edad 2^+ (tres períodos de crecimiento en río). Los individuos de edad 0^+ presentan en julio y agosto distribuciones de tamaños normales y con coeficientes de variación moderados o bajos (en torno al 10%); a partir de este momento se evidencia la segregación en el proceso de crecimiento que conduce a distribuciones de tallas bimodales, bien establecidas a partir de noviembre. El seguimiento más continuo realizado en uno de los tramos (A, Río Pigüña) pone de manifiesto que los individuos de mayor tamaño desaparecen del área de estudio entre marzo y mayo. Este modelo de evolución temporal de las distribuciones de tamaños de los juveniles de edad 0^+ es plenamente compatible con el esquema propuesto por THORPE (1986, 1989): los individuos que componen el grupo modal superior esguinarán y migrarán al mar en la primavera de su segundo período de crecimiento (1^+), mientras que los integrados en el grupo modal inferior retrasarán la migración al menos un año más. En el tramo A del río Pigüña se verificó realmente, mediante retrocálculo de longitudes sobre las escamas, que todos los individuos de edad 1^+ que permanecieron en las áreas de muestreo a partir de mayo pertenecían al grupo modal inferior (NICIEZA *et al.*, 1991).

El proceso de bimodalidad se manifiesta de forma particularmente evidente en condiciones de crecimiento intermedias (p. ej., tramo A del río Pigüña, en Fig. 3.1.) ya que es en esa situación cuando el número de individuos inscrito en cada uno de los grupos modales es más semejante. Por el contrario, en los tramos de crecimiento más intenso (tramo B del río Pigüña) o más lento (tramo C, río Esva), el hecho de que la mayor parte de los individuos se inscriban, respectivamente, en los grupos modales superior e inferior, oscurece considerablemente la expresión de la bimodalidad. Si admitimos que la longitud alcanzada al final del primer período de crecimiento puede ser una expresión aceptable de la intensidad de crecimiento en cada tramo, resulta que la proporción de peces que integran el grupo modal superior (y, por consiguiente, la proporción de esguines de un año) aumenta con la intensidad de crecimiento. Para el grupo modal inferior, los rangos de variación en longitud correspondientes a diferentes cohortes son prácticamente coincidentes. Las diferencias en crecimiento entre algunas secciones próximas parecen deberse a diferencias en la disponibilidad de alimento, como consecuencia del diferente grado de sombreado u otros factores. Estos resultados concuerdan notablemente con el modelo propuesto por THORPE (1986) y con las conclusiones de estudios experimentales previos, en los que se encontraba que la proporción de juveniles guardaba una relación directa con las condiciones ambientales (SKILBREI, 1988; VILLARREAL *et al.*, 1988; THORPE *et al.*, 1989; STEWART *et al.*, 1990). En la Figura 3.2. hemos pretendido esquematizar el desarrollo del proceso descrito bajo tres regímenes de crecimiento bien diferenciados; la proporción de individuos que esguinan con un año de edad varía esencialmente en función de la intensidad del crecimiento, pero el tamaño medio de los esguines sólo sería ligeramente superior en las mejores condiciones.

FIGURA 3.2. Representación esquemática de la resolución del proceso de crecimiento bimodal de los juveniles de salmón bajo tres regímenes diferentes de crecimiento ($A < B < C$), desde el verano del año de nacimiento (X) hasta el esguinado. En las mejores condiciones de crecimiento (C) la proporción de individuos en el grupo modal superior en el otoño es muy alta, y también lo es, en consecuencia, la proporción de esguines de un año. Sin embargo, las tallas medias de los grupos modales no difieren apenas, y el tamaño de los esguines de uno o dos años (uno o dos asteriscos) sólo es ligeramente inferior en las condiciones más desfavorables (A).

FIGURE 3.2. Schematic representation of the likely evolution of the bimodal growth process under three contrasting growth conditions ($A < B < C$), from the summer of the birth year (X) until smolting. In the best growth conditions (C) the proportion of individuals included in the upper modal group in autumn, and therefore the proportion of one-year-old smolts, would be exceedingly high. However, mean size of individuals in modal groups hardly differ, and size of smolt of one or two years (one or two asterisks) is only slightly lower in the poorest growth conditions (A).

Las distribuciones de las tallas retrocalculadas al final del primer período de crecimiento (en río) para los salmones anadromos de 1 y 2 años de río capturados en el Narcea durante 1987 corroboran el esquema anterior (NICIEZA *et al.*, 1991). De un total de 775 individuos capturados sólo 18 habían pasado 2 años en agua dulce y el resto tenían 1 año de río (97,6% de la captura total en 1987), lo que posiblemente constituye una de las referencias más extremas para poblaciones naturales (BAGLINIÈRE *et al.*, 1987; METCALFE y THORPE, 1990; ver referencia a otros años y otros ríos cantábricos en el Capítulo 2). La distribución de frecuencias de las tallas retrocalculadas para el primer invierno en el río de los adultos que habían esguinado con un año coincide muy aceptablemente con las distribuciones de tallas observadas en los muestreos de juveniles para los individuos inscritos en el grupo modal superior; esto representa una nueva validación de la relación entre crecimiento y esguinado anteriormente descrita. El 94% de los adultos 1.X habían superado los 100 mm. de longitud furcal al final de su primer período de crecimiento en el río, siendo las tallas extremas en el momento del esguinaje 100 y 215 mm. (el 92% de los individuos está en el intervalo 130-200 mm.). Aunque estas distribuciones corresponden a distintas cohortes, no parece que existan diferencias importantes entre años. Por su parte, las distribuciones de longitudes retrocalculadas al primer invierno de río para los salmones 2.X aparecen claramente segregadas de las anteriores (rango: 56,1-120,7 mm) y se corresponden con las observadas para los juveniles 0^+ del grupo modal inferior. Esto puede indicar que los juveniles tienen que alcanzar un tamaño mínimo, que para el Narcea resultaría de algo más de 100 mm. en invierno, antes de iniciar los cambios fisiológicos y morfológicos inherentes al esguinaje.

Existe aún cierta controversia en relación al momento a partir del cual se cierra la posibilidad de entrar en el grupo modal superior. Los resultados de un número apreciable de trabajos sugieren que la estructura modal podría quedar definitivamente fijada desde mediados o finales del verano (VILLARREAL *et al.*, 1988; METCALFE *et al.*, 1989; WRIGHT *et al.*, 1990). Sin embargo, en otros estudios se ha demostrado que la estructura modal puede ser modificada mediante manipulación ulterior de las condiciones ambientales (STEFANSSON *et al.*, 1989; STEWART *et al.*, 1990). En este sentido, también se han aportado evidencias de que, una vez superado un tamaño crítico a lo largo del invierno, los juveniles experimentan un proceso de aceleración del crecimiento, iniciándose a continuación los cambios asociados al esguinaje (KRISTINSSON *et al.*, 1985; SKILBREI, 1988; DUSTON y SAUNDERS, 1992; WHITESEL, 1993). En resumen, aunque el proceso de segregación parece comenzar hacia la mitad del verano, la posibilidad de entrar en el grupo modal superior y esguinar en la primavera siguiente podría permanecer abierta aún durante varios meses.

La migración de los esguines parece iniciarse hacia el final del invierno, afectando en primer lugar a los ejemplares de mayor edad y talla. Así, por ejemplo, en los muestreos realizados en el río Pigüña (Fig. 3.1.) la abundancia de juveniles con dos períodos de crecimiento completos se reduce drásticamente entre diciembre de 1988 y marzo de 1989, y los escasos individuos de edad 2 capturados en marzo (juveniles de edad 1^+ en diciembre) presentaban todas las características externas de esguinaje. Esto sugiere que el grueso de la migración de los esguines de 2 años ocurre antes de mediados de marzo y, de hecho, en mayo ya no aparecen juveniles de esa clase de edad en las muestras. En la serie de muestreos realizados en el río Pigüña, la longitud media de los juveniles 1^+ (0^+ en diciembre) aumenta entre mayo y agosto, pero no entre marzo y mayo (incluso se observa una leve disminución) ni entre agosto y diciembre (NICIEZA *et al.*, 1991). Sin embargo, al examinar las escamas se encontró que el segundo período de crecimiento ya había comenzado en marzo, y mediante retrocálculo se comprobó que el incremento medio en longitud desde el final del primer período de crecimiento aumentaba rápida y regularmente entre marzo y agosto para permanecer a continuación prácticamente invariable hasta diciembre (NICIEZA *et al.*, 1991). Esto demuestra que la aparente falta de crecimiento entre marzo y mayo se debe en realidad a que los juveniles esguinan y abandonan sus áreas de residencia a medida que alcanzan un determinado tamaño. A partir de agosto, el crecimiento de los juveniles 1^+ es prácticamente nulo, pero en este caso parece tratarse realmente de una detención del crecimiento. La confirmación de esta hipótesis se obtuvo retrocalculando para diferentes muestras la longitud furcal al final del primer período de crecimiento. La longitud al final del primer invierno tomaba valores claramente superiores en la muestra de marzo (por encima de 100 mm.), permaneciendo casi constante para todas las muestras posteriores (70-75 mm. en mayo, agosto y diciembre).

Este patrón se verificó nuevamente en la primavera de 1990: no se detectaron diferencias en la longitud media entre los juveniles 1^+ capturados en marzo y mayo ($116,6 \pm 21,5$ mm. y $118,3 \pm 8,5$ mm., respectivamente); sin embargo,

los incrementos medios en longitud desde el invierno obtenidos mediante retrocálculo son mayores a medida que se avanza en la estación de crecimiento (marzo: $34,5 \pm 6,3$ mm.; mayo: $41,5 \pm 5,9$ mm.). Sobre la muestra de marzo de 1990 se realizó un análisis más detallado tras separar grupos de peces según el tipo de pigmentación que presentasen. Todos los juveniles con apariencia de esguines pertenecían al grupo modal superior (longitud furcal > 125 mm.) y prácticamente todos los peces que aún conservaban marcas verticales y coloración de «pinto» bien definida estaban en el grupo modal inferior. Las longitudes retrocalculadas al primer invierno para los juveniles con aspecto de esguín fueron significativamente mayores que las de los restantes juveniles. Estos resultados sugieren que los individuos que permanecen en el río durante el mes de mayo retrasarán probablemente su migración como esguines hasta el siguiente año.

El esquema descrito anteriormente para la población de salmón del río Narcea, en el que los peces de mayor tamaño (y de más edad, en su caso) son los primeros en esguinar, se verificó inicialmente en estirpes cultivadas (JOHNSTON y EALES, 1970; VIRTANEN, 1987; HANSEN *et al.*, 1989). Al igual que en otras poblaciones naturales estudiadas previamente (BAGLINIÈRE y CHAMPIGNEULLE, 1986; BAGLINIÈRE *et al.*, 1987; CHADWICK y LEGER, 1986), los esguines de 2 años son de mayor tamaño que los 1^+ y consecuentemente los primeros en adquirir la morfología y pigmentación características (JOHNSTON y EALES, 1970) e iniciar la migración hacia el mar.

En resumen, el proceso de esguinaje y la migración hacia el mar se inician a finales del invierno, probablemente desde febrero, para los esguines de 2 años y los de mayor tamaño de la moda superior, y en los tramos estudiados el proceso parece haber finalizado en mayo. La longitud media de los esguines parece ser un parámetro relativamente estable dentro de cada población (ver RANDALL *et al.*, 1986; CUNJAK *et al.*, 1989). El análisis de las escamas de los salmones anadromos de 1 año de río revela que, aunque la longitud media al final del primer período de crecimiento varía significativamente entre años, la talla de esguinaje permanece casi constante. De este modo, el tamaño de los esguines parece estar relativamente fijado a nivel de población, mientras que la talla alcanzada al final del último período de crecimiento en el río presenta oscilaciones más pronunciadas en respuesta a variaciones locales o temporales en las condiciones de crecimiento. En la mayoría de las poblaciones de Salmón Atlántico, incluidas las analizadas en este trabajo, la talla media de los esguines está comprendida en el intervalo 130-180 mm. (WEDEMEYER *et al.*, 1980; BAILEY *et al.*, 1980; SAUNDERS *et al.*, 1982; MCCORMICK *et al.*, 1985; BAGLINIÈRE y CHAMPIGNEULLE, 1986; BAGLINIÈRE *et al.*, 1987; VIRTANEN, 1988; LUNDQVIST *et al.*, 1988; CUNJAK *et al.*, 1989; O'CONNELL y GIBSON, 1989). Sin embargo, como sucede con el tamaño crítico para entrar en el grupo modal superior, la talla de esguinaje varía entre poblaciones, y no son inusuales las referencias de ríos en los que los esguines son considerablemente más pequeños (THORPE *et al.*, 1980; MCCORMICK *et al.*, 1985; DUTIL y COUTU, 1988). En general, se observa una relación directa entre el tamaño crítico para entrar en el grupo modal superior y la talla de esguinaje característicos de cada población. Los resultados anteriores indicarían que la población de Salmón Atlántico del río Narcea presenta una talla óptima de esguinaje en el intervalo 155-175 mm., con una longitud crítica de 130 mm.; los individuos que no alcanzan esta talla durante el período favorable para el esguinaje retrasarán al menos un año su migración hacia el mar. El umbral de entrada en el grupo modal superior, al contrario de lo que ocurría entre poblaciones, no parece variar, dentro de un mismo río, entre secciones que difieren con respecto a las condiciones de crecimiento.

3. MADURACIÓN PRECOZ

Aun cuando la mayor parte de las poblaciones de Salmón Atlántico presentan ciclos anadromos bien establecidos, la maduración en la fase fluvial previa al esguinado de algunos individuos es una característica prácticamente universal, especialmente en lo que respecta a los machos (MYERS *et al.*, 1986). Este fenómeno ha sido señalado también en los ríos cantábricos, en donde afecta básicamente a los machos de edad 0^+ y 1^+ (NICIEZA, 1993). En el Capítulo 7 se presenta una descripción más detallada de la incidencia de la llamada «maduración precoz» en los machos; nos limitaremos a aportar aquí una breve referencia sobre aquellos aspectos que se relacionan o interfieren con otros procesos del desarrollo juvenil.

En noviembre, la proporción de sexos en la clase de edad 1^+ se aproxima a 1:1, aunque está algo desplazada a favor de los machos. Éstos constituyen el 56,5% y 50,0% de los efectivos en las muestras de 1988 y 1989, respectivamente, y en su mayor parte son individuos maduros (ver Capítulo 7). Esta clase de edad apenas está representada en las muestras de marzo (ya en edad 2). La desaparición de este grupo en primavera no puede ser atribuida a una mortalidad elevada de los machos maduros asociada a su participación en la reproducción, puesto que entre los individuos de esa edad hay una proporción considerable de hembras que apenas en ningún caso se reproducen.

Para los machos, de edad 0^+ la frecuencia de maduración es mucho menor y más variable, especialmente en las zonas de crecimiento lento (ver Capítulo 7). La maduración de los machos durante la fase fluvial parece estar relacionada con el nivel de engrasamiento alcanzado en la primavera anterior a la reproducción (ROWE *et al.*, 1991); esto no excluye el control genético puesto que cada población puede mantener un nivel umbral característico. De esta forma se explicaría la correlación positiva entre las tasas de crecimiento y las de maduración (ROWE y THORPE, 1990; PREVOST *et al.*, 1992). De acuerdo con todo esto, en el río Pigüña la incidencia de la maduración precoz fue mayor en la zona de crecimiento rápido (Fig. 3.3.). Esto ha sido constatado en otras poblaciones (BAGLINIÈRE y MAISSE, 1985; BAGLINIÈRE y CHAMPIGNEULLE, 1986; PREVOST *et al.*, 1993), en donde tanto el crecimiento como las tasas de maduración son más altas en el curso principal y curso bajo que en los tributarios y zonas altas. En las zonas caracterizadas por un crecimiento menor, los machos maduros suelen encontrarse en los dos grupos modales, si bien parece que, en general, éstos tienden a ser algo más abundantes en el grupo modal inferior. La existencia de bimodalidad en crecimiento no guarda relación causal con el proceso de maduración sexual de los juveniles, puesto que tanto los machos maduros como las hembras y machos inmaduros se encontraron repartidos a lo largo de todo el rango de tamaños observado.

FIGURA 3.3. Posición de los machos sexualmente maduros y de los individuos inmaduros (machos y hembras) en las distribuciones de tamaños de los «juveniles» de salmón en varios tramos de los ríos Pigüña y Esva. El estado de maduración se determinó, en general, según hubiese o no emisión de esperma por presión hacia atrás en los flancos. Cotejando los histogramas con la Figura 3.1. puede obtenerse una referencia de la edad de los ejemplares en la mayor parte de las muestras.

FIGURE 3.3. *Position of the mature males and the immature individuals (both males and females) into the size distribution of «juvenile» Atlantic salmon in several sections of the rivers Pigüña and Esva. The maturation status was determinate in most cases by checking for sperm emission after a gentle pressure in the abdomen sides. Age of individuals can be assessed in most samples by confronting the histograms in this figure with that in Figure 3.1.*

4. DIFERENCIAS ENTRE POBLACIONES

La variabilidad de los parámetros que definen el ciclo de vida del Salmón Atlántico se ha relacionado con variaciones en las condiciones ambientales (SCHAFFER y ELSON, 1975; METCALFE y THORPE, 1990). Puesto que tanto la «oportunidad de crecimiento» como otras condiciones que afectan a la supervivencia (p. ej., mortalidad asociada a la permanencia invernal en el río, intensidad de predación en estuario y zona costera, o distancia a las zonas de alimentación) difieren sensiblemente entre ríos, cabe esperar que exista una cierta variabilidad interpoblacional en cuanto a la talla de esguinaje. Por el contrario, las condiciones ambientales en que se desenvuelve cada población son considerablemente más homogéneas y esta situación podría dar lugar a la selección de un óptimo en el tamaño de esguinaje, que podría variar entre poblaciones (NICIEZA y BRAÑA, 1993). En consecuencia, si, como se deduce de lo expuesto en apartados anteriores, el proceso de bimodalidad está relacionado con la consecución de ese tamaño óptimo dentro de un período concreto, los parámetros clave del patrón de crecimiento bimodal deberían también ser característicos de cada población. En varios estudios se ha demostrado que el umbral de longitud para entrar en el grupo modal superior (GMS), el intervalo de separación entre grupos modales y la cronología del proceso de segregación difieren entre familias dentro de poblaciones (p. ej., THORPE *et al.*, 1980; HANKE *et al.*, 1989; STEFANSSON *et al.*, 1990), pero la información relativa a diferencias entre poblaciones procede de la comparación de los resultados obtenidos en estudios independientes (THORPE, 1977; BAILEY *et al.*, 1980; KRISTINSSON *et al.*, 1985; SKILBREI, 1988; SAUNDERS *et al.*, 1989; HANKE *et al.*, 1989; STEWART *et al.*, 1990; NICIEZA *et al.*, 1991; HEGGENES y METCALFE, 1991; DUSTON y SAUNDERS, 1992) y en consecuencia no permite discernir los efectos genéticos de los puramente ambientales.

Para determinar si la variabilidad observada entre poblaciones con respecto al desarrollo de bimodalidad era el resultado de una diferenciación genética, o si, por el contrario, eran las condiciones ambientales y la plasticidad fenotípica quienes determinaban la expresión de las distintas alternativas de desarrollo, se compararon bajo las mismas condiciones de fotoperíodo, temperatura y alimentación, el crecimiento, las tasas de supervivencia, la proporción de peces en cada grupo modal y el intervalo de separación entre modas, en dos poblaciones ampliamente separadas sobre la escala latitudinal (Río Narcea, Asturias, 43° N, y Río Shin, Escocia, 58° N). Estos ríos representan situaciones contrastadas en cuanto a condiciones de crecimiento (p. ej., temperatura media y duración del período de crecimiento anual) que pueden haber favorecido la divergencia genética.

Al inicio del experimento (16 de julio) no se detectaron diferencias significativas en tamaño entre poblaciones y las distribuciones de tamaños fueron unimodales y normales (Fig. 3.4.). Sin embargo, en diciembre los juveniles del

Shin son mayores que los del Narcea, manteniéndose diferencias en este mismo sentido hasta el final del período de muestreo, en abril. A partir de diciembre aparecen claramente segregados dos grupos de tamaño, que forman a finales de febrero dos distribuciones normales perfectas. El proceso de segregación parece tener lugar en un momento más temprano en la población del Shin, donde es fácil reconocer los dos grupos modales en diciembre, mientras que para el Narcea no se observa un grado de segregación similar hasta febrero (Fig. 3.4.).

FIGURA 3.4. Evolución de las distribuciones de frecuencias de las tallas de los juveniles de Salmón Atlántico de los ríos Shin (Escocia) y Narcea (Asturias) en tres etapas clave del desarrollo: la fase unimodal, el inicio de la diferenciación y la consolidación de la segregación en dos grupos modales.

FIGURE 3.4.-*Evolution of length frequency distribution of juvenile Atlantic salmon from the rivers Shin (Scotland) and Narcea (Asturias) in three key developmental stages: the unimodal phase, the starting of the differentiation process, and the consolidation of the segregation of two modal groups.*

FIGURA 3.4 (cont.).-Evolución de las distribuciones de frecuencias de las tallas de los juveniles de Salmón Atlántico de los ríos Shin (Escocia) y Narcea (Asturias) en tres etapas clave del desarrollo: la fase unimodal, el inicio de la diferenciación y la consolidación de la segregación en dos grupos modales.

FIGURE. 3.4.-*Evolution of length frequency distribution of juvenile Atlantic salmon from the rivers Shin (Scotland) and Narcea (Asturias) in three key developmental stages: the unimodal phase, the starting of the differentiation process, and the consolidation of the segregation of two modal groups.*

Las tasas específicas de crecimiento alcanzaron valores máximos entre julio y noviembre y fueron más altas para los peces del río Shin independientemente de a qué grupo modal pertenecieran. No se detectó ninguna relación entre los rangos de densidad y crecimiento. En febrero, cuando los grupos modales aparecen totalmente separados, el intervalo de separación se sitúa entre los 90 y 95 mm. en las balsas del Narcea y entre los 100 y 105 mm. en las del Shin. Un desfase similar se verificó entre los intervalos modales de ambas poblaciones. Los valores modales de los GMI, casi constantes durante el período noviembre-marzo, se localizaron sobre los intervalos 80-85 mm. y 90-95 mm. para las distribuciones del Narcea y del Shin, respectivamente. A diferencia de lo que ocurre en el GMI, los intervalos modales superiores se desplazan hacia valores superiores durante el invierno (de diciembre a febrero, Fig. 3.4.); a finales de febrero fueron 110-115 mm. (Narcea) y 125-130 mm. (Shin). A pesar de que los salmones procedentes del río Shin fueron mayores todo el seguimiento, en las muestras de esguines 1^+ (junio 1992) resultan significativamente mayores los Narcea (Longitud furcal; Shin: $144,4 \pm 11,2$ mm.; Narcea: $154,8 \pm 13,3$ mm.). Se trataría, en apariencia, de un crecimiento diferencial de tipo «compensatorio», (ver Capítulo 4), pero no es posible confirmar esta interpretación o atribuir a este hecho un significado definitivo, ya que se produjeron episodios de alta mortalidad de esguines durante fases de deshielo intenso en primavera que pueden haber sido selectivas en cuanto a tamaño y población y, por tanto, determinantes a este respecto.

Existen, por tanto, algunas diferencias entre los patrones de crecimiento juvenil de los salmones de los ríos Narcea y Shin, incluso cuando se desarrollan en condiciones estrictamente iguales; en primer lugar, los intervalos modales y el corte entre grupos de las distribuciones de frecuencias de tallas de los juveniles 0^+ del río Shin están desplazados aproximadamente 10 mm. con respecto a los del Narcea. Por otra parte, el incremento en longitud correspondiente al período de máximo crecimiento es mayor para los peces del Shin. Además, el proceso de segregación aparece con cierto retraso en la población del Narcea. Estas diferencias demuestran que la variabilidad interpoblacional en el umbral -ya sea un tamaño mínimo o un balance metabólico- para entrar en el GMS e iniciar el proceso de esguinaje tiene una componente genética, y sugieren que dichos umbrales son específicos de cada población. La segregación de los grupos modales se produjo fundamentalmente en el período de máximo crecimiento (julio-noviembre), y continuó en menor grado hasta finales de diciembre. El hecho de que los intervalos de ruptura de las distribuciones sean más altos en los grupos en que el crecimiento fue también más rápido, podría revelar la existencia de una relación causal entre esos parámetros. Sin embargo, HANKE *et al.* (1989), observaron que la tasa de crecimiento y la proporción de peces que superan un umbral de tamaño y entran en el GMS dependían del régimen de fotoperíodo al que eran sometidos los juveniles (ver también, STEWART *et al.*, 1990) que, sin embargo, no afectaba a los intervalos de separación. La misma conclusión puede derivarse de los resultados obtenidos por STEFANSSON *et al.* (1990).

En estudios previos se ha demostrado que incluso bajo condiciones controladas e idénticas para todos los grupos, las tasas de crecimiento de los juveniles varían entre poblaciones (NAEVDAL *et al.*, 1979). Por otra parte, se ha sugerido que las poblaciones de zonas frías, para las que además suele superponerse un efecto de acortamiento de la

estación de crecimiento, podrían haber desarrollado ciertos mecanismos de compensación como adaptación a esas condiciones (JENSEN y JOHNSEN, 1986; CONOVER y PRESENT, 1990). En este sentido, una de las vías por medio de las cuales los juveniles del Shin logran tasas de crecimiento más altas parece ser el aumento de la eficiencia de digestión, en particular mediante la reducción del tiempo de tránsito del alimento a través del tracto digestivo (datos propios inéditos).

En conclusión, los resultados presentados en este apartado documentan diferencias genéticas en los patrones de crecimiento bimodal de dos poblaciones que presumiblemente han evolucionado bajo condiciones ambientales muy contrastadas en lo que respecta a la fase fluvial. El tamaño de los esguines y el tiempo de migración son probablemente los dos factores que más determinan la supervivencia en el medio marino, como demuestra el éxito de los modelos de superficies de respuesta cuando se incluyen estos como variables predictoras (BILTON *et al.*, 1982; LUNDQVIST *et al.*, 1988; BERGLUND *et al.*, 1992). En consecuencia, los umbrales o tamaños críticos parecen estar ajustados en cada población, de forma que los juveniles que no alcanzan un tamaño adecuado dentro del tiempo óptimo de migración, reducen su actividad durante los períodos más desfavorables.

BIBLIOGRAFÍA

- Adams, C. E., y Thorpe, J. E. (1989): «Photoperiod and temperature effects en early development and reproductive investment in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.)». *Aquaculture*, 79: 403-409.
- Baglinière, J. L.; Prouzet, P.; Porcher, J. P.; Nihourn, A., y Maisse, G. (1987): «Caractéristiques générales des populations de saumon atlantique (*Salmo salar* L.) des rivières du Massif armoricain», pp. 23-37, en *Restauration des rivières à saumons*, M. Thibault y R. Billard (eds.) INRA, París.
- Baglinière, J. L., y Maisse, G. (1985): «Precocious maturation and smoltification in wild Atlantic salmon in the Armorican massif, France». *Aquaculture*, 45: 249-263.
- Baglinière, J. L., y Champigneulle, A. (1986): «Population estimates of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*, as indices of smolt production in the R. Scorff, Brittany». *J. Fish Biol.*, 29: 467-482.
- Bailey, J. K.; Saunders, R. L., y Buzeta, M. L. (1980): «Influence of parental smolt age and sea age on growth and smolting of hatchery-reared Atlantic salmon (*Salmo salar*)». *Can. J. Fish Aquat. Sci.*, 37: 1379-1386.
- Berglund, I.; Schmitz, M., y Lunqvist, H. (1992): «Seawater adaptability in Baltic salmon (*Salmo salar*): a bimodal smoltification pattern in previously mature males». *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 49: 1097-1106.
- Bilton, H. T.; Alderdice, D. F., y Schnute, J. T. (1982): «Influence of time and size at release of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) on returns at maturity». *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 39: 426-442.
- Conover, D. O., y Present, T. M. C. (1990): «Countergradient variation in growth rate: compensation for length of the growing season among Atlantic silversides from different latitudes». *Oecologia*, 83: 316-324.
- Cunjak, R. A.; Chadwick, E. M. P., y Shears, M. (1989): «Downstream movements and estuarine residence by Atlantic salmon parr (*Salmo salar*)». *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 46: 1466-1471.
- Chadwick, E. M. P., y Leger, C. E. (1986): «Avalaison des tacons (*Salmo salar* L.) dans une petite rivière de Terre-Neuve». *Naturaliste canadien*, 11: 55-60.
- Duston, J., y Saunders, R. L. (1992): «Effects of 6-, 12-, and 18-month photoperiod cycles on smolting and sexual maturation in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*)». *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 49: 2273-2280.
- Dutil, J. D., y Coutu, J. M. (1988): «Early marine life of Atlantic salmon, *Salmo salar*, postsmolts in the northern Gulf of St. Lawrence». *Fishery Bulletin*, 86: 197-212.
- Hanke, A. R.; Friars, G. W.; Saunders, R. L., y Terhune, J. M. (1989): «Family x photoperiod interaction on growth in juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*». *Genome*, 32: 1105-1112.
- Hansen, L. P.; Jonsson, B.; Morgan, R. I. G., y Thorpe, J. E. (1989): «Influence of parr maturity on emigration of smolting Atlantic salmon (*Salmo salar*)». *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 46: 410-415.

- Hegggenes, J., y Metcalfe, N. B. (1991): «Bimodal size frequency distributions in wild juvenile Atlantic salmon populations and their relationship with age at smolt migration». *J. Fish Biol.*, 39: 905-907.
- Jensen, A. J., y Johnsen, B. O. (1986): «Different adaptation strategies of Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations to extreme climates with special reference to some cold Norwegian rivers». *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43: 980-984.
- Johnston, C. E., y Eales, J. G. (1970): «Influence of body size on silvering of Atlantic salmon (*Salmo salar*) at parr-smolt transformation». *J. Fish. Res. Board Can.*, 27: 983-987.
- Kristinsson, J. B.; Saunders, R. L., y Wiggs, A. J. (1985): «Growth dynamics during the development of bimodal length-frequency distribution in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*)». *Aquaculture*, 45: 1-20.
- Lundqvist, H.; Clarke, W. C., y Johansson, H. (1988): «The influence of precocious sexual maturation on survival to adulthood of river stocked Baltic salmon, *Salmo salar*, smolts». *Holarctic Ecology*, 11: 60-69.
- MacCrimmon, H. R., y Gots, B. L. (1979): «World distribution of Atlantic salmon, *Salmo salar*». *J. Fish. Res. Board Can.*, 36: 422-457.
- McCormick, S. D.; Naiman, R. J., y Montgomery, E. T. (1985): «Physiological smolt characteristics of anadromous and non-anadromous brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and Atlantic salmon (*Salmo salar*)». *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42: 529-538.
- Metcalfe, N. B., y Thorpe, J. E. (1990): «Determinants of geographical variation in the age of seaward-migrating salmon, *Salmo salar*». *J. Atzim. Ecol.*, 59: 135-145.
- Metcalfe, N. B.; Huntingford, F. A., y Thorpe, J. E. (1988): «Feeding intensity, growth rates, and the establishment of life-history patterns in juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*». *J. Anim. Ecol.*, 57: 463-474.
- Myers, R. A.; Hutchings, J. A. y Gibson, R. J. (1986): «Variation in male par maturation within and among populations of Atlantic salmon, *Salmo salar*». *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43: 1242-1248.
- Nævdal, G.; BJERK, O.; HOLM, M.; LEROY, R., y Møller, D. (1979): «Growth rate and age at sexual maturity of Atlantic salmon smoltifying aged one and two years». *Fiskeridirektoratets Skrifter Serie Havundersokelser*, 17: 11-17.
- Nicieza, A. G. (1993): «Estrategias de desarrollo y reproducción en el Salmón Atlántico». Tesis Doctoral, Universidad de Oviedo.
- Nicieza, A. G., y Braña, F. (1993): «Compensatory growth and optimum size in one-year old smolts of Atlantic salmon (*Salmo salar*)», pp. 225-237, en *Production of juvenile Atlantic salmon, Salmo salar, in natural waters*, R. J. Gibson y R. E. Cutting (ed.). *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, 118.
- Nicieza, A. G.; Braña, F., y Toledo, M. M. (1991): «Development of length-bimodality and smolting in wild stocks of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., under different growth conditions». *Journal of Fish Biology*, 38: 509-523.
- O'Connell, M. F., y Gibson, R. J. (1989): «The maturation of anadromous female Atlantic salmon, *Salmo salar* L., stocked in a small pond in urban St John's, Newfoundland, Canada». *J. Fish Biol.*, 34: 937-946.
- Prévost, E.; Chadwick, E. M. P., y Claytor, R. R. (1992): «Influence of size, winter duration and density on sexual maturation of Atlantic salmon (*Salmo salar*) juveniles in Little Codroy River (Southwest Newfoundland)». *J. Fish Biol.*, 41.
- Randall, R. G.; Thorpe, J. E.; Gibson, R. J., y Reddin, D. G. (1986): «Biological factors affecting age at maturity in Atlantic salmon (*Salmo salar*)», pp. 90-96, en *Salmonid Age at Maturity*, D. J. Meerburg (ed.), *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, 89.
- Reyes-Gavilán, L. F.; Garrido, R.; Nicieza, A. G.; Toledo, M. M. y Braña, F. (1994): «Variability in growth,

density and age-structure of brown trout populations under contrasting environmental conditions» (en prensa).

Saunders, R. L.; Henderson, E. B., y Glebe, B. D. (1982): «Precocious sexual maturation and smoltification in male Atlantic salmon (*Salmo salar*)». *Aquaculture*, 28: 211-229.

Saunders, R. L.; Specker, J. L., y Komourdjian, M. P. (1989): «Effects of photoperiod on growth and smolting in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*)». *Aquaculture*, 82: 103-117.

Schaffer, W. M., y Elson, P. F. (1975): «The adaptive significance of variations in life history among local populations of Atlantic salmon in North America». *Ecology*, 56: 577-590.

Skilbrei, O.T. (1988): «Growth pattern of pre-smolt Atlantic salmon (*Salmo salar* L.): the percentile increment method (PIM) as a new method to estimate length-dependent growth». *Aquaculture*, 69: 129-143.

Stefansson, S. O.; Nævdal, G., y Hansen, T. (1989): «The influence of three unchanging photoperiods on growth and parr-smolt transformation in Atlantic salmon, *Salmo salar* L.». *J. Fish Biol.*, 35, 237-247.

Stefansson, S. O.; Nævdal, G., y HANSEN, T. (1990): «Growth of different families of Atlantic salmon (*Salmo salar*) under three experimental photoperiods». *Aquaculture*, 86: 271-281.

Steward, M. W.; Saunders, R. L., y Wiggs, A. J. (1990): «Effects of extended daylength on autumn growth dynamics of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*». *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 47: 755-759.

Thorpe, J. E. (1977): «Bimodal distribution of length of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) under artificial rearing conditions». *J. Fish Biol.*, 11: 175-184.

Thorpe, J. E. (1986): «Age at first maturity in Atlantic salmon, *Salmo salar*: freshwater period influences and conflicts with smolting», pp. 7-14, en D. J. Meerburg (ed.), *Salmonid age at maturity*. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, 89.

Thorpe, J. E. (1987): «Environmental regulation of growth patterns in juvenile Atlantic salmon», pp. 463-474, en R. C. Summerfelt y G. E. Hall (eds.), *Age and growth in fish*. Iowa State University Press, Ames.

Thorpe, J. E. (1989): «Development variation in salmonid populations». *J. Fish Biol.*, 35 (Suppl. A): 295-303.

Thorpe, J. E.; Adams, C. E.; Miles, M. S., y Keay, D. S. (1989): «Some influences of photoperiod and temperature on opportunity for growth in juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L.». *Aquaculture*, 82: 119-126.

Thorpe, J. E.; Morgan, R. I. G.; Ottaway, E. M., y Miles, M. S. (1980): «Time of divergence of growth groups between potential 1⁺ and 2⁺ smolts among sibling Atlantic salmon». *J. Fish Biol.*, 17: 13-21.

Villarreal, C.A.; Thorpe, J.E., y Miles, M.S. (1988): «Influence of photoperiod on growth changes in juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L.». *J. Fish Biol.*, 33: 1530.

Virtanen, E. (1987): «Correlations between energy metabolism, osmotic balance and external indices in smolting young salmon, *Salmo salar* L.». *Annales Zoologici Fennici*, 24: 7-1-78.

Virtanen, E. (1988): «Smolting and osmoregulation of Baltic salmon, *Salmo salar* L., in fresh and Brackish water». *Finnish Fisheries Research*, 7: 38-65.

Wedemeyer, G. A.; Saunders, R. L., y Clarke, W. C. (1980): «Environmental factors affecting smoltification and early marine survival of anadromous salmonids». *Marine Fisheries Review*, 42, 1-14.

Whitesel, T. A. (1993): «Comparison of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) reared in a hatchery and introduced into a stream: a two-size-treshold model of smoltification», pp. 239-247, en R. J. Gibson y R. E.

Cutting (eds.), *Production of juvenile Atlantic salmon, Salmo salar, in natural waters. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, 118.

Wright, P. J.; Metcalfe, N. B., y Thorpe, J. E. (1990): «Otolith and somatic growth rates in Atlantic salmon parr, *Salmo salar* L.: evidence against coupling». *J. Fish Biol.*, 36: 241-249.

RESUMEN

Los muestreos de juveniles de Salmón Atlántico realizados en varios ríos de Asturias han permitido detectar la existencia de bimodalidad de crecimiento en el primer año de vida, vinculada al proceso de esguinado como había sido establecido en otras poblaciones europeas. La distribución bimodal de tallas comienza a hacerse evidente desde el final del verano, produciéndose la segregación total al final del otoño; los individuos inscritos en el grupo modal superior (GMS) esguinarán y migrarán al mar en la primavera siguiente (en edad $1/1^+$), mientras que los inscritos en el grupo modal inferior (GMI) retrasarán la migración al menos un año más. En las condiciones de crecimiento más favorables (p. ej., río Narcea) la proporción de pintos que entran en el GMS es muy alta, y en las condiciones más desfavorables (p. ej., río Esva) ocurre lo contrario; esto concuerda con la alta proporción de esguines de un año que han revelado en los ríos asturianos tanto los muestreos de juveniles como la lectura de escamas, ya que la situación geográfica de este área determina buenas condiciones generales de crecimiento. Se han encontrado algunas diferencias en el crecimiento y el desarrollo de la bimodalidad de tallas entre juveniles del río Narcea (Asturias) y del río Shin (Escocia) criados en condiciones idénticas en piscifactoría; las tasas de crecimiento de los juveniles del río Shin son más altas que las de los del río Narcea, y también la talla de separación entre el GMI y el GMS está desplazada en el mismo sentido, aunque no el tamaño final de los esguines. Esto demuestra que existen diferencias genéticas en los patrones de crecimiento bimodal entre ambas poblaciones, que han evolucionado bajo condiciones muy contrastadas en la fase fluvial. Durante la fase fluvial previa al esguinado algunos machos de edad 0^+ y 1^+ alcanzan la madurez reproductora en los ríos cantábricos; la frecuencia de maduración es menor y mucho más variable en los pintos de edad 0^+ (ver Capítulo 7), en los que existe la posibilidad de maduración en ambos grupos modales.

SUMMARY

Developmental processes of juvenile Atlantic salmon during the riverine phase: growth, length bimodality, parr maturation and smolting.

Sampling of juvenile Atlantic salmon in several rivers of Asturias (northern Spain) allowed us to detect the development of growth bimodality among the one-year-old parr, associated with smolting as in other European populations. Bimodality in the length frequency distribution become evident from the end of the summer onwards, leading to a complete segregation by late autumn. Fish included in the upper modal group (UMG) will smolt and migrate in the next spring (as $1/1^+$ old smolts), while those forming the lower modal group (LMG) delay smolting for at least a further year. In the most favourable growth conditions (e. g., the ones prevailing in the Narcea river) the proportion of parr entering the UMG is very high, whereas the contrary occurs in poor conditions for growing (e. g., river Eo); this agrees with the high proportion of one-year-old smolts in most of the rivers of Asturias, as revealed by both electrofishing samples and scale analyses, because the geographic location of this area provides good growth conditions. We have found some differences in the growth dynamics and the development of growth bimodality between salmon parr from the river Narcea (Asturias) and Shin (Scotland) reared in a hatchery under identical conditions: Shin fish exhibited higher initial growth rates and also larger threshold size for segregating the LMG and UMG, although showed a slightly lower smolt size. This indicates the existence of genetic differences between populations in the patterns of development of bimodality, likely due to their evolution under contrasted environmental conditions in the riverine phase. A number of male parr reached sexual maturity prior to smolting in Cantabric rivers, both at age 0^+ and 1^+ ; the frequency of sexual maturity was noticeably lower and more variable in the 0^+ parr (see details in Chapter 7), among which there were mature individuals in both the LMG and the UMG.