



CAPÍTULO V

ALIMENTACIÓN Y DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LOS ESTADIOS JUVENILES DE SALMÓN ATLÁNTICO EN UN RÍO DEL NORTE DE ESPAÑA

L. Reiriz y R. Anadón

1. INTRODUCCIÓN

Los hábitos de los juveniles de Salmón Atlántico (*Salmo salar* L.), como de otros organismos, están condicionados por características del medio y por la interacción con otros organismos (por competencia, depredación o relaciones mutualistas). Además pueden estar influenciados por fenómenos estocásticos. Tradicionalmente se ha prestado atención a dos aspectos principales que permiten relacionar la abundancia de salmones directamente con el medio en el que desarrolla su actividad: las relaciones de tipo trófico, por su implicación en la transferencia de energía necesarias para el sostenimiento de los organismos, y las relaciones de competencia, de las que se consideran dos aspectos, la competencia por el alimento y la distribución espacial en micro y macro-escala. De ambos aspectos existe información en el área de distribución del salmón en la Península Ibérica, aunque ésta puede considerarse todavía fragmentaria, por lo que necesita completarse con estudios sobre aspectos concretos de la biología de la especie.

El presente trabajo pretende revisar los conocimientos existentes sobre la alimentación y microdistribución del salmón en el norte de España, considerándolos como aspectos complementarios necesarios para explicar la ecología de la especie.

2. ALIMENTACIÓN DE LAS FASES JUVENILES DEL SALMÓN ATLÁNTICO

Se han descrito diversos factores para explicar el comportamiento alimentario de los juveniles de Salmón Atlántico. El primer factor, extrínseco a la propia población son los recursos disponibles, entendiendo por tales la fauna invertebrada existente en el río en el que se encuentra el pez. Hay que tener en cuenta que sectores diferentes del río tienen una diferente composición de su fauna invertebrada, y posiblemente también del arrastre. Además, la composición de la comunidad de invertebrados del río se modifica en el tiempo, tanto de forma cualitativa (especies presentes en un determinado momento), como de forma cuantitativa (incorporación de nuevas generaciones de macrobentos en primavera y verano), (LÓPEZ, 1981; SUÁREZ, 1986).

El estado fisiológico de los individuos de salmón, de compleja definición, se considera el principal factor intrínseco. En primavera y comienzos del verano las necesidades energéticas de los juveniles de salmón aumentan, debido a que es en esta época cuando se produce el mayor crecimiento, característicamente de abril a septiembre (WANKOWSKI, 1981; NICIEZA, 1993). De forma reiterada se ha encontrado un mayor volumen de alimento en los estómagos analizados en ese período de tiempo (GIBSON y GALBRAITH, 1975; JORGENSEN y JOBLING, 1992), hecho relacionado con el aumento de la temperatura (STRADMEYER y THORPE, 1987a). En otoño e invierno el crecimiento es menor, y aparentemente las necesidades de alimento también lo son (WANKOWSKI, 1981). También está documentada la relación entre el fotoperíodo y el aumento del apetito y del crecimiento del juvenil de Salmón Atlántico (THORPE *et al.*, 1988; JORGENSEN y JOBLING, 1992), así como la disponibilidad de un mayor número de horas para alimentarse al detectar visualmente las presas (WANKOWSKY, 1981; MORRISON, 1982; STRADMEYER y THORPE, 1987a; THORPE *et al.*, 1988).

En estrecha relación con la variación estacional en la demanda de alimento, se produce la migración aguas abajo que realizan los jóvenes salmones en primavera. Este hecho determina una modificación de los recursos que están a disposición de los peces, diferentes en distintos tramos del río, hecho ya señalado por GARNAS y HVIDSTEN (1985).

En los ríos salmoneros del norte de España la información sobre la alimentación del Salmón Atlántico se reduce a un estudio sobre la variación estacional de la dieta (fases juveniles del salmón) en la parte baja del río Pigüña (Asturias) (SUÁREZ *et al.*, 1988). En dicho estudio se considera la variación en el tiempo de la dieta, su variación con el tamaño del pez, y se compara con la abundancia de las presas en el medio. Además se compara con la dieta de la Trucha Común (*Salmo trutta* L.) de diferentes tamaños. Desde un punto de vista comparativo, también existe

información sobre la alimentación y el uso del hábitat de una población de Trucha Común en el río Negro (Asturias) (RINCÓN, 1993).

Los juveniles de Salmón Atlántico, y los salmónidos en general, localizan a sus presas principalmente mediante la visión (WANKOWSKI, 1979,1981; JONSSON y GRAVEM, 1985; JORGENSEN y JOBLING, 1992), obteniendo principalmente su alimento de la selección de presas presentes en la columna de agua que son arrastradas por la corriente (el arrastre o deriva, «drift» en inglés) (WANKOWSKI, 1981; MORRISON, 1983; GARNAS Y HVIDSTEN, 1985; STRADMEYER y THORPE, 1987a, 1987b; THORPE *et al.*, 1988; GODIN y RANGELEY, 1989; JORGENSEN y JOBLING, 1992), o que se mueven activamente (STRADMEYER y THORPE, 1987b), siendo mucho menor la proporción de presas ingeridas que poseen movimientos lentos, coloración críptica, o se encuentran asociadas al sustrato en el fondo del río (MORRISON, 1982; GARNAS y HVIDSTEN, 1985).

Los resultados obtenidos por SUÁREZ *et al.* (1988) en el río Pigüña son coherentes con estas ideas (Figuras 5.1.y 5.2.), ya que las presas dominantes encontradas en estómagos de juveniles de salmón son aquellas que aparecen de forma predominante en el arrastre de los ríos de Asturias (LÓPEZ, 1981; PUIG *et al.*, 1984; SUÁREZ, 1986; RINCÓN, 1993). Los grupos dominantes en la dieta son, en todas las épocas del año, los Dípteros (Quironómidos y Simúlidos), Efemerópteros y Tricópteros. La dieta de la Trucha Común es muy similar, aunque son más frecuentes especies típicamente bénticas (Gasterópodos, Gammáridos) o peces (Tabla 5.1.).

Si se tiene en cuenta la talla de los individuos se aprecia que las truchas de mayor tamaño aumentan su espectro trófico (incluyen en su dieta a peces, Gasterópodos, Gammáridos o coleópteros), fundamentalmente debido a grupos de especies de mayor tamaño y diferentes hábitos de vida (bénticos, nadadores) (Tabla 5.2.). No ocurre lo mismo con los juveniles de salmón que mantienen una dieta más constante (Tabla 5.2).

La alimentación sobre presas asociada al sustrato no fue nunca importante en el salmón, aunque puede ser significativa en truchas de tamaño grande (hay que tener en cuenta las diferencias de tamaño entre las presas). WANKOWSKI (1981) señala que este tipo de presas es utilizada por los salmones en tramos con alta velocidad de corriente. También, y en menor proporción, consumen presas procedentes de la superficie del agua, como insectos terrestres que caen al río, o formas emergentes de insectos con desarrollo larvario acuático (GARNAS y HVIDSTEN, 1985). Este tipo de presas tiene sólo alguna importancia estacionalmente en el río Pigüña.

Los resultados obtenidos sobre alimentación del salmón en ríos de Asturias (SUÁREZ *et al.*, 1988) coinciden básicamente con los de las dietas analizadas por otros autores (GIBSON y GALBRAITH, 1975; MORRISON, 1983; GARNAS y HVIDSTEN, 1985; THONNEY y GIBSON, 1989) o en Asturias en otras especies de salmónidos (SUÁREZ *et al.*, *op. cit.*; RINCÓN, 1993), y son coherentes con la opinión de quienes consideran que las diferencias de la dieta para una misma especie en distintos ríos, es consecuencia de la distinta composición de la fauna de macroinvertebrados presente en cada región y que están disponibles como recurso para los peces (PAPAGEORGIOU *et al.*, 1984; GARNAS y HVIDSTEN, 1985). Las diferencias estacionales constatadas con ríos de otras latitudes se deberían a diferencias geográficas en el momento en el que se produce la migración de primavera, y del alimento disponible en el momento de la misma (GARNAS y HVIDSTEN, 1985).

Las variaciones temporales en la dieta no dependen sólo de las variaciones en la abundancia de la comunidad de macroinvertebrados, sino que intervienen factores ambientales que actúan sobre la fisiología del pez (WANKOWSKI y THORPE, 1979; WANKOWSKI, 1981), como son la relación entre la temperatura y el fotoperíodo con la actividad de alimentación (JORGENSEN y JOBLING, 1992), existiendo una relación directa entre la temperatura del agua y la cantidad de alimento ingerido (GIBSON y GALBRAITH, 1975).

SUÁREZ *et al.* (1988) ponen de manifiesto una menor repleción estomacal en primavera y verano, hecho que podría entrar en contradicción con las pruebas existentes sobre una mayor actividad alimentaria en primavera y verano, y más si se tiene en cuenta el aumento de la densidad de la fauna de macroinvertebrados del río en esta épocas (SUÁREZ, 1986). Sin embargo, la existencia de un aumento de la tasa de evacuación gástrica con el incremento de la temperatura del agua (NICIEZA, 1993), daría lugar a un menor tiempo de permanencia del alimento en el estómago del pez (WINDELL, 1978).

FIGURA 5.1. Diagramas de sectores mostrando la variación de la dieta con la talla (longitud furcal, cm.) en los juveniles de Salmón Atlántico y en la Trucha Común. Los sectores diferencian la abundancia de elementos característicos del bentos (en blanco; incluye Tricópteros, Gasterópodos, coleópteros, Gammáridos), del arrastre o deriva (rayado; Efemerópteros, Dípteros, Plecópteros) y de las presas de superficie (en negro; invertebrados de origen terrestre).

FIGURE 5.1. Sector diagrams showing variation of the food eaten by juvenile Atlantic salmon and brown trout according to fish size (fork length, cm.). Sections represent the relative abundance of benthic elements (white; Trichoptera, Gastropoda, Coleoptera, Gammarids), drift constituents (striped; Ephemeroptera, Diptera, Precoptera) and surface prey (black; terrestrial invertebrates).

FIGURA 5.2. Diagramas de sectores mostrando las variaciones estacionales de abundancia de los principales integrantes de la dieta de los juveniles de Salmón Atlántico y de la Trucha común. Los sectores corresponden a grupos característicos del bentos (blanco), del arrastre (rayado) y de superficie (negro); cada categoría comprende los grupos enumerados en la Fig. 5.1.

FIGURE 5.2. Sector diagrams showing seasonal variation of the main food constituents of juvenile Atlantic salmon and brown trout. Sections correspond to representative constituents of benthos (white), drift (striped) and surface (black), each category including the same taxa enumerated in Fig. 5.1.

TABLA 5.1.

Variación temporal (meses) de la abundancia relativa (%) / frecuencia de aparición (%) de los grupos de presas.

Monthly variation of the relative abundance (%) / and percentage of occurrence of the main preys of brown trout and juvenile Atlantic salmon.

ESPECIE	TRUCHA COMÚN				SALMÓN ATLÁNTICO			
	25	23	35	21	3	18	25	28
Grupos/meses	Abril	Mayo	Julio	Noviembre	Abril	Mayo	Julio	Noviembre
Efemerópteros	11.9/96.0	25.2/100.0	26.0/74.3	12.0/80.9	9.8/100.0	42.2/88.9	19.5/84.0	26.8/96.4
Dípteros	78.9/92.0	49.2/95.6	29.2/82.8	58.6/85.7	87.6/100.0	43.3/94.4	51.9/76.0	68.4/100.0
Tricópteros	7.7/92.0	24.4/91.3	25.8/71.4	5.6/76.2	2.1/66.7	13.2/88.9	22.1/84.0	4.0/78.6
Plecópteros	0.0/0.0	0.0/0.0	0.8/31.4	0.2/9.5	0.0/0.0	0.5/16.7	2.9/24.0	0.1/7.1
Coleópteros	0.23/24.0	0.5/21.7	2.4/20.0	0.1/4.8	0.0/0.0	0.1/5.6	0.3/4.0	0.0/0.0
Gasterópodos	0.1/8.0	0.0/8.7	0.2/20.0	18.8/71.4	0.0/0.0	0.0/5.6	0.0/0.0	0.3/10.7
Gammáridos	0.1/8.0	0.1/4.3	1.2/11.4	0.4/19.0	0.0/0.0	0.0/0.0	0.0/0.0	0.0/0.0
Peces	0.03/4.0	0.0/0.0	0.6/2.8	0.1/4.8	0.0/0.0	0.0/0.0	0.0/0.0	0.0/0.0
P. Superficie	0.5/36.0	1.5/39.1	11.6/45.7	0.6/19.0	0.45/33.4	0.78/22.2	2.35/12.0	0.06/3.6
Inidentificadas	0.5/-	0.1/-	1.0/-	1.0/-	0.0/-	0.15/-	0.52/-	0.0/-
Total de presas	3174	1556	482	1082	235	1283	383	1682
Nº DE GRUPOS CON >5% DE FRECUENCIA DE APARICIÓN	7	6	8	7	4	7	5	5

TABLA 5.2.

Variación de la abundancia relativa (%) / frecuencia de aparición (%) de los grupos de presas por clases de tallas.

Variation of the relative abundance (%) / and percentage of occurrence of the main preys, according to size classes (for lengths, cm) of brown trout and juvenile Atlantic salmon.

ESPECIE	TRUCHA COMÚN				SALMÓN ATLÁNTICO		
	23	20	41	20	35	32	7
Nº estómagos							

Grupos/Tallas	<10.1	10.1-15.0	15.1-20.0	>20.0	<10.1	10.1-15.0	>15.0
Efemenópteros	23.0/82.6	12.2/95.0	15.7/87.8	19.0/80.0	28.1/88.6	32.6/93.7	20.9/85.7
Dípteros	49.2/86.9	75.4/95.0	64.2/92.7	54.0/75.0	59.8/91.4	56.88/93.7	72.9/71.4
Tricópteros	20.7/69.6	10.1/95.0	12.8/87.8	13.7/70.0	9.8/77.1	9.1/77.1	5.1/85.7
Plecópteros	2.0/26.1	0.1/10.0	0.1/9.7	0.07/5.0	1.4/20.0	0.3/12.5	0.0/0.0
Coleópteros	1.7/17.4	0.2/15.0	0.4/19.5	0.4/20.2	0.0/0.0	0.1/2.9	0.0/0.0
Gasterópodos	0.0/0.0	0.8/15.0	4.3/31.7	8.8/50.0	0.3/2.9	0.1/9.4	0.0/0.0
Gammáridos	1.4/13.0	0.2/15.0	0.1/4.9	0.2/15.0	0.0/0.0	0.1/3.1	0.0/0.0
Peces	0.0/0.0	0.0/0.0	0.0/0.0	0.4/15.0	0.0/0.0	0.0/0.0	0.0/0.0
P. Superficie	1.7/17.4	0.3/15.0	1.8/41.5	2.8/70.0	0.1/2.9	0.7/18.7	1.0/26.6
Inidentificadas	0.0/-	0.7/-	0.4/-	0.8/-	0.1/-	0.12/-	0.0/-
Total de presas	347	1658	3009	1280	952	2339	292
Nº DE GRUPOS CON >5% DE FRECUENCIA DE APARICIÓN	7	8	7	9	4	7	4

3. COMPETENCIA POR EL ALIMENTO ENTRE LOS JUVENILES DE SALMON ATLANTICO Y TRUCHA COMUN

Existe consenso sobre el alto grado de coincidencia de la dieta de los juveniles de Salmón Atlántico con la de la Trucha Común (GIBSON y GALBRAITH, 1975; GARNAS y HVIDSTEN, 1985; GIBSON y CUNJAK, 1986; SUÁREZ *et al.*, 1988; MANN y BLACKBURN, 1991) y con otras especies de salmónidos (p. ej. GIBSON *et al.*, 1984; THONNEY y GIBSON, 1989), e incluso con la anguila común, *Anguilla anguilla* L., (MANN y BLACKBURN, 1991), cuando coexisten en un mismo río. Los resultados obtenidos en Asturias son coincidentes en este aspecto (SUÁREZ *et al.*, 1988), y coherentes con lo que se conoce de las estrategias de alimentación de ambas especies de salmónidos.

De manera semejante a los juveniles del Salmón Atlántico, la Trucha común se comporta, en cuanto a la alimentación, como un depredador oportunista que consume principalmente las presas más abundantes en el medio (PAPAGEORGIOU *et al.*, 1984; GIBSON y CUNJAK, 1986; SUÁREZ *et al.*, 1988; NEVEU, 1991; RINCÓN, 1993). Con tal coincidencia en la composición de la dieta, cabría esperar competencia por el alimento. De hecho, GARNAS y HVIDSTEN (1985) y los autores (datos no publicados) encontraron un solapamiento significativo de la dieta de las dos especies; igualmente, los resultados obtenidos por GARNAS y HVIDSTEN (1985), GIBSON y CUNJAK (1986), SUÁREZ *et al.* (1988), y MANN y BLACKBURN (1991) muestran un alto grado de semejanza entre las dietas. Pero, como señalan VOLLESTAD y ANDERSEN (1985), la existencia de solapamiento de las dietas indica la convergencia sobre el mismo tipo de alimento, y no necesariamente la existencia de competencia, que no tendría lugar si el recurso no es limitado (GARNAS y HVIDSTEN, 1985).

En salmónidos, y en particular en los juveniles del Salmón Atlántico, la selección de presas según el tamaño del pez ha sido estudiada por varios autores (WANKOWSKI, 1979, 1981; JONSSON y GRAVEM, 1985; VOLLESTAD y ANDERSEN, 1985). Las diferencias se deben principalmente a las limitaciones que el tamaño de la abertura de la boca, de la cavidad bucal, y posiblemente del aparato bronquial, imponen a la ingestión y manipulación de presas por el pez (WANKOWSKI, 1979). La influencia de este factor, y de una probable segregación espacial, sería de esperar que se tradujeran en una dieta que se tornase más diversa con el crecimiento del pez. STRADMEYER y THORPE (1987a) encontraron algunas diferencias en la composición de la dieta entre los juveniles de diferente talla; sin embargo, en los juveniles de salmón del río Pigüaña no se encontraron diferencias significativas, debido a la escasa diferencia de tamaño de los ejemplares, todos ellos de edad 0⁺ y 1⁺, pero sí entre clases de talla de la trucha (SUÁREZ *et al.*, 1988), explicables por una mayor variación de tallas de los peces de esta especie, presentes además en número abundante en las épocas de muestreo, y en diferentes situaciones fisiológicas tanto por el tamaño como por la época del año (GARCÍA y BRAÑA, 1988).

4. DISTRIBUCIÓN A MICROESCALA DEL SALMÓN ATLÁNTICO EN EL RÍO: INTERACCIONES CON LA TRUCHA COMÚN

Dentro del conjunto de los ríos salmoneros del norte de España, los juveniles de Salmón Atlántico frecuentemente comparten el espacio con la Trucha Común (ver Capítulo I), pudiendo encontrarse en un mismo sector varias clases de edad de cada especie. Poseen además, como ya se mencionó, una dieta muy similar, por lo que, si el recurso es escaso, podrían presentar segregación espacial como mecanismo para evitar competencia por el alimento. La distribución del salmón puede estar restringida si la capacidad competitiva de la trucha es mayor, situación predecible al encontrarse individuos de tamaño superior. Una forma de examinar si existe realmente competencia entre ambas especies es analizar la distribución de ambas en microambientes cuando ambas están presentes o sólo se encuentra una de ellas. Las segregación espacial de las especies en simpatria puede ser un mecanismo para reducir la competencia (VOLLESTAD y ANDERSEN, 1985; GIBSON y CUNJAK, 1986), incluso entre grupos de edad de una misma especie (CUNJAK y POWER, 1981; JONSSON y GRAVEM, 1985; VOLLESTAD y ANDERSEN, 1985).

De las variables ambientales estudiadas por los diversos autores, la velocidad de la corriente y la profundidad aparecen como los factores más importantes en la elección de posición del pez en el río y que explican, junto con la granulometría del sustrato, las pautas de utilización del espacio por los juveniles de Salmón Atlántico y por la Trucha Común (HEGGENES y SALTVEIT, 1990; GIBSON, 1993; TREMBLAY *et al.*, 1993). Un factor añadido es la presencia de vegetación, que juega en el medio acuático un papel de refugio y de estructuración del espacio (HAURY *et al.*, 1991), además de constituir una reserva de alimento a *causa* de la fauna macroinvertebrada a la que da soporte (BAGLINIERE, 1979).

En los ríos salmoneros del norte de España, se han realizado estudios de uso del medio por el salmón en el río Pigüña, en los meses de julio y octubre de un mismo año. Se dispone de información comparativa de la distribución de la trucha en el mismo río (en simpatria) y en el río Negro (RINCÓN, 1993) (en alopatría).

Los muestreos en el río Pigüña se realizaron mediante pesca eléctrica, efectuándose pescas sobre áreas de superficie reducida (hasta 9 m²), con topografía característica. En cada área de pesca se anotó la cobertura de la vegetación acuática (visual), el tipo de fondo dominante (atendiendo a su composición y granulometría), se midió la concentración de oxígeno disuelto en el agua, la temperatura, la velocidad de la corriente, y se realizaron varias medidas de profundidad (se expresa como profundidad media).

Se agruparon los valores de las muestras en los que se encontraban presentes individuos de diferentes clases de edad, tanto del salmón como de trucha (Tabla 5.3.). El número de juveniles de salmón capturados fue bajo, particularmente en octubre (9 ejemplares), lo que supuso limitaciones en el manejo e interpretación de resultados; por el contrario, se capturaron 139 truchas entre los dos meses. No se aprecian diferencias en la concentración de oxígeno o la temperatura del agua a la que se encuentran las dos especies, en parte debido al reducido tamaño del río muestreado.

Los juveniles de salmón únicamente presentaron una asociación significativa (X^2 $p < 0,02$) con la velocidad de corriente (Tabla 5.5.), incrementando su presencia en velocidades elevadas (61-80 cm./s). Con los demás factores ambientales no se encontró asociación significativa. El bajo número de salmones capturado impone limitaciones a la interpretación de los datos, aunque la mayor parte de las presencias de salmones (y el mayor número de ejemplares) se encontraron a profundidades menores de 41 cm., en fondos de grano medio-grueso. Se realizó un análisis de componentes principales, para estudiar si existía alguna tendencia en la agrupación de las muestras que permitiera caracterizar microambientes definidos para cada especie, pero los resultados no mostraron ninguna asociación clara de las muestras.

En el caso de la trucha, se encontró un grado de asociación significativo (X^2 , $p < 0,05$) entre su presencia en una zona y la de vegetación acuática (Tabla 5.4.), con cobertura media y alta (hasta el 80%); con la velocidad de corriente y la profundidad no se encontraron asociaciones significativas, si bien la mayor proporción de presencia de truchas registrada se observó a velocidades de corriente de 21-40 cm./s, y más del 60% de las presencias de truchas registradas estaban en sectores con profundidades superiores a los 21 cm.

TABLA 5.4.

Porcentajes de presencia/ausencia de Trucha común en asociación con la cobertura de la vegetación acuática ($p < 0,05$). (V0: ausencia, V1: < 41%, V2: 41-80%, V3: > 80%, V4: ribereña).

Percentages of presence/absence of brown trout associated with classes of coverage of aquatic vegetation (X_2 ; $P < 0.05$). (V0: no vegetation present; V1: cover < 41 %; V2: cover 41-80%; V3: cover > 80%; V4: bank vegetation).

	V0	V1	V2	V3	V4	TOTALES
T	14,0	5,3	8,8	0,0	0,0	28,1
T+	10,5	36,8	21,1	1,8	1,8	72,0
	24,5	42,1	29,9	1,8	1,8	100,1

TABLA 5.5.

Porcentajes de presencia/ausencia de los juveniles de Salmón Atlántico en asociación con la velocidad de la corriente ($p < 0,02$). (VC1: < 21 cm./s, VC2: 21-40,9 cm./s, VC3: 41-60,9 cm./s, VC4: 61-80,9 cm./s.

Percentages of presence/absence of juvenile Atlantic salmon associates with current velocity (X_2 ; $p < 0.02$). (VC1: < 21 cm./s; VC2: 21-40.9 cm./s; VC3: 41-60.9 cm./s; VC4: 61-80.9 cm./s).

	VC1	VC2	VC3	VC4	TOTALES
S	8,9	37,5	16,1	3,6	66,1
S+	8,9	7,1	7,1	10,7	33,8
	17,8	44,6	23,2	14,3	99,9

Los resultados obtenidos no muestran una segregación clara entre las dos especies, y tan sólo un cierto grado de asociación de los peces con alguno de los factores ambientales. La preferencia del salmón por ambientes con velocidad de corriente media o elevada que se observó, es un resultado corroborado por diversos estudios en ríos de diferentes características (BAGLINIÈRE, 1979; BAGLINIÈRE y CHAMPIGNEULLE, 1982; BAGLINIÈRE y ARRIBE-MOUTOUNET, 1985; GIBSON y CUNJAK, 1986; HEGGENES y SALTVEIT, 1990; GIBSON, 1993). BAGLINIÈRE (1979) constató la existencia de segregación espacial entre las dos especies, con mayor abundancia de juveniles de salmón en las zonas de corriente elevada y poco profundas en el cauce principal del río. Las truchas eran más abundantes en los afluentes y en zonas más profundas y con abundancia de recursos.

GIBSON (1966) encontró una presencia abundante de los juveniles de salmón en aguas rápidas poco profundas, observando que cuando el salmón está ausente de un sector la trucha ocupa también los rápidos, pero mostrándose entonces menos móvil que en aguas más lentas; sin embargo, parece que el comportamiento de las dos especies cambia con el ambiente. En ríos de: Terranova, GIBSON *et al.* (1993) no encontraron diferencias significativas entre los juveniles de *Salmo salar* y *Salvelinus fontinalis*, pero sí entre algunas clases de edad ecológicamente equivalentes en lo que se refiere a sus interacciones con los juveniles de salmón (GIBSON y CUNJAK, 1986). KENNEDY y STRANGE (1982, 1986) encontraron diferencias significativas en condiciones de competencia, con los juveniles de salmón y trucha ocupando zonas de poca profundidad, mientras que las truchas de edad ocupaban zonas más profundas y débil corriente (hecho más relacionado con el incremento del tamaño que con el de la edad). En condiciones sin competencia interespecífica los salmones cambiaban su distribución ocupando áreas, profundas, llegando a ser las poco profundas las menos preferidas, con una mayor supervivencia asociada a estas condiciones; así, salmones y truchas viviendo juntos ajustarían los microambientes que ocupan como resultado de la competencia, mientras que viviendo separados sus preferencias serían diferentes (KENNEDY y STRANGE, 1986).

BAGLINIÈRE y CHAMPIGNEULLE (1982) señalan dos razones para explicar la concentración de salmones en los rápidos: una es la existencia de bimodalidad en las poblaciones de salmón, hecho cuya existencia ha sido comprobada en el río Pigüena por NICIEZA *et al.* (1991) y NICIEZA (1993), de manera que los que no han esguinado, o migrado, y que poseen un débil crecimiento, son los que permanecen en el río; la otra, el movimiento en primavera de las truchas desde los afluentes hacia el curso principal, con tallas algo mayores que las de los salmones, a los que dominarían, provocando su concentración en las zonas de rápidos. En estas zonas los salmones son más agresivos y territoriales que las truchas (GIBSON, 1979).

El sustrato preferido por los juveniles de salmón es generalmente de «grano grueso», del tipo de cantos y rocas (BAGLINIÈRE, 1979; BAGLINIÈRE y CHAMPIGNEULLE, 1982; BAGLINIÈRE y ARRIBE-MOUTOUNET, 1985; GIBSON, 1993; TREMBLAY *et al.*, 1993) que proporcionan una subdivisión visual del medio, y ocultan ante posibles depredadores (KENNEDY y STRANGE, 1982), y generalmente este tipo de sustrato se asocia con ambientes adecuados para los juveniles (GIBSON y CUNJAK, 1986). Las truchas muestran preferencia por el tipo

de fondo que proporciona refugio y protección ante posibles depredadores, siendo sus preferencias en las clases de edad más pequeñas semejantes a las del salmón (BAGLINIÈRE y CHAMPIGNEULLE, 1982; BAGLINIÈRE y ARRIBE-MOUTOUNET, 1985; HAURY *et al.*, 1991). La homogeneidad de los sustratos muestreados en el río Pigüña impiden confirmar si existe preferencia por el sustrato. La misma situación se plantea en el caso de la trucha en el río Negro, estudiada por RINCÓN (1993).

Los resultados obtenidos en los ríos asturianos no muestran que exista segregación entre las dos especies, ni se encontró asociación clara con el tipo de sustrato, velocidad de corriente u otras características del ambiente. La escasa variabilidad en la estructura de los cauces de los ríos estudiados en Asturias puede ser la causa de la aparente inexistencia de diferencias entre salmónes y truchas. Será preciso en el futuro disponer de información sobre la abundancia de ambas especies en situaciones ambientales más contrastadas (pequeños afluentes, cauces principales de los ríos, pozas, etc.), para confirmar si los resultados obtenidos se pueden generalizar o existe realmente segregación espacial entre ambas especies.

BIBLIOGRAFÍA

- BAGLINIÈRE, J. L. (1979): «Les principales populations de poissons sur une rivière a salmonides de Bretagne-Sud, le Scorff». *Cybium*, 7: 53-74.
- BAGLINIÈRE, J. L., y ARRIBE-MOUTOUNET, D. (1985): «Microrépartition des populations de truite commune (*Salmo trutta* L.) de juvenile de saumon atlantique (*Salmo salar* L.) et des autres espèces présentes dans la partie haute du Scorff (Bretagne)». *Hydrobiologia*, 120: 229-239.
- BAGLINIÈRE, J. L., Y CHAMPIGNEULLE, A. (1982): «Densité del populations de truite commune (*Salmo trutta* L.) et de juveniles de saumon atlantique (*Salmo salar* L.) sur le cours principal du Scorff (Bretagne): préférendums Physiques et variations annuelles (1976-1980)». *Acta OEcológica/OEcol. Applic.*, 3 (3): 241-256.
- CUNJAK, R. A., Y POWER, G. (1986): «Winter habitat utilisation by stream resident brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and brown trout (*Salmo trutta*)». *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43: 1970-1981.
- ELLIOTT, J. M. (1991): «Tolerance and resistance to thermal stress in juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*». *Freshwater. Biol.*, 25: 61-70.
- GARCÍA, A., y BRAÑA, F. (1988): «Reproductive biology of brown trout (*Salmo trutta* L.) in the Aller river (Asturias; Northern Spain)». *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 35: 361-373.
- GARNAS, E., y HVIDSTEN, N. A. (1985): «The food of Atlantic Salmon *Salmo salar* L. and brown trout *Salmo trutta* L. smolts during migration in the Orkla river, Norway». *Fauna norv. Ser.*, A6: 24-28.
- GIBSON, R. J. (1966): «Some factors influencing the distributions of brook trout and young Atlantic Salmon». *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 23: 1977-198.
- GIBSON, R. J. (1973): «Interactions of juvenile Atlantic Salmon (*Salmo salar* L.) and brook trout [*Salvelinus fontinalis* (Mitchill)]». *Int. Atl. Salmon Found. Spec. Publ. Ser.* 4 (1): 181-202.
- GIBSON, R. J. (1978): «The behaviour of juvenile Atlantic Salmon (*Salmo salar*) and brook trout (*Salvelinus fontinalis*) with regard to temperature and to water velocity». *Trans. Am. Fish. Soc.*, 107 (5): 703-712.
- GIBSON, R. J. (1993): «The Atlantic salmon in fresh water: spawning, rearing and production». *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 3: 39-73.
- GIBSON, J. R., y GALBRAITH, D. (1975): «The relationships between invertebrate drift and salmonid populations in the Matamek river, Quebec, below a lake». *Trans. Am. Fish. Soc.*, 3: 529-535.
- GIBSON, R. J., Y CUNJAK, R. A. (1986): «An investigation of competitive interactions between brown trout (*Salmo trutta* L.) and juvenile Atlantic Salmon (*Salmo salar* L.) in rivers of the Avalon Peninsula, Newfoundland». *Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1472, 82 pp.

- GIBSON, R. J.; STANSBURY, D. E.; WHALEN, R. R., y HILLIER, K. G. (1993): «Relative habitat use, and inter-specific and intra-specific competition of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and juvenile Atlantic Salmon (*Salmo salar*) in some Newfoundland rivers», pp. 53-69, 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.
- GIBSON, R. J.; WHORISKEY, F. G.; CHARETTE, J. Y., Y WONSOR, M. (1984): «The role of lakes in governing the invertebrate community and food of salmonids during the summer in a Quebec boreal river». *Naturaliste can. (Rev. Ecol. Syst.)*, 111: 411-427.
- GODIN, J. G. J., y RANGELEY, R. W. (1989): «Living in the fast lane: effects of cost of locomotion en foraging behaviour in juvenile Atlantic Salmon». *Anim. Behav.*, 37: 943-954.
- GRANDE, M., y ANDERSEN, S. (1991): «Critical thermal maxim for young salmonids». *Journal of Freshwater Ecology*, 6 (3): 275-279.
- HAURY, J.; OMBREDANE, D., y BAGLINIÈRE, J. L. (1991): «L'habitat de la truite commune (*Salmo trutta* L.) en cours d'eau», pp. 47-96, en J. L. Baglinière y G. Maisse (eds.), *La truite: biologie et ecologie*. INRA Editions, París.
- HEALEY, M. (1984): «Fish predation on aquatic insects», en V. H. Resh y P. M. Rosenberg (eds.), *The ecology of aquatic insects*, 255-288, Preger, New York.
- HEGGENES, J., Y SALTVEIT, S J. (1990): «Seasonal and spatial microhabitat selection and segregation in young Atlantic Salmon, *Salmo salar* L., and brown trout, *Salmo trutta* L., in a Norwegian river». *J. Fish. Biol.*, 36: 707-720.
- JONSSON, B., y GRAVEM, F. R. (1985): «Use of space and food by resident and migrant brown trout, *Salmo trutta*». *Env. Biol. Fish.*, 14 (4): 281-293.
- JORGENSEN, E. H., Y JOBLING, M. (1992): «Feeding behaviour and effect of feeding regime on growth of Atlantic Salmon, *Salmo salar*». *Aquaculture*, 101: 135-146.
- KENNEDY, G. J. A., Y STRANGE, C. D. (1982): «The distribution of salmonids in upland streams in relation to depth and gradient». *J. Fish. Biol.*, 20: 579-591.
- KENNEDY, G. J. A., Y STRANGE, C. D. (1986): «The effects of intra- and inter-specific competition on the distribution of stoked juvenile Atlantic Salmon, *Salmo salar* L., in relation to depth and gradient in an upland trout, *Salmo trutta* L., stream». *J. Fish. Biol.*, 29: 199-214.
- López, J. (1981): *Estudio ecológico de la fauna de macroinvertebrados béticos del río Turón. Memoria de Licenciatura*, Facultad de Biología. Universidad de Oviedo. 115 pp.
- MANN, R. H. K., y BLACKBURN, J. H. (1991): «The biology of the eel *Anguilla anguilla* (L.) in an English chalk stream and interactions with juvenile trout *Salmo trutta* L. and salmon *Salmo salar* L.». *Hydrobiologia*, 218: 65-76.
- MORRISON, B. R. S. (1982): «The growth of juvenile Atlantic Salmon, *Salmo salar* L., and brown trout, *Salmo trutta* L., in a Scottish river system subject to cooling-water discharge». *J. Fish. Biol.*, 35: 539-556.
- MORRISON, B. R. S. (1983): «Observations on the food of juvenile Atlantic Salmon, *Salmo salar* L., reared in a Scottish hill loch». *J. Fish. Biol.*, 23: 305-313.
- NEVEU, A. (1991): «Stratégie alimentaire de la truite commune (*Salmo trutta* L.) en eaux courantes», pp. 97-120, en J. L. Baglinière y G. Maisse (eds.), *La truite: biologie et ecologie*. INRA Editions, París.
- 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: 937-946.

- NICIEZA, A. G. (1993): *Estrategias de desarrollo y reproducción en el Salmón Atlántico, Salmo salar L. Tesis doctoral*, Departamento de Biología de Organismos y Sistemas. Universidad de Oviedo. 206 pp.
- PAPAGEORGIU, N. C.; NEOPHYTOU, C. N., y VLACHOS, C. G. (1984): «Food and feeding of brown trout (*Salmo trutta fario* L.) in Aspropotamos stream, Greece». *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 104 (3): 277-285.
- PUIG, M. A.; GONZÁLEZ, G., Y SORIANO, O. (1984): «Introducción al estudio de las comunidades macrobentónicas de los ríos asturianos: Efemerópteros, Plecópteros, Tricópteros, Simúlidos y Quironómidos». *Limnética*, 1: 187-196.
- RINCÓN, P. A. (1993): *Utilización integrada de diferentes recursos: patrones en la alimentación y el uso del microhábitat de una población de trucha común (Salmo trutta L.) en el río Negro (Asturias). Tesis doctoral*, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Complutense. 179 pp.
- STRADMEYER, L., y THORPE, J. E. (1987a): «Feeding behaviour of wild Atlantic Salmon, *Salmo salar* L., parr in mid-to late summer in a Scottish river». *Aquaculture and Fisheries Management*, 18: 33-49.
- STRADMEYER, L., y THORPE, J. E. (1987b): «The responses of hatchery-reared Atlantic Salmon, *Salmo salar* L., parr to pelleted and wild prey». *Aquaculture and Fisheries Management*, 18: 51-61.
- SUÁREZ, J. L. (1986): *Estudio ecológico de la comunidad de macroinvertebrados del río Pigüña. Estudio del efecto del fuego a través de los materiales arrastrados por el río. Memoria de Licenciatura*, Facultad de Biología. Universidad de Oviedo. 137 pp.
- SUÁREZ, J. L.; REIRIZ, L. y ANADÓN, R. (1988): «Feeding relationships between two salmonid species and the benthic community». *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 35: 341-359.
- THONNEY, J.-P., y GIBSON, R. J. (1989): «Feeding strategies of brook trout, *Salvelinus fontinalis*, and juvenile Atlantic Salmon, *Salmo salar*, in a Newfoundland river». *Canadian Field-Naturalist*, 103 (1): 48-56.
- THORPE, J. E.; MORGAN, R. I. G.; PRETSWELL, D., y HIGGINS, P. J. (1988): «Movement rhythms in juvenile Atlantic Salmon, *Salmo salar* L.». *J. Fish. Biol.*, 33: 931-940.
- TREMBLAY, G.; CARON, F.; VERDON, R., y LESSARD, M. (1993): «Influence des paramètres hydromorphologiques sur l'Utilisation de l'habitat par les juvéniles du Saumon Atlantique (*Salmo salar*)», pp. 127-137, 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.
- VOLLESTAD, L. A., y ANDERSEN, R. (1985): «Resource partitioning of various age groups of brown trout *Salmo trutta* in the littoral zone of Lake Selura, Norway». *Arch. Hydrobiol.*, 105: 177-185.
- WANKOWSKI, J. W. J. (1979): «Morphological limitations, prey size selectivity, and growth response of juvenile Atlantic Salmon, *Salmo salar*,. *J. Fish. Biol.*, 14: 89-100.
- WANKOWSKI, J. W. J. (1981): «Behavioural aspects of predation by juvenile Atlantic Salmon (*Salmo salar* L.) on particulate, drifting prey». *Anim. Behav.*, 29: 557-571.
- WANKOWSKI, J. W. J., y THORPE, J. E. (1979): «Spatial distribution and feeding in Atlantic Salmon, *Salmo salar* L., juveniles». *J. Fish. Biol.*, 14: 239-247.
- WINDELL, J. T. (1978): «Digestion and the daily ration of fishes», pp. 159-183, en S. D. Gerking (ed.), *Ecology of freshwater fish production*. Blackwell, Oxford. 159-183.

RESUMEN

En este capítulo se revisa el estado actual de conocimientos sobre la alimentación y microdistribución de los juveniles del Salmón Atlántico (*Salmo salar* L.) en el norte de España, con base en un estudio realizado en el río Pigüña (Asturias) sobre la dieta, la distribución y las relaciones con la Trucha Común (*Salmo trutta* L.), especie con la que se encuentra en simpatria en muchos ríos de Europa. Además, se revisan los principales factores que

explican el comportamiento alimentario de los juveniles del Salmón Atlántico: los recursos disponibles (la fauna invertebrada existente en el río y accesible) y el estado fisiológico (las necesidades energéticas y su variación a lo largo del año) de los juveniles de salmón. En el río Pigüña, se estudió la variación temporal de la dieta de los juveniles de Salmón Atlántico (de edad 0^+ y 1^+) y su relación con el alimento disponible en el río y la talla de los peces. Los resultados obtenidos mostraron que las presas mayoritarias de los salmones son aquellas que son más abundantes en la deriva de los ríos de Asturias, siendo los grupos dominantes los Dípteros (Quironómidos y Simúlidos, principalmente), Efemerópteros y Tricópteros. La dieta de la Trucha Común es muy similar a ésta, aunque son más abundantes las presas típicamente bénticas (Gasterópodos, Gammáridos) y los peces (en los individuos de mayor talla, que son a su vez los que presentan un espectro trófico más amplio). Se estudió la distribución espacial de los juveniles de Salmón Atlántico de distinta talla, y de la población de Trucha Común, encontrándose para los juveniles del Salmón Atlántico un cierto grado de asociación positiva con la velocidad de la corriente, mientras que para la Trucha Común resulta más definitoria la presencia de vegetación acuática.

SUMMARY

Feeding habits and spatial distribution of juvenile Atlantic salmon in a river of northern Spain.

*In this chapter, we review the current knowledge on feeding and microdistribution of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the North of Spain, including a study carried out in the Pigüña River (Asturias) on diet, distribution and relationships with brown trout (*Salmo trutta* L.), a sympatric species in many European rivers. In addition, we review the main factors explaining feeding behaviour of salmon parr: available resources (accessible invertebrate fauna existing in the river) and the physiological status (energetic requirements and variation of these requirements throughout the year). In the Pigüña River we studied temporal variation in the diet of juvenile Atlantic salmon (age 0^+ and 1^+) in relation to available food in the river and fish size. Major preys of salmon are those most abundant in the drift in the streams of Asturias, being the dominant groups Diptera (mainly Chironomids and Simuliids), Ephemeroptera and Trichoptera. The diet of brown trout is very similar, although typically benthic prey (Gastropods, Gammarids) and fish (in larger individuals that also have a wider trophic spectre) are more abundant. Spatial distribution of juvenile Atlantic salmon of different size and sympatric brown trout population was studied, and it was found that juvenile Atlantic salmon showed some positive association with current velocity, whereas the presence of aquatic vegetation was more critical for brown trout.*