

# ALIMENTACIÓN DEL LUCIO *ESOX LUCIUS* EN UN ÁREA DE RECIENTE COLONIZACIÓN (CUENCA DEL ESLA, NOROESTE DE ESPAÑA). VARIACIONES EN FUNCIÓN DE LA TALLA

JOSEFA DOMÍNGUEZ\* Y JOSÉ CARLOS PEÑA\*

## RESUMEN

Se examinaron los contenidos estomacales de 4.362 lucios *Esox lucius* capturados a lo largo de seis años en la cuenca del Esla (NO España). El porcentaje de estómagos vacíos resultó proporcional a la talla de los ejemplares. Se estimaron la frecuencia de aparición y la abundancia de cada taxón presa. El espectro de la dieta del lucio en la cuenca del Esla resultó ser muy amplio, conteniendo todos los grupos de invertebrados y vertebrados acuáticos y, ocasionalmente, animales terrestres. La diversidad elevada de la dieta es reflejo de una dieta generalista y la disminución de sus valores, al incrementarse la talla del depredador, coincide con un incremento de la especialización de la dieta. Los análisis de correlación de la frecuencia de cada presa en las diferentes clases de talla consideradas muestran la variación de la dieta conforme se incrementa la talla del lucio. Los ejemplares más pequeños consumen preferentemente invertebrados, aquellos cuyas tallas oscilan entre 20 y 50 cm presentan una dieta mixta con dominancia de presas invertebradas, esta dominancia es reemplazada por presas vertebradas en el siguiente rango, hasta los 60 cm de longitud. La dieta se vuelve ictiófaga en aquellos lucios que superaron dicha talla.

**Palabras clave:** alimentación, lucio, *Esox lucius*, cuenca del Esla, España.

## ABSTRACT

The diet of the pike *Esox lucius* was studied in the Esla Basin, Spain, by analyzing the frequency of occurrence and number of each prey taxon of 4,362 stomach from a set of specimens collected from 1982 to 1987. Pikes in this riverine system are highly omnivorous with a wide presence of aquatic invertebrates and vertebrates. The percentage of empty stomachs was proportional to size. The high diversity values reflect the generalization of the diet, decreasing in the largest sizes, which coincides with an increase in specialization. Our data shows progressive changes in their feeding process according to predator size: invertebrate diet, dominant invertebrate mixed diet, dominant vertebrate mixed diet and ichthyophagous stage. The relationship between prey size and predator size is positive and significative. The relative size of prey goes from 30 to 40% of predator size with replacement of little prey by biggest. As the size of pike increased, the number of prey in its diet decreased gradually and become stable at the ichthyophagous stage.

**Keywords:** feeding, pike, *Esox lucius*, Esla Basin, Spain.

\* Departamento de Biología Animal. Universidad de León. 24071 León. Tel.: 987 29 15 12; Fax.: 987 29 18 55. E-mail: dbajpa@unileon.es.

Recibido: 15/02/01.

Aceptado: 15/11/01.

## INTRODUCCIÓN

La primera fecha comprobada en que se detecta el lucio *Esox lucius* en la cuenca del Esla es en 1964 en el embalse de Ricobayo (PENA 1986). Desde entonces y en treinta y cinco años ha colonizado más de 500 km de cursos fluviales de esta cuenca. El seguimiento de su proceso expansivo en nuestra zona de estudio desde principios de la década de los ochenta nos ha proporcionado abundantes datos sobre la biología de esta especie y su aclimatación, de los cuales los relativos a estrategias alimentarias se exponen en este trabajo.

La voracidad de esta especie ha ocasionado no pocos problemas en las aguas en que ha sido introducido. El impacto sobre stocks de ciprínidos y salmónidos, como reflejan ARRIGNON (1966); VOOREN (1972) y RINCÓN *et al.* (1990), ha impulsado medidas que han ido desde la prohibición de su introducción (LE LOUARN & BAGLINIERE 1985) a controles de las poblaciones (LARSEN 1966; MANN 1985).

El carácter truchero de buena parte de los ríos de la cuenca del Esla confiere una dimensión añadida a la introducción de esta especie. Por ello se efectuaron campañas de control del lucio, que nos permitieron disponer de una información importante para conocer la dieta de una población de esta especie en un área de colonización reciente. En este trabajo se pretende establecer el tipo de presas en función de la talla del lucio, que definan la dieta del depredador en las diferentes fases del desarrollo, mediante el estudio de la sucesión de las presas en los contenidos estomacales.

## ZONA DE ESTUDIO

El área de estudio ocupa la parte sur de la provincia de León y norte de Zamora. La red hidrográfica está constituida por los ríos Esla, Porma, Moro, Órbigo, Tuerto, Jamuz, Eria, Cea, Tera y los arroyos de La Almuera, El Castrón, Retuerta, Regato y Bonul. De todos ellos sólo los arroyos y los ríos Cea, Eria y Moro, permanecen sin regular. El Esla, río principal de la cuenca, está regulado en cabecera desde el año 1988, fecha posterior al período de muestreo, por el embalse de Riaño (664 Hm<sup>3</sup>) y en la parte baja por el embalse de Ricobayo (1.184 Hm<sup>3</sup>). La figura 1 mues-

TABLA 1  
ESPECIES DE PECES DETECTADAS EN LA ZONA DE ESTUDIO Y EN LA DIETA DEL LUCIO.  
[FISH SPECIES COLLECTED IN THE STUDY AREA IN THE PIKE DIET.]

Especies autóctonas	Medio	Dieta
Trucha ( <i>Salmo trutta</i> )	*	+
Barbo ( <i>Barbus bocagei</i> )	*	+
Boga ( <i>Chondrostoma toxostoma</i> )	*	+
Escallo ( <i>Leuciscus caroliterrii</i> )	*	+
Bermejuela ( <i>Rutilus arcasii</i> )	*	+
Tenca ( <i>Tinca tinca</i> )	*	+
Lamprehuela ( <i>Cobitis calderoni</i> )	*	+
Especies introducidas	Medio	Dieta
Trucha arco iris ( <i>Oncorhynchus mykiss</i> )	*	+
Lucio ( <i>Esox lucius</i> )	*	+
Carpa ( <i>Cyprinus carpio</i> )	*	+
Carpín ( <i>Carassius auratus</i> )	*	+
Gobio ( <i>Gobio gobio</i> )	*	+
Gambusia ( <i>Gambusia holbrooki</i> )	*	+
Black-bass ( <i>Micropterus salmoides</i> )	*	+

tra la localización de los puntos de muestreo y las fechas de colonización a lo largo de la cuenca.

En la tabla 1 se muestran las especies de peces presentes en el tramo de estudio y aquellas que se encontraron en el interior de los estómagos.

## MATERIAL Y MÉTODOS

El período de muestreo se extiende desde 1982 a 1987, si bien la mayor parte de los ejemplares corresponden al período comprendido entre febrero de 1986 y septiembre de 1987.

La captura de los ejemplares se realizó por varios métodos: pesca eléctrica, trampas de reproductores y redes. La pesca eléctrica ha sido el método de captura de la mayor parte de los ejemplares, con voltajes entre 200 y 400 V dependiendo de la conductividad del agua en cada punto y un amperaje comprendido entre 1 y 1,5 A. Las trampas se dispusieron en arroyos y accesos a lagunas y brazos muertos de río durante la época de freza, entre los meses de febrero y mayo (Arroyo de la Almuera y del Castrón, río Órbigo en Hospital, río Porma en Marne y Villafruela, río Moro en Puente Villarente y río Jamuz en La Nora). Cuando la excesiva profundidad del curso del río no permitía la realización de pesca eléctrica, se efectuaron cap-

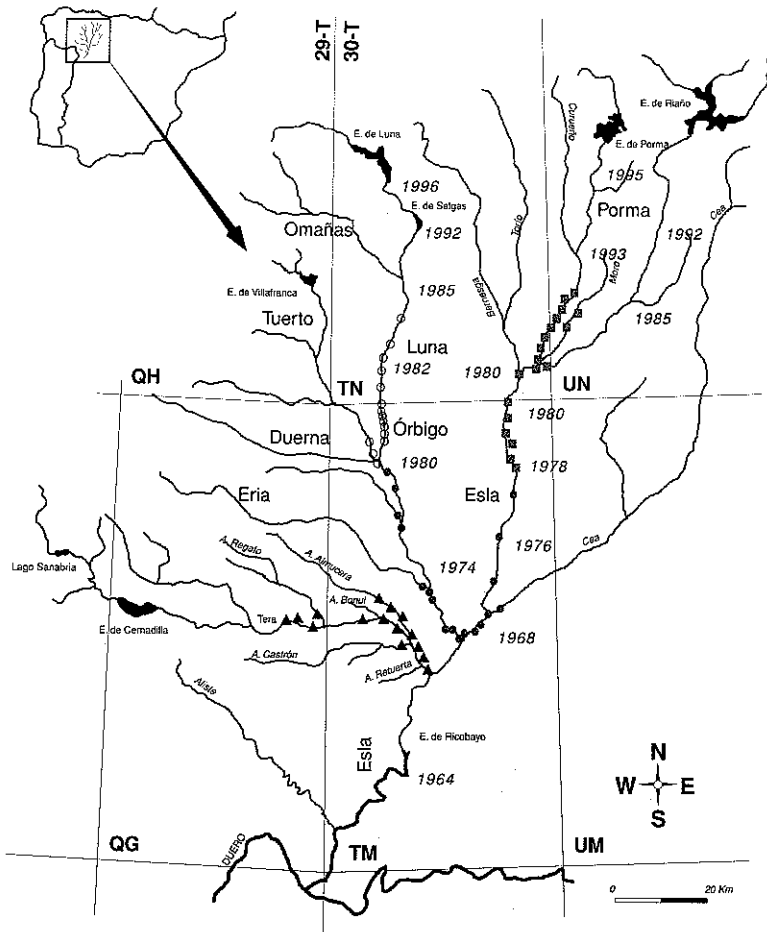


Fig. 1. Localización de los puntos de muestreo en función de su ubicación. También se representan las fechas aproximadas de colonización de los ríos estudiados. ■: Zona de transición Esla; ○: Zona de transición Órbigo; ▲: Zona de transición Tera y ●: Zona de barbo. [Location of the study area and sampling sites: ■: Transition of the Esla river; ○: transition of the Órbigo river; ▲: transition of the Tera river and ●: Barbel zone. Also includes colonization dates in studied streams.]

turas con redes (trasmallos de 3 cm de luz de malla) que fueron dispuestas utilizando barcas.

El número de ejemplares que se ha utilizado para el análisis de la dieta es 4.362. De cada ejemplar capturado se midió la longitud total (LT) siguiendo la definición de LAGLER (1956). En los casos en que se apreciaban signos de regurgitación los ejemplares se desechaban, de acuerdo con TREASURER (1988). Los estómagos fueron extraídos inmediatamente después de la captura, para evitar que continuara la digestión de las presas (WINDELL & BOWEN 1978).

Como conservador se empleó formol al 8%. Esto provoca un endurecimiento de los tejidos de la pared estomacal e incluso de las presas, lo que facilita la posterior identificación (SORBE 1972).

Mediante la determinación de las presas se ha realizado al nivel taxonómico más bajo posible, bajo lupa binocular y con la ayuda de claves de identificación de los diferentes grupos. La expresión de los resultados se realizó agrupándolos en táxones superiores para facilitar la comparación de los resultados (BOWEN 1984). La intensidad de

alimentación se mide como porcentaje de estómagos que contenían alimento. La importancia de cada presa se ha valorado en función de su presencia porcentual en la dieta (frecuencia de aparición representada como %F), expresando el resultado como porcentaje del número total de individuos que contienen algún tipo de presa, y de su representación numérica sobre el total de presas capturadas (abundancia con la notación %N).

Para la estimación de diferencias entre el número de estómagos con contenido en las diferentes clases de talla se ha utilizado el estadístico  $\chi^2$  (STEELE & TORRIE 1985).

El método gráfico propuesto por COSTELLO (1990) permite evaluar la importancia de cada presa en la dieta del lucio utilizando conjuntamente los dos descriptores (frecuencia de aparición y abundancia) y para la interpretación de la estrategia alimentaria, a partir de este análisis gráfico, se ha seguido a TOKESHI (1991).

Cuantitativamente la relación entre las dietas de los diferentes rangos de talla se evaluó utilizando el coeficiente de correlación de Pearson (SOKAL & ROHLF 1981), previamente se realizó la prueba de normalidad mediante el test rápido de DAVID *et al.* (1954). La diversidad de la dieta se calculó con la expresión de Shannon (SHANNON & WEAVER 1949). A partir de este valor de la diversidad se estimó la uniformidad (PIELOU 1966) como expresión del valor relativo respecto a la diversidad máxima posible para una misma abundancia y riqueza de táxones.

Cuando el alimento ingerido eran peces, y el estado de digestión de los mismos lo permitía, fue medida su longitud total (LT) para poder establecer la relación con la talla del lucio. La regresión efectuada y el análisis de la varianza se realizó con el programa Statistical Analysis System (S.A.S. Institute, Cary, North Carolina). También fue estimado el número medio de presas por estómago siguiendo la definición de MATALANAS (1981).

## RESULTADOS

Del total de estómagos examinados, un 45,78% presentaron algún alimento. En los dos métodos (abundancia y frecuencia) se advierte una impor-

tante presencia de invertebrados (71,8% N y 49,8% F). Sólo el 13,13% de los ejemplares considerados ingirieron simultáneamente invertebrados y vertebrados.

Se observaron restos no identificables de materia, animal, vegetal y mineral. En los tres casos la incidencia en la dieta fue mínima y en los dos últimos se consideró accidental. En el caso de peces sin determinar se ha podido cuantificar su presencia en la dieta, porque persistían piezas esqueléticas que, si bien no fueron suficientes para su determinación específica, sí permitieron reconocerlos como pertenecientes a este grupo.

### Variaciones en el uso de los recursos alimenticios en función de la talla

Con el fin de analizar la variación de la dieta del lucio en función de su longitud se han distribuido los ejemplares en rangos de talla de 10 cm. El ejemplar más pequeño midió 3,45 cm.

La intensidad de alimentación fue inversamente proporcional a la talla, desde un 91,7% en los más pequeños hasta el 17% en el rango de 60-70 cm. Los tres ejemplares que superaron el metro de longitud presentaron el estómago vacío (figura 2). El número de ejemplares con alimento y los ayudadores fue comparado mediante el test  $\chi^2$  obteniendo diferencias significativas en función de la talla ( $p < 0,005$ ).

Los invertebrados de la dieta descienden en importancia, tanto en porcentaje de frecuencia como en abundancia, al aumentar el tamaño del depredador.

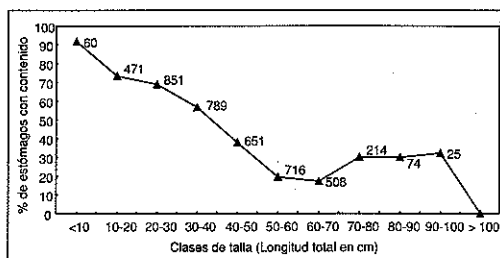


Fig. 2. Variación del porcentaje de estómagos con contenido en función de la talla. Clases de talla establecidas en rangos de 10 cm. El número indica el total de individuos de cada clase de talla. [Size related changes in the percentage of stomachs with contents. Size groups of 10 cm intervals. Number shows the total individuals.]

dador, pero manteniendo su presencia hasta los 90 cm. Exactamente de forma opuesta se comporta la fracción vertebrada, incrementando su presencia al aumentar la talla de los individuos. La presencia simultánea de invertebrados y vertebrados alcanza sus valores máximos en tallas comprendidas entre los 20 y 50 cm.

En cuanto al método de frecuencia (tabla 2) únicamente en dos ocasiones podemos hablar de presas preferenciales, es decir, con porcentaje de frecuencia superior a 50. En la clase de tallas más pequeñas, esto es hasta los 10 cm, los efemerópteros, y en el rango más elevado, de 90 a 100 cm, los barbos, si bien en este caso la fiabilidad del

TABLA 2

FRECUENCIA DE APARICIÓN DE CADA PRESA EN LAS DIFERENTES CLASES DE TALLA CONSIDERADAS.  
[FREQUENCY OF OCCURENCE OF EACH PREY ITEM IN THE CONSECUTIVE SIZE CLASS OF PIKE.]

	< 10	10-20	20-30	30-40	40-50	50-60	60-70	70-80	80-90	90-100
Bivalvia	-	-	0,17	0,22	0,40	-	-	-	-	-
Gastrópoda	-	0,57	2,05	4,91	1,21	-	-	-	-	-
Oligochaeta	-	2,01	1,03	2,68	0,40	2,70	-	-	-	-
Hirudinea	-	7,76	12,33	9,38	5,26	3,38	-	-	4,55	-
Cladocera	23,64	8,91	4,97	0,67	0,40	0,68	-	-	-	-
Ostrácoda	3,64	0,29	0,17	-	-	-	-	-	-	-
Amphípoda	-	6,61	8,73	5,13	2,83	4,73	1,15	3,13	-	-
Decapoda	-	0,57	-	-	-	0,68	-	-	-	-
Isópoda	-	2,87	1,03	1,79	0,81	-	-	-	-	-
Arácnida	-	0,29	0,51	0,67	-	-	-	-	-	-
Ephemeroptera	72,73	31,32	13,01	10,27	4,05	0,68	2,30	-	4,55	-
Zygóptera	29,09	34,77	21,75	16,29	10,53	7,43	3,45	-	-	-
Anisóptera	-	2,01	6,85	6,25	6,07	8,11	3,45	3,13	-	-
Plecóptera	1,82	4,60	1,71	2,01	1,62	-	2,30	-	-	-
Heteróptera	-	1,15	2,91	6,03	8,50	4,05	-	-	-	-
Homóptera	-	-	0,17	-	-	-	-	-	-	-
Megalóptera	-	1,44	4,11	3,35	4,86	0,68	1,15	-	-	-
Coleóptera	-	5,75	11,99	9,15	5,26	3,38	4,60	-	-	-
Lepidóptera	-	-	0,17	-	-	-	-	-	-	-
Trichóptera	-	1,44	3,77	4,91	2,83	2,03	-	-	-	-
Díptera	27,27	5,46	4,45	2,68	2,02	-	-	-	-	-
<i>Oncorhynchus mykiss</i>	-	-	-	-	-	0,68	-	1,56	-	-
<i>Salmo trutta</i>	1,82	0,29	0,34	1,34	4,86	2,03	2,30	1,56	-	-
<i>Esox lucius</i>	-	0,57	0,51	2,01	4,45	9,46	10,34	7,81	9,09	-
<i>Barbus bocagei</i>	-	0,57	2,57	4,02	4,86	2,03	13,79	28,13	40,91	62,50
<i>Cyprinus carpio</i>	-	-	-	-	1,21	-	1,15	-	-	12,50
<i>Chondrostoma polylepis</i>	1,82	1,72	3,42	8,04	12,15	29,73	37,93	37,50	22,73	12,50
<i>Gobio gobio</i>	1,82	7,18	10,27	14,96	14,17	11,49	8,05	4,69	-	-
<i>Leuciscus carolitertii</i>	-	-	1,54	2,23	1,21	3,38	1,15	-	-	-
<i>Rutilus arcasii</i>	3,64	20,98	29,45	33,48	28,34	12,84	10,34	9,38	-	-
<i>Tinca tinca</i>	-	0,86	0,17	0,45	0,40	-	-	-	-	-
<i>Cobitis calderoni</i>	1,82	6,03	11,64	9,82	1,62	2,70	1,15	1,56	-	-
<i>Gambusia holbrooki</i>	-	0,29	-	-	0,81	-	-	-	-	-
<i>Micropterus salmoides</i>	-	-	-	-	0,81	1,35	1,15	3,13	-	-
Peces no identificados	-	0,57	2,23	3,13	4,05	4,73	5,75	6,25	22,73	12,50
Amphibia	-	0,29	3,42	1,34	4,45	2,70	-	-	-	-
Reptilia	-	-	-	0,22	-	0,68	-	-	-	-
Aves	-	-	-	-	-	-	1,15	-	-	-
Mammalia	-	-	0,17	0,22	0,81	3,38	1,15	3,13	-	-
Materia animal no identificable	9,09	1,15	1,03	1,12	-	0,68	2,30	-	-	-
Materia vegetal no identificable	-	7,47	7,53	8,93	6,88	9,46	-	1,56	-	-
Material mineral	-	0,57	0,34	0,45	0,81	-	-	-	-	-

porcentaje es más reducida por el escaso número de ejemplares capturados.

Para el rango de 10 a 20 cm las presas mejor representadas son efemerópteros y zigópteros con porcentajes respectivos de 31,3 y 34,7. Se produce la incorporación de bermejuelas con frecuencia ligeramente superior al 20%, que van incrementando su relevancia hasta que los lucios llegan a los 50 cm. Para el resto de las clases de talla y presas los resultados son coincidentes con

los del método numérico, que se exponen a continuación. Si bien los valores de los porcentajes alcanzados, en cuanto a su frecuencia, son ligeramente más altos que la proporción numérica alcanzada.

El análisis de la abundancia de cada presa en la dieta muestra que pocos táxones superan el 20% (tabla 3). Hasta que los lucios están próximos a alcanzar los 40 cm, los invertebrados son los mejor representados en sus estómagos y

TABLA 3  
PORCENTAJE NUMÉRICO DE CADA PRESA EN LAS DIFERENTES CLASES DE TALLA CONSIDERADAS.  
[NUMERIC PERCENTAGE OF EACH ITEM PREY IN EVERY SIZE CLASS.]

	< 10	10-20	20-30	30-40	40-50	50-60	60-70	70-80	80-90	90-100
Bivalvia	—	—	0,08	0,06	0,47	—	—	—	—	—
Gastrópoda	—	0,14	0,54	2,45	0,70	—	—	—	—	—
Oligochaeta	—	0,82	0,31	0,80	0,12	1,37	—	—	—	—
Hirudinea	—	2,88	4,70	5,02	3,50	3,77	—	—	8,00	—
Cladocera	21,60	13,92	7,03	0,63	0,12	1,03	—	—	—	—
Ostrácoda	1,41	0,07	0,16	—	—	—	—	—	—	—
Amphípoda	—	4,66	12,54	4,45	2,33	17,47	0,69	3,66	—	—
Decápoda	—	0,14	—	—	—	0,34	—	—	—	—
Isópoda	—	2,19	0,74	3,82	0,58	—	—	—	—	—
Arácnida	—	0,07	0,12	0,17	—	—	—	—	—	—
Ephemeroptera	42,25	22,98	9,28	9,53	3,50	2,40	1,38	—	4,00	—
Zygóptera	18,31	29,29	22,55	21,97	16,80	7,19	5,52	—	—	—
Anisóptera	—	0,48	2,48	2,51	1,87	4,79	2,76	2,44	—	—
Plecóptera	0,47	1,37	0,54	1,08	0,82	—	1,38	—	—	—
Heteróptera	—	0,27	1,48	5,94	10,74	4,79	4,14	—	—	—
Homóptera	—	—	0,04	—	—	—	—	—	—	—
Megalóptera	—	0,48	3,22	2,11	6,07	1,03	3,45	—	—	—
Coleóptera	—	1,92	7,22	3,60	4,55	5,48	6,90	—	—	—
Lepidóptera	—	—	0,04	—	—	—	—	—	—	—
Trichóptera	—	0,48	0,93	3,03	0,82	1,37	—	—	—	—
Díptera	12,68	5,14	2,99	1,43	1,05	—	—	—	—	—
<i>Oncorhynchus mykiss</i>	—	—	—	—	—	0,34	—	1,22	—	—
<i>Salmo trutta</i>	0,47	0,07	0,08	0,34	1,40	1,03	1,38	1,22	—	—
<i>Esox lucius</i>	—	0,14	0,12	0,51	1,28	4,79	6,21	6,10	8,00	—
<i>Barbus bocagei</i>	—	0,27	0,70	1,54	2,92	1,03	9,66	21,95	36,00	50,00
<i>Cyprinus carpio</i>	—	—	—	—	0,35	—	0,69	—	—	10,00
<i>Cbondrastoma polylepis</i>	0,47	0,41	1,20	3,54	5,72	15,75	24,83	36,59	20,00	30,00
<i>Gobio gobio</i>	0,47	2,81	2,56	5,02	5,83	6,16	6,21	6,10	—	—
<i>Leuciscus carolitertii</i>	—	—	0,54	0,63	0,47	2,05	0,69	—	—	—
<i>Rutilus arcasii</i>	0,94	6,52	9,78	14,21	23,69	9,59	15,86	10,98	—	—
<i>Tinca tinca</i>	—	0,27	0,04	0,11	0,12	—	—	—	—	—
<i>Cobitis calderoni</i>	0,94	1,92	6,21	4,05	0,82	1,71	0,69	1,22	—	—
<i>Gambusia holbrooki</i>	—	0,07	—	—	0,23	—	—	—	—	—
<i>Micropterus salmoides</i>	—	—	—	—	0,23	0,68	0,69	2,44	—	—
Peces no identificados	—	0,14	0,58	0,91	1,28	2,40	3,45	3,66	24,00	10,00
Amphibia	—	0,07	1,16	0,40	1,40	1,37	—	—	—	—
Reptilia	—	—	—	0,06	—	0,34	—	—	—	—
Aves	—	—	—	—	—	—	2,76	—	—	—
Mammalia	—	—	0,04	0,06	0,23	1,71	0,69	2,44	—	—

a partir de dicha talla son vertebrados quienes los superan y sustituyen.

Cladóceros y efemerópteros son los más consumidos por las tallas pequeñas, hasta los 10 cm. En el siguiente rango de talla se mantienen los efemerópteros y se suman los zigópteros, que dominan en el rango de los 40 cm. Con tallas entre 40 y 50 cm las bermejuelas son la presa mejor representada. En el intervalo de 50 a 60 cm ninguna de las presas alcanza el 20% del total. A los 60 cm comienzan a ingerir gran número de bogas y en el rango que se inicia en 70 cm se incorporan los barbos, que van aumentando progresivamente su importancia a medida que aumenta el tamaño de los lucios.

Cuando representamos conjuntamente frecuencia y abundancia, pocos son los táxones que superan el 10% simultáneamente (figura 3). Para los ejemplares menores de 10 cm únicamente invertebrados superan el criterio establecido: Efemerópteros, cladóceros, zigópteros y dípteros. Antes de alcanzar los 20 cm son efemerópteros y zigópteros los que ocupan las posiciones más destacadas. Las bermejuelas son los primeros peces consumidos con cierta importancia. Esto nos permite definir, para el rango de 0 a 20 cm una dieta fundamentalmente invertebrada. Entre los 20 y los 40 cm zigópteros y bermejuelas destacan sobre el resto, lo que supone una dieta mixta con dominancia de invertebrados. Desde que los lucios alcanzan los 40 cm hasta los 60 cm los peces son presa relevante en frecuencia, pero numéricamente los invertebrados mantienen su importancia, por lo que aún cabe considerar la continuidad de la dieta mixta. A partir de los 60 cm sólo aparecen diferentes especies de peces con una representación conjunta de frecuencia y abundancia superior al 10%.

En esta secuencia de tallas la representación gráfica aporta una idea de cómo se sustituyen unas especies presa por otras a medida que se incrementa la talla del lucio (figura 3). Así las bermejuelas son sustituidas por las bogas, y éstas lo son por los barbos. Sólo en las tallas más grandes aparecen las carpas.

La correlación entre la frecuencia de presas en cada clase de talla expresa la variación del tipo de

alimentación en función de la misma (figura 4). Este análisis corrobora los tipos de alimentación. Las dos clases de talla más pequeñas están unidas por una correlación elevada: dieta basada en invertebrados. Entre los 20 y los 50 cm de longitud se aprecian correlaciones muy significativas. Esto muestra la correspondencia de la dieta mixta con dominio de invertebrados para dicho rango de tamaño. Entre las clases de talla 40-50 y 50-60 cm la conexión es muy significativa, pero ya no es tan elevada entre clases alternas, tanto hacia tallas menores como hacia aquellas más elevadas. Denotaría que para ese intervalo se establece la dominancia de los vertebrados, pero aún muestra un estrecho parecido con las clases anteriores debido a la ingesta de invertebrados. Se puede asignar como dieta mixta con dominio de vertebrados y sería la longitud que marca la transición hacia la dieta ictiófaga.

A partir de los 60 cm existen muy pocas conexiones con tallas más pequeñas. Hacia las mayores el gradiente de correlación está muy marcado. Las clases correlativas y las alternas muestran una correlación muy significativa; una distancia de tres clases de talla sólo está unida por el menor nivel de correlación, debido a la sustitución de presas que se produce. Se corresponde con aquellas longitudes que basan su alimentación en vertebrados, fundamentalmente peces.

### Relación entre el tamaño del depredador y el de la presa

Se ha evaluado la relación existente entre la talla de los lucios y la de los 219 peces-presa que pudieron ser medidos. La correlación fue positiva, lineal y significativa ( $p < 0,001$ ). Se puede establecer la siguiente ecuación de regresión:

$$\text{Longitud total presa} = -35,627 + 0,396 \text{ Longitud total lucio}$$

$$r^2 = 0,5032$$

La media de la longitud relativa de las presas (expresada como porcentaje de la longitud del

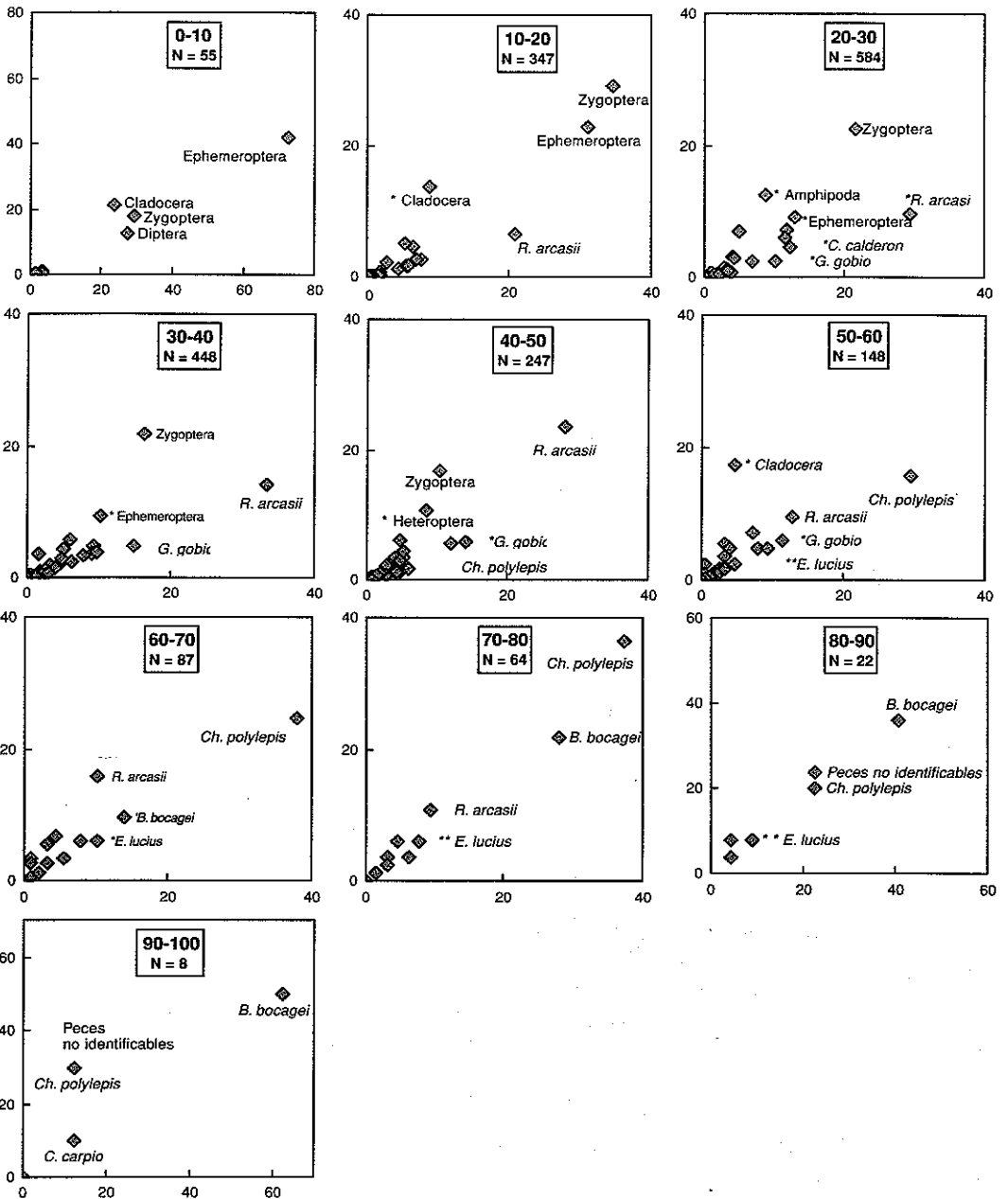


Fig. 3. Muestra la representación, para cada clase de talla considerada, de los dos métodos utilizados (frecuencia y abundancia). Se señalan las presas que superaron el 10% en los dos métodos, en alguno de los dos (\*) y aquellas que están próximas a este porcentaje (\*\*). En abscisas se representa la frecuencia de aparición de las presas y en ordenadas la abundancia. En cada caso se indica el rango de tallas de los ejemplares y el número (N) de aquellos que contenían algún alimento. [Shows the two methods used for each size group (frequency of occurrence and abundance). Prey percentage over 10% with both methods are marked, in any of the two (\*) and those close to this % (\*\*). Frequency of prey occurrence is in abscissae and abundance in ordinates. The size groups of specimens and number (N) of those containing some food are indicated.]



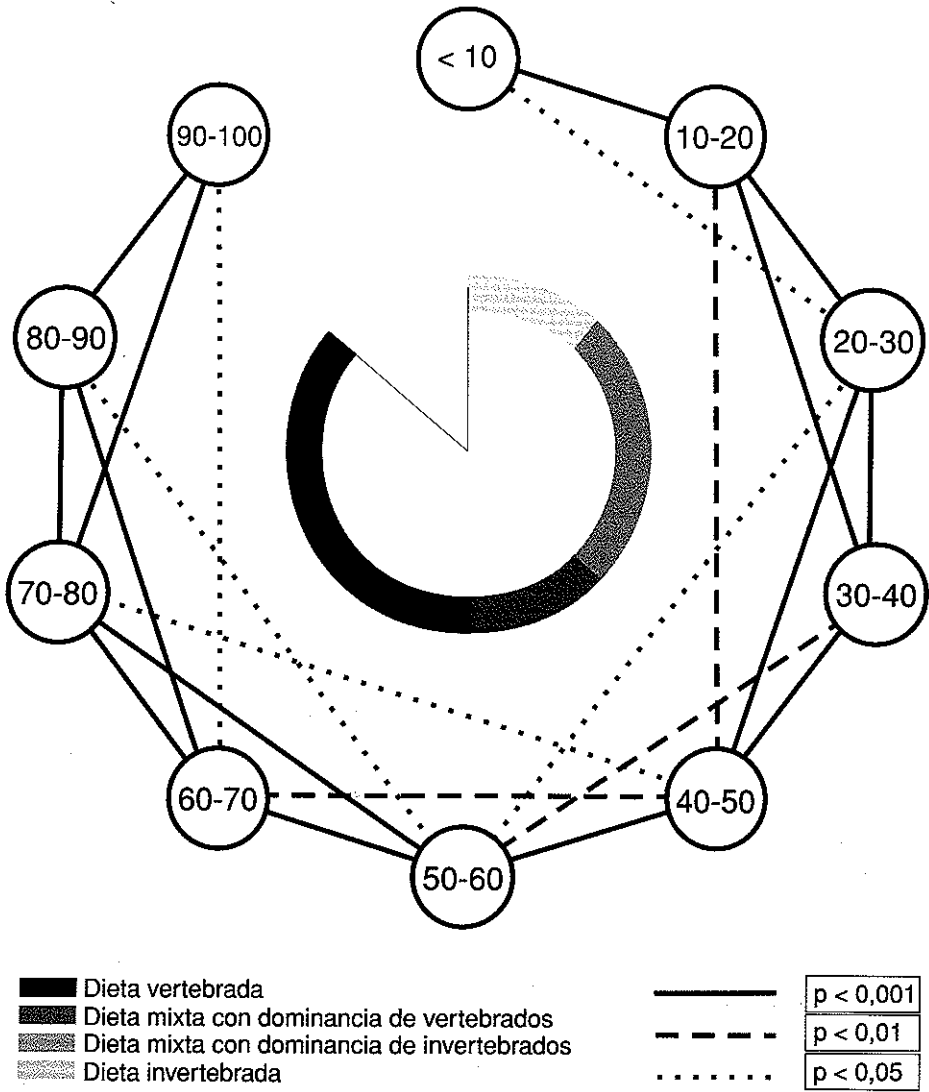


Fig. 4. Sucesión de la dieta en función de la talla. Se indica en el círculo los cambios de dieta y en el polígono exterior las correlaciones entre las clases de talla con diferente nivel de significación. Clases de talla establecidas en rangos de 10 cm. [Diet succession according to size. Diet changes are indicated in the circle and the correlations among size groups with a different significance level are indicated in the outer polygon. Size groups of 10 cm intervals.]

depredador) nunca es menor del 25% y existe un incremento en la media para las tallas más elevadas. Los valores máximos han sido superiores al 63%, correspondiendo a dos casos de canibalismo. La tabla 4 muestra la variabilidad de este parámetro.

Además se estimó el número medio de presas ingeridas en relación a la longitud del lucio. La figura 5 muestra los resultados obtenidos, que constatan el descenso del número total de presas al incrementarse la talla. A este respecto cabe señalar que el número medio de presas por estómago

TABLA 4

VARIACIÓN DE LA LONGITUD RELATIVA DE LAS PRESAS (LONGITUD PEZ-PRESA X 100 / LONGITUD LUCIO). VALORES MEDIOS, DESVIACIÓN ESTÁNDAR, MÍNIMO Y MÁXIMO PARA CADA RANGO DE TALLA DE LUCIO.  
[RELATIVE LENGTH VARIATION OF PREY (FISH-PREY-LENGTH X 100 / PIKE LENGTH). AVERAGE VALUE, STANDARD DEVIATION, HIGHEST AND SMALLEST VALUES.]

Rango de LT (mm)	N	Desviación			
		Media	estándar	Mínimo	Máximo
10-20	4	34,03	8,97	21,98	43,10
20-30	37	28,60	8,35	14,23	47,92
30-40	40	26,93	11,23	7,04	58,35
40-50	44	28,40	15,55	7,95	63,56
50-60	28	37,84	14,70	11,58	63,83
60-70	30	31,19	14,98	3,85	55,56
70-80	25	34,27	13,52	7,89	56,34
> 80	9	39,75	9,09	30,61	54,76

está influenciado por el tipo de presas ingeridas. Así alcanza los valores más elevados cuando la dieta está basada en invertebrados (4,25) y desciende a 1 cuando la dieta se hace eminentemente ictiófaga.

Los valores de la riqueza de la dieta del lucio, en función de la talla, alcanzan un máximo entre los 20 y los 50 cm, llegando a los 30 táxones-presa, fruto de la coincidencia en dichas longitudes con el predominio de la dieta mixta de esta especie (figura 6). La curva mostrada por la riqueza total viene determinada por la suma de las dos curvas que representan la aportación de invertebrados y vertebrados.

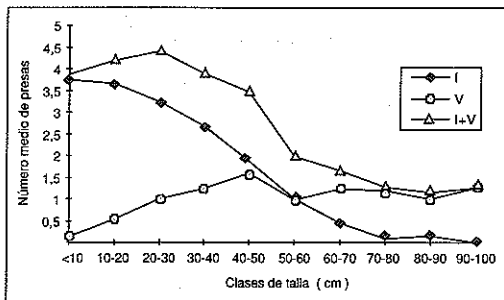


Fig. 5. Variación del número medio de presas ingeridas en las diferentes clases de talla (I = invertebrados, V = vertebrados, I+V = total presas capturadas). [Mean number of prey items ingested in each size class (I = invertebrates, V = vertebrates, I+V = total).]

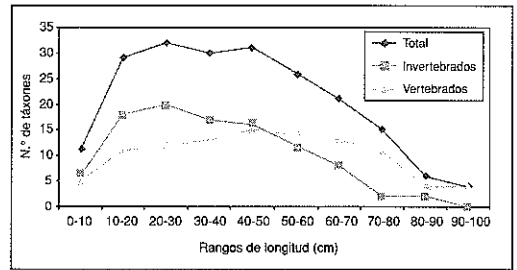


Fig. 6. Muestra los valores de la riqueza, expresada como número de táxones ingeridos, a medida que se incrementa la talla de los lucios, para el total de las presas, invertebrados y vertebrados. [The figure show the richness values expressed as number ingested taxa as the size goes up, for total, invertebrates and vertebrates preys.]

dos respectivamente. El número de táxones que componen la dieta está limitado por el propio tamaño del lucio. Cuando la longitud supera los 50 cm se produce un progresivo proceso de especialización que viene marcado por una reducción en el número de táxones presa, coincidiendo con un aumento de la uniformidad. Esta es siempre elevada, como consecuencia de la utilización homogénea de la mayoría de los táxones (figura 7). Por su parte, la variación de la diversidad viene determinada por la riqueza, que supera el valor 3 desde que el lucio alcanza los 20 cm hasta que se aproxima a los 80. Estos elevados valores de diversidad reflejan la generalización de la dieta, descendiendo en las últimas tallas y coincidiendo, como queda dicho, con un incremento de la especialización.

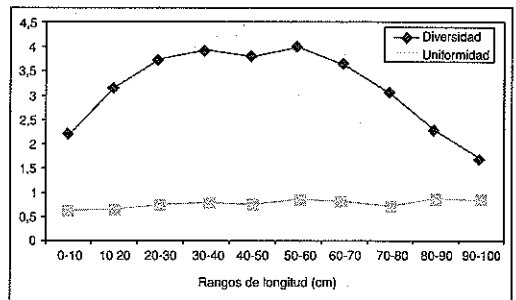


Fig. 7. Variación en la diversidad de la dieta, expresada en bits, y de la uniformidad de la misma en los diferentes rangos de talla considerados. [Size class variation in the diversity (bits) and uniformity of the pike diet.]

## DISCUSIÓN

La proporción de estómagos con alimento en el presente estudio es relativamente elevada. En los resultados para la cuenca del Esla el 43% de los que contenían alimento habían ingerido una sola presa y el resto dos o más, lo que indica una mayor ingesta que otras citas: DIANA (1979) y STEPHENSON & MOMOT (1991), que registran un 60% con una sola presa. El hecho de que ingieran una elevada proporción de invertebrados parece ser responsable de esta diferencia.

### Composición de la dieta

El espectro de la dieta del lucio en la Cuenca del Esla ha resultado ser muy amplio, como corresponde a un predador generalista y a una zona de reciente colonización (PENA 1986), corroborando los hallazgos de MANN (1982), CHAPMAN *et al* (1989) y ADAMS (1991).

Los lucios ingieren presas prácticamente de todos los grupos de invertebrados y vertebrados acuáticos. Incluso capturan presas terrestres que, ocasionalmente, pueden estar a su alcance.

Los invertebrados hallados en los estómagos de lucio pertenecen a 21 táxones diferentes, siendo la dieta más extensa de las referenciadas. De forma comparativa, en otros trabajos se citan 10 táxones por HEALY (1956) y 8 taxones por KENNEDY (1969) y HOLLAND & HUSTON (1985).

Dentro del grupo de los vertebrados se encontraron 13 de las especies de peces presentes en el medio. La única especie que no fue hallada en los estómagos y sí en el medio ha sido el carpín *Carassius auratus*. También es mayor el número de especies de peces-presa encontradas en la cuenca del Esla, en relación con otras publicaciones, solamente comparables con los resultados de ALESSIO (1975), MANN (1976) y LE LOUARN & BAGLINIERE (1985) en Europa.

Con posterioridad a los muestreos incluidos en este trabajo, ha sido detectada en la cuenca del Esla la presencia de *Barbatula barbatula*, *Ameiurus melas* y *Lepomis gibbosus*, especies que apa-

recen citadas como componentes de la dieta del lucio en otras áreas (ALESSIO 1975; MANN 1976 y 1982; LE LOUARN & BAGLINIERE 1985 y ELVIRA *et al.* 1996) y que, por tanto, son susceptibles de ser depredadas por el lucio. Este hecho ha sido confirmado parcialmente con el reciente hallazgo de ejemplares de *Barbatula barbatula* en estómagos de lucio en nuestra zona de estudio.

En cuanto a los anfibios son consumidos coincidiendo con el período de máxima actividad de éstos. Los ejemplares que pudieron ser identificados pertenecían a *Rana perezi* (adultos y larvas), *Triturus marmoratus* y *T. helveticus*, *Pelobates cultripes* y *Pleurodeles walt*. Además se encontraron sendos ejemplares de serpientes de las especies *Natrix natrix* y *N. maura*. De la bibliografía consultada sólo ALESSIO (1983) cita la captura, también ocasional, de reptiles aunque no indica la especie.

Aunque residual en la dieta merece ser mencionada la ingesta de aves y mamíferos. De los primeros se detectó la presencia de *Phylloscopus collybita*, *Emberiza calandra* y *Carduelis chloris*. Los mamíferos capturados fueron *Microtus arvalis*, *Arvicola sapidus*, *Galemys pyrenaicus*, *Apodemus sylvaticus* y *Rattus norvegicus*.

La amplitud del espectro alimentario caracteriza una población en expansión, con acceso a una importante variedad de presas. RINCON *et al.* (1990) y VELASCO (1994) señalan que tanto el número de especies como la diversidad de las comunidades y el número de ejemplares desciende en los lugares donde se ha introducido el lucio. ELVIRA *et al.* (1996) exponen un caso en el que por agotamiento de presas se ha reducido el espectro a una sola especie de crustáceo, *Procambarus clarkii*. También MUNRO (1957) considera al lucio causante de la desaparición de las truchas en el área que estudia, reduciendo su dieta a invertebrados, anfibios y otros lucios.

Por otra parte la elevada diversidad y homogeneidad que presenta la alimentación, fundamentalmente en tallas comprendidas entre los 20 y los 80 cm, corroboran la idea de una dieta generalista.

## Variaciones de la dieta en función de la talla

Aunque se ha intentado relacionar la variación de la dieta según se trate de poblaciones procedentes de lagos y embalses o ríos no parece haber nada concluyente. Por ejemplo algunos señalan que la ictiofagia comienza en tallas más pequeñas en lagos y embalses que en ríos (HUNT & CARBINE 1951; LAWLER 1965; PRIEGEL & KROHN 1975; FAGO, 1977; WOLFERT & MILLER 1978; KANGUR & KENGUR 1998). Sin embargo otros autores (CRAIG & SMILEY 1986; CHAPMAN *et al.* 1989; SAMMONS *et al.* 1994; BEAUDOIN *et al.* 1999) mantienen que el lucio es capaz de alimentarse tanto sobre invertebrados como vertebrados, utilizando los primeros hasta alcanzar tallas elevadas.

Los trabajos que se han realizado en diferentes ríos muestran de igual forma resultados dispares. En algunos se encuentra una dieta fundamentalmente ictiófaga (HUNT 1965; MANN 1982; HOLLAND & HUSTON 1985; LE LOUARN & BAGLINIERE 1985; STEPHENSON & MOMOT 1991). Aún cuando MANN (1976) y ALESSIO (1982, 1983) destacan la presencia de invertebrados en lucios hasta tallas elevadas, lo que coincide con los resultados del presente estudio.

Estos últimos autores señalan dos etapas en la dieta del lucio, una primera invertebrada seguida por otra ictiófaga. La talla en que se produce el cambio de dieta ha sido establecida en 35 mm (FROST 1954) y a los 85 mm por LAWLER (1965). También SOSTOA & LOBÓN-CERVIÁ (1989) observan una reducida presencia de invertebrados en ejemplares desde el primer año de vida. Por el contrario MUNRO (1957) señala la importancia de invertebrados hasta que el lucio alcanza los 50 cm. Otros autores reconocen tres etapas en lucios menores de un año (FILLEUL & LE LOUARN 1998).

Nuestros resultados muestran un modelo de alimentación más complejo, en el que se suceden cuatro etapas en relación con el incremento de talla, como se definen en la figura 4. Este modelo ya había sido apuntado previamente en PENA *et al.* (1987) y el ejemplar más pequeño que había ingerido un pez tenía 6,5 cm. Esta talla se reduce en el presente a 6,0 cm.

Por lo que se refiere a la relación entre la talla de la presa y la del depredador es manifestada de forma general en la mayoría de los trabajos de alimentación del lucio (HUNT & CARBINE 1951; FROST 1954; HEALY 1956; LAWLER 1965). En el presente estudio también existe una correlación positiva y significativa entre la longitud de la presa y la del depredador.

Las presas que tienen mayor importancia en la dieta van incrementando su tamaño a medida que lo hace la longitud del lucio, ya que aumenta su capacidad tanto para capturarlas como para ingerirlas. No obstante, pequeños peces tales como la bermejuela y el gobio son ingeridos hasta tallas elevadas.

La explicación de JUANES (1994) es que aumenta la vulnerabilidad de las presas más grandes a medida que aumenta el tamaño del depredador, si bien se mantiene la vulnerabilidad de las pequeñas presas, por lo que no son excluidas de la dieta. Semejantes son las conclusiones de MANN (1976), BAGENAL (1977) y DIANA (1979). HART & CONNELLAN (1984) y HART & HAMRIN (1990) quienes justifican la ingestión de pequeñas presas por la facilidad de captura, aunque las consideran menos deseables en la relación energía / tiempo de captura. Por el contrario LE LOUARN & BAGLINIERE (1985) siempre hallan peces pequeños, sea cual sea la talla del lucio.

En cuanto a la relación positiva entre el número de presas consumidas y el tamaño del depredador, LAWLER (1965), sólo la establece para aquellas presas de tamaño inferior a 9 cm. Sería el caso de la población estudiada por ELVIRA *et al.* (1996). No es ése el caso de nuestro estudio, donde se pone de manifiesto un descenso en el número medio de presas por estómago al incrementarse la talla, que se estabiliza cuando la dieta se hace ictiófaga, lo que además coincide con las apreciaciones de MANN (1982).

Si tenemos en cuenta el tamaño relativo de los peces presa respecto al tamaño del depredador, algunos autores (POPOVA (1965) en PROKES 1993) encuentran que éste desciende desde el 42% de la longitud del lucio en individuos de primer año hasta el 12% en grandes depredadores (80 cm). Muy próximos a estos resultados son los obteni-

dos por JUANES (1994) quien observa un 50% de tamaño relativo de presa en el momento de la transición al piscivorismo, con descenso drástico hasta estabilizarse en el 10%. CRAIG & KIPLING (1983) establecen en el 45% la talla preferida. MANN (1976) obtiene tallas relativas de presas por debajo del 27% de la talla del lucio con un rango amplio, entre el 27 y el 50%. NURSALL (1973) establece que el tamaño relativo de las presas óptimas está entre el 25 y el 33% de la longitud del lucio.

Los resultados del presente estudio muestran que la longitud relativa de los peces presa se incrementa a medida que lo hace la talla del depredador, con valores medios que varían entre el 27 y el 40%, y

no se producen importantes variaciones en esta relación debido a la sustitución de especies presa de pequeño tamaño por otras de mayor talla.

## AGRADECIMIENTOS

A los Servicios de Vida Silvestre de la Junta de Castilla y León de León y Zamora por las facilidades y la colaboración en la captura de los ejemplares. A R. Aguado por su labor en la mecanización de los datos. A R. Ontañón y al Dr. Luis Calabuig por la ayuda prestada en el tratamiento de los datos y la interpretación de los resultados. A la Dra. Mazé por su paciente corrección del manuscrito.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ADAMS, C.E. 1991. Shift in pike, *Esox lucius* L., predation pressure following the introduction of ruffe, *Gymnocephalus cernuus* (L.) to Loch Lomond. *Journal of Fish Biology* 38: 663-667.
- ALESSIO, G. 1975. Ricerche sulla biologia del luccio, *Esox lucius* L. (Osteichthyes, Esocidae), in Lomellina Occidentale ed in un «Valle» Veneta. *Boillettino di Pesca, Piscicoltura e Idrobiologia* 30 (2): 235-256.
- ALESSIO, G. 1982. Le black-bass, *Micropterus salmoides* (Lacep.), dans les eaux italiennes. Un antagoniste du brochet? *Bullettin Française de Pisciculture* 292: 1-17.
- ALESSIO, G. 1983. Quelques aspects de la biologie et de l'élevage du brochet (*Esox lucius* L.) en Italie. En: R. Billard (ed.). *Le brochet: gestion dans le milieu naturel et élevage*, pp. 283-296. INRA. París.
- ARRIGNON, J. 1966. Action d'une population de brochets (*Esox lucius* L.) sur le cheptel trutticole hébergé par les eaux de première catégorie. *Bulletin de l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Nancy* 8 (1): 39-47.
- BAGENAL, T.B. 1977. Effects of fisheries on Eurasian perch (*Perca fluviatilis*) in Windermere. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 34: 1764-1768.
- BEAUDOIN, C.P., TONN, W.M., PREPAS, E.E. & WASSENAAR, L.I. 1999. Individual specialization and trophic adaptability of northern pike (*Esox lucius*): an isotope and dietary analysis. *Oecologia* 120: 386-396.
- BOWEN, S.H. 1984. Quantitative description of the diet. En: L.A. Nielsen & D.L. Johnson (eds.). *Fisheries techniques*, pp. 325-336. Maryland.
- COSTELLO, M.J. 1990. Predator feeding strategy and prey importance: a new graphical analysis. *Journal of Fish Biology* 36: 261-263.
- CRAIG, J.F. & KIPLING, C. 1983. Reproduction effort versus the environment; case histories of Windermere perch, *Perca fluviatilis* L., and pike, *Esox lucius* L. *Journal of Fish Biology* 22: 713-727.
- CRAIG, J.F. & SMILEY, K. 1986. Wayelle, *Stizostedion vitreum*, and northern pike, *Esox lucius*, populations in three Alberta lakes. *Journal of Fish Biology* 29: 67-85.

- CHAPMAN, L.J., MACKAY, W.C. & WILKINSON, C.W. 1989. Feeding flexibility in northern pike (*Esox lucius*): Fish versus invertebrate prey. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46: 666-669.
- DAVID, H.A., HARTLEY, H.O. & PEARSON, E.S. 1954. The distribution of the ration in a single normal sample of range to standard deviation. *Biometrika* 41: 482-493.
- DIANA, J.S. 1979. The feeding pattern and daily ration of a top carnivore, the northern pike (*Esox lucius*). *Canadian Journal of Zoology* 57: 2121-2127.
- ELVIRA, B., NICOLA, G.G. & ALMODOVAR, A. 1996. Pike, *Esox lucius*, and red swamp crayfish, *Procambarus clarkii*: a new case of predator-prey relationship between aliens in central Spain. *Journal of Fish Biology* 48: 437-446.
- FAGO, D.M. 1977. Northern pike production in managed spawning and rearing marshes. Wisconsin Department of Natural Resources. Technical Bulletin 96: 1-30.
- FILLEUL, A. & LE LOUARN, H. 1998. Rythme alimentaire et vindage stomacale chez le brochet (*Esox lucius* L.) au cours des changements de régime de la première année de croissance. *Annales de Limnologie* 34 (1): 107-116.
- FROST, W. 1954. The food of pike, *Esox lucius* L., in Windermere. *Journal of Animal Ecology* 23: 339-360.
- HART, P.J.B. & CONNELLAN, B. 1984. Cost of prey capture, growth rate and ration size in pike, *Esox lucius* L., as functions of prey weight. *Journal of Fish Biology* 25: 279-292.
- HART, P.J.B. & HAMRIN, S.F. 1990. The role of behaviour and morphology in the selection of prey by pike. En: R.N. Hughes (ed.). *Behavioural mechanisms of food selection*, pp. 235-254. Springer Berlin Heidelberg. Nueva York.
- HEALY, A. 1956. Pike (*Esox lucius* L.) in three Irish Lakes. *The Scientific Proceedings of the Royal Dublin Society* 27: 51-63.
- HOLLAND, L.E. & HUSTON, M.L. 1985. Distribution and food habits of young-of-the-year fishes in a backwater lake of the upper Mississippi river. *Journal of Freshwater Ecology* 3 (1): 81-91.
- HUNT, R.L. 1965. Food of northern pike in a Wisconsin trout stream. *Transactions of the American Fisheries Society* 94 (1): 95-97.
- HUNT, R.L. & CARBINE, W.F. 1951. Food of young pike, *Esox lucius* L., and associated fishes in Peterson's ditches, Houghton lake, Michigan. *Transactions of the American Fisheries Society* 80: 67-83.
- JUANES, F. 1994. What determines prey size selectivity in piscivorous fishes? En: D.J. Stouder & K.L. Fresh (eds.). *Theory and application in fish feeding ecology*, pp. 79-100. Belle W. Baruch Library in Marine Sciences, n.º 18. University of South Carolina Press, Columbia.
- KANGUR, A. & KANGUR, P. 1998. Diet composition and size-related changes in the feeding of pike-perch, *Stizostedion lucioperca* (Percidae) and pike, *Esox lucius* (Esocidae) in the Lake Peipsi (Estonia). *Italian Journal of Zoology* 65: 255-259.
- KENNEDY, M. 1969. Irish pike investigations: spawning and early life history. *Irish Fisheries Investigations (Series A Freshwater)* 5: 4-33.
- LAGLER, K.F. 1956. *Freshwater Fishery biology*. Wm.C. Brown Co. Dubuque. Iowa. 421 pp.
- LARSEN, K. 1966. Studies on the biology of Danish stream fishes. II. The food of pike (*Esox lucius* L.) in trout stream. *Meddr Danm. Fisk. og Havunders* 4: 271-326.

- LAWLER, G.H. 1965. The food of the pike, *Esox lucius*, in Heming lake, Manitoba. Journal of the Fisheries Research Board of Canada 22 (6): 1357-1377.
- LE LOUARN, H. & BAGLINIERE, J.L. 1985. Quelques éléments de la biologie du brochet (*Esox lucius* L, 1758) sur une rivière à salmonidés: Le Scorff. Cybium 9 (1): 75-87.
- MANN, R.H.K. 1976. Observations on the age, growth, reproduction and food of the pike *Esox lucius* (L.) in two rivers in southern England. Journal of Fish Biology 8: 179-197.
- MANN, R.H.K. 1982. The annual food consumption and prey preferences of pike (*Esox lucius*) in the river Frome, Dorset. Journal of Animal Ecology 51: 81-95.
- MANN, R.H.K. 1985. A pike management strategy for a trout fishery. Journal of Fish Biology 27 (A): 227-234.
- MATALLANAS, J. 1981. Regimen alimentario de *Ophidion rochei* (Pisces, Ophidiidae) en el Mediterráneo español. Comparación con el de *O. barbatum*. Boletín Instituto Español de Oceanografía, VI: 174-185.
- MUNRO, W.R. 1957. The pike of Loch Choin. Freshwater and Salmon Fisheries Research 16: 1-16.
- NURSALL, J.R. 1973. Some behavioural interactions of spottail shiners (*Notropis hudsonius*), yellow perch (*Perca flavescens*), and northern pike (*Esox lucius*). Journal of the Fisheries Research Board of Canada 30: 1161-1178.
- PENA, J.C. 1986. Introducción y expansión del lucio (*Esox lucius* L., 1758) en la Península Ibérica: síntesis general y estudio de las poblaciones en la cuenca del Esla. Limnetica 2: 241-251.
- PENA, J.C., PURROY, F.J. & DOMÍNGUEZ, J. 1987. Primeros datos de la alimentación del lucio, *Esox lucius* L., 1758, en la cuenca del Esla (España). Actas IV Congreso Español de Limnología: 271-280.
- PIELOU, E.C. 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. Journal of Theoretic Biology 13: 131-144.
- PRIEGEL, G.R. & KROHN, D.C. 1975. Characteristics of a northern pike spawning population. Wisconsin Department of Natural Resources. Technical Bulletin 86: 1-18.
- PROKES, M. 1993. Growth of pike (*Esox lucius*) larvae and juveniles in the Musov reservoir. Folia Zoologica 42 (1): 77-93.
- RINCON, P.A., VELASCO, J.C., GONZÁLEZ-SÁNCHEZ, N. & POLLO, C. 1990. Fish assemblages in small streams in western Spain: The influence of an introduced predator. Archiv für Hydrobiologie 118 (1): 81-91.
- SAMMONS, S.M., SCALET, C.G. & NEUMANN, R.M. 1994. Seasonal and size-related changes in the diet of northern pike from a shallow prairie lake. Journal of Freshwater Ecology 9 (4): 321-329.
- SHANNON, C.E. & C.D. WEAVER. 1949. The mathematical theory of communication. University of Illinois. Press Urbana.
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J. 1981. Biostatistics. 2.ª ed. W.H. Freeman and Co. San Francisco.
- SORBE, J.C. 1972. Ecologie et ethologie alimentaire de l'ichthyofaune chalutable du plateau continental sud Gascogne. Tesis 3e. Cycle. Université Aix-Marseille. 125 pp.
- SOSTOA, A. & LOBÓN-CERVIÁ, J. 1989. Observations on feeding relationships between fish predators and fish assemblages in a Mediterranean stream. Regulated Rivers: Research and Management 4: 157-163.

- STEEL, R.G.D. & TORRIE, J.H. 1985. Bioestadística: Principios fundamentales. McGraw-Hill Ed. México. 622 pp.
- STEPHENSON, S.A. & MOMOT, W.T. 1991. Foods habits and growth of walleye, *Stizostedion vitreum*, smallmouth bass, *Micropterus dolomieu*, and northern pike, *Esox lucius*, in the Kaministiquia river, Ontario. Canadian Field-Naturalist 105 (4): 517-521.
- TOKESHI, M. 1991. Graphical analysis of predator feeding strategy and prey importance. Freshwater Forum 1: 179-183.
- TONER, E.D. 1959. Predation by pike in three Irish lakes, pp. 1-7. Department's Report on the Sea and Inland Fisheries.
- TREASURER, J.W. 1988. Measurement of regurgitation in feeding studies of predatory fishes. Journal of Fish Biology 33: 267-271.
- VELASCO, J.C. 1994. Atlas de los peces de las provincias de Salamanca y Zamora. Valoración de especies y tramos fluviales. Tesis Doctoral. Universidad de Salamanca. Salamanca. 335 pp.
- VOOREN, C.M. 1972. Ecological aspects of the introduction of fish species into natural habitats in Europe, with special reference to the Netherlands: A literature survey. Journal of Fish Biology 4: 565-583.
- VOSTRADOWSKY, J. 1977. The age and growth of pike (*Esox lucius* L.) in the artificial reservoir Lipno. Práce Vúrh Vodnany 10: 21-46.
- WINDEL J.T. & BOWEN, S.H. 1978. Methods for study of fish diets based on analysis of stomach contents. En: T. Bagenal (ed.). Methods for assessment of fish production in fresh waters, pp. 219-226. Oxford. Blackwell Scientific Publications.
- WOLFERT, D.R. & MILLER, T.J. 1978. Age, growth, and food of northern pike in eastern lake Ontario. Transactions of the American Fisheries Society 107 (5): 696-702.