



CAPÍTULO IV

APLICACIÓN DE LAS TÉCNICAS DE RETROCÁLCULO AL ANÁLISIS DE LAS RELACIONES ENTRE DIFERENTES ETAPAS DEL CRECIMIENTO EN LOS MEDIOS FLUVIAL Y MARINO

A. G. Nicieza y F. Braña

1. INTRODUCCIÓN

La transición entre los medios fluvial y marino constituye uno de los períodos críticos en los ciclos de vida de los salmónidos anadromos. El tamaño de los esguines y el momento en que tiene lugar la entrada en el mar son probablemente los factores que influyen de forma más directa en la supervivencia durante el inicio de la fase marina (BILTON *et al.*, 1982; LUNDQVIST *et al.*, 1988; SKILBREI, 1989; HENDERSON y CASS, 1991; BERGLUND *et al.*, 1992). En el Salmón Atlántico, la duración de la fase fluvial varía ampliamente a lo largo del área de distribución de la especie. Esta variabilidad resulta de una serie de gradientes ambientales que determinan diferencias sustanciales en las condiciones de crecimiento vigentes en distintos ríos (METCALFE y THORPE, 1990). Entre los factores físicos que cumplen algún papel en este proceso, la temperatura del agua es quizás el más importante (JOHNSTON y SAUNDERS, 1981; BERG *et al.*, 1990; JENSEN, 1990), pero también el caudal y el grado de insolación parecen influir en el crecimiento y la supervivencia de los juveniles (SLANEY y NORTHCOTE, 1974; MURPHY *et al.*, 1986). Por otra parte, la temperatura del agua y el caudal de los ríos han sido también identificados como factores decisivos en la regulación del tiempo de migración de los esguines (GIBSON y CÔTÉ, 1982; HESTHAGEN y GARNÅS, 1986).

La capacidad de aclimatación a los niveles de concentraciones salinas características del agua de mar se consigue mediante un reajuste de los procesos de osmorregulación, en conexión con el cual se producen toda una serie de transformaciones que afectan a la coloración, la morfología y el comportamiento de los juveniles. La tolerancia a la salinidad del agua de mar sigue un ritmo endógeno circanual y está restringida a unas pocas semanas en primavera (ERIKSSON y LUNDQVIST, 1982; MCCORMICK *et al.*, 1985; HANSEN y JONSSON, 1989), de modo que la oportunidad de iniciar el crecimiento marino se produce a intervalos de tiempo discretos.

El tamaño de los esguines ejerce además cierta influencia en la duración de la fase de crecimiento marino y en definitiva en la edad de primera maduración. En el Salmón Atlántico la edad de maduración tiene un componente genético importante (NÆVDAL *et al.*, 1978; NÆVDAL, 1983; GJERDE, 1984; SKILBREI, 1989). Por otra parte, las condiciones ambientales en los medios fluvial y marino pueden afectar al tiempo de permanencia en el mar y, por tanto, a la edad de reproducción. Por ejemplo, en varias especies de salmónidos anadromos se ha constatado una relación inversa entre la duración de la fase marina y el tamaño de los esguines (PETERMAN, 1982; HYATT y STOCKNER, 1985; CHADWICK *et al.*, 1987; NICIEZA y BRAÑA, 1993b). Sin embargo, en otros casos se ha sugerido que la edad de maduración dependería básicamente de las condiciones de crecimiento en el mar (SAUNDERS *et al.*, 1983; PETERMAN, 1985; SCARNECCHIA *et al.*, 1989). Existe también cierta confusión con respecto a las relaciones entre el crecimiento marino y la edad de maduración. Mientras que los trabajos basados en el seguimiento del desarrollo en cautividad, en fiordos o estuarios, indican que los individuos que maduran sexualmente después del primer período de crecimiento marino (salmones de 1 invierno de mar o 1SW) tienen tasas de crecimiento superiores a las de los inmaduros de igual edad (NÆVDAL, 1983; GJERDE, 1984), en la mayoría de los estudios realizados con poblaciones naturales los peces de 2 o más inviernos de mar (2SW o MSW) son, en el primer invierno, similares o de mayor tamaño que los salmones 1SW (ALLEN *et al.*, 1972; GARDNER, 1976; DEMPSON *et al.*, 1986).

En este Capítulo se resumen los resultados de trabajos dirigidos a examinar las relaciones entre el crecimiento en agua dulce, la talla de esguinaje, el crecimiento en el mar y la edad de maduración en las poblaciones de Salmón Atlántico de los ríos Esva, Narcea y Cares. Descripciones y análisis pormenorizados de las relaciones entre estas etapas del crecimiento pueden encontrarse en NICIEZA y BRAÑA (1993a, b). El enfoque utilizado se basó en el retrocálculo de longitudes a partir de las escamas de salmones anadromos capturados durante la temporada de pesca en esos 3 ríos durante un período máximo de 9 años, interpretadas de acuerdo con los criterios estándar (MATHEWS e ISHIDA, 1989; SHEARER, 1992; Fig. 4.1.). Esto permitió integrar en el análisis un cierto grado de

variabilidad temporal y espacial. Aunque el retrocálculo incorpora necesariamente un aumento del error de muestreo en comparación con el uso de medidas directas en cada momento, constituye en ocasiones la única vía de cuantificación del crecimiento, especialmente para etapas de la vida marina a la que habitualmente no es fácil acceder por métodos más directos. Las muestras de escamas (recogidas de la zona comprendida entre las aletas dorsal y anal, por encima de la línea lateral) y la longitud furcal de los salmones, que constituyen el fundamento material de este trabajo, corresponden al muestreo sistemático realizado por el personal de la Consejería de Medio Ambiente y Urbanismo del Principado de Asturias.

FIGURA 4.1. Composición de microfotografías de escamas de Salmón Atlántico del río Narcea mostrando algunos de los puntos de referencia utilizados para el retrocálculo. Sobre la fotografía A se ha trazado el eje longitudinal de la escama sobre el que se toman las medidas a partir del centro (punto 0), y se han situado el final de la fase fluvial (1) y el primer invierno de mar (2). Las fotografías B y D muestran la transición entre las zonas de crecimiento fluvial y marino (en B se han señalado el invierno y la transición río-mar en un salmón de edad de río 1⁺). La fotografía C muestra un detalle de los anillos correspondientes al primer invierno de mar. Las marcas que aparecen en los ángulos de las fotografías B, C y D equivalen a 0,1 mm.

FIGURE 4.1. *Assembly of microphotographs of scales of Atlantic salmon from the river Narcea, showing some of the reference points used for backcalculation. On the photograph A we have draw the longitudinal axis of the scale with the origin point for measurements (point 0), also showing the end of the riverine phase (1) and the first winter at sea (2). Photographs B and C show the transition between the fresh water and marine growth zones (arrows on photograph B point to the first river winter and the boundary river-sea on the scale of a specimen whose river age was 1⁺). Photograph C shows a detail of annuli corresponding to the first winter at sea. Reference marks in the corners of photographs B, C and D represent 0.1 mm.*

Los datos obtenidos mediante retrocálculo se utilizaron para examinar las relaciones entre la longitud al final del primer período de crecimiento fluvial y el crecimiento hasta la fase de esguinaje. En segundo lugar, se contrastaron las diferencias entre salmones pertenecientes a diferentes clases de edad de mar (1SW vs. 2SW) con respecto a tres variables: longitud de esguinaje, longitud al final del primer período de crecimiento en el mar e incremento en longitud correspondiente a ese mismo período. La variabilidad en la duración de la fase nival está estrechamente ligada a diferencias individuales en las tasas de crecimiento, que podrían mantenerse a lo largo del ciclo de vida. Para evitar el ruido que pudiera introducir este hecho, en la mayor parte de los análisis se consideraron exclusivamente individuos de 1 año de río, limitándose las comparaciones a peces de una misma cohorte.

2. POBLACIONES Y PROCEDIMIENTO DE RETROCÁLCULO UTILIZADOS

La selección de los ríos se realizó en base a la disponibilidad de muestras de escamas suficientemente grandes durante un cierto número de años. Las poblaciones cantábricas de salmón están formadas mayoritariamente por individuos de 2 años de mar (50-90%), aunque se captura también una proporción importante de peces de 1 ó 3 años de mar. Con este criterio, hemos limitado los análisis a los ríos Narcea, Esva y Cares, que están entre los de mayor nivel de capturas del área cantábrica y para los que se dispone de series más completas de escamas (ver Capítulo 2). La migración de los esguines se produce desde febrero hasta mayo, aunque con mayor incidencia durante marzo-abril (NICIEZA *et al.*, 1991).

La relación entre el radio total de la escama (R) y la longitud furcal (L) se analizó en las poblaciones de los ríos Esva y Narcea, para los cuales se disponía de muestras de escamas de salmones anadromos y de juveniles. En el Narcea, se utilizaron medidas de 253 juveniles (edades 0⁺, 1⁺ y 2⁺) y 943 adultos (edades río-mar: 1,1, 1,2, 1,3, 2,1, 2,2, 2,3). La muestra del Esva incluía 97 juveniles y 530 adultos. Las longitudes furcales alcanzadas en el momento de formación de los diferentes anillos en las escamas se estimaron utilizando una fórmula basada en la hipótesis de proporcionalidad entre el crecimiento de la escama y el crecimiento somático (FRANCIS, 1990), y los parámetros obtenidos a partir de un modelo de regresión lineal:

$$L_i = 10^{1.131 + (\log Ri / \log R)(-1.131 + \log L)}$$

El método de retrocálculo utilizado y los criterios en que se ha basado su elección han sido descritos en detalle por NICIEZA y BRAÑA (1993a).

3. RELACIONES ENTRE TAMAÑO EN EL PRIMER INVIERNO Y TAMAÑO DE LOS ESGUINES

Al final del primer período de crecimiento, los salmones de 1 año de río forman distribuciones de tamaño normales con modas entre 12 y 14 cm., esencialmente semejantes en los tres ríos (Fig. 4.2.). En las escamas de la mayoría de los peces que alcanzan entre 14 y 18 cm. en el tiempo de formación del primer anillo de río no es posible discernir una fase correspondiente a crecimiento de primavera anterior al esguinaje, de modo que podemos asumir que han esguinado y abandonado el río con el mismo tamaño que tenían en el invierno previo. Al final de su primer período de crecimiento, estos peces son significativamente más grandes que aquellos que sí experimentan crecimiento de primavera, pero en el momento del esguinaje quedan centrados en las distribuciones de frecuencias de los individuos con crecimiento de primavera. De hecho, las distribuciones de frecuencias de ambos tipos de peces tienen clases modales comunes en los ríos Esva (16 cm.) y Narcea (17 cm.). La existencia de esguines de 1 año con y sin crecimiento de primavera parece derivarse de la variabilidad en el tiempo de migración: una parte de los juveniles inicia la migración al final del invierno, antes del comienzo de la segunda estación de crecimiento (tipo 1^0), mientras que otros esguinan una vez iniciado el segundo período de crecimiento (tipo 1^+). Cuando se consideraron exclusivamente los esguines con crecimiento de primavera (1^+), se comprobó que los peces de menor tamaño al final del primer período de crecimiento tuvieron después el mayor incremento en longitud hasta la fase de esguinaje (crecimiento compensatorio). En muestreos realizados en la cuenca del Narcea, hemos comprobado que ya a finales de enero es posible identificar 1 o 2 *circuli* correspondientes al segundo período de crecimiento en las escamas de los juveniles del grupo modal superior. Por otro lado, a finales de marzo hay un porcentaje elevado de los juveniles del grupo modal superior que aún permanece en el río y el tiempo de migración de los esguines parece seguir una secuencia ordenada de acuerdo con las tallas: migran antes los individuos de mayor tamaño dentro de cada clase de edad (NICIEZA *et al.*, 1991; ver Capítulo 3). En consecuencia, la existencia de crecimiento compensatorio no implica necesariamente diferencias individuales en las tasas de crecimiento, sino que podría también resultar, en parte o enteramente, de la variabilidad en el tiempo de migración.

Los datos anteriormente expuestos sugieren que los juveniles esguinan a medida que alcanzan un tamaño determinado, de forma que, dentro de una clase de edad, la talla de esguinaje se mantendría aproximadamente constante a lo largo del período de migración. Este hecho ha sido observado previamente en otras poblaciones (HESTHAGEN y GARNÅS, 1984). También se ha descrito un patrón diferente, en el cual la longitud media de los esguines disminuye a medida que se avanza en la estación (BAGLINIÈRE, 1976b; HANSEN y JONSSON, 1985; HANSEN *et al.*, 1989; JONSSON *et al.*, 1990), pero éste podría ser más bien un efecto del cambio en la composición de edades de los esguines a lo largo del tiempo de migración (CHADWICK, 1987), ya que la edad media de los esguines disminuye a lo largo de la primavera y los peces más viejos pueden esguinar con tallas superiores; en nuestros ríos, los esguines de 2 años de río tuvieron, en promedio, mayor tamaño que los de 1 año (LF 2^+ /LF 1^+ ; Narcea, 18,3/16,8 cm., significación t de Student: $P < 0,001$; Esva, 16,4/15,1 cm., $P < 0,001$; Cares, 19,6/16,9 cm., $P < 0,001$). El hecho de que en la mayoría de los esguines de 2 años no se aprecie crecimiento de primavera, es coherente con este esquema y apoya también la posibilidad de que la migración de esta clase de edad sea más temprana (ver también NICIEZA *et al.*, 1991).

La variación interanual en la longitud media de los esguines es significativa en los ríos Narcea y Cares. Por lo tanto, no podemos afirmar taxativamente que la talla de esguinaje esté fijada; evidentemente, tampoco lo está la edad de esguinaje. Aun así, la existencia de crecimiento compensatorio durante el período que precede a la migración de los esguines, y el hecho de que la variabilidad entre ríos sea mayor que la variabilidad entre años dentro de ríos, sugieren que el tamaño de esguinaje es restringido activamente a un intervalo de longitud que presumiblemente confiere una ventaja en cuanto a supervivencia durante las primeras etapas en el medio marino.

FIGURA 4.2. Distribución de frecuencias de las tallas de los juveniles en el primer invierno de vida en el río (bloque de figuras de la izquierda) y en la fase de esguinaje (derecha), obtenidas mediante retrocálculo a partir de salmones anadromos capturados en las temporadas de pesca de 1982 a 1990 en los ríos Narcea, Esva y Cares. Hemos diferenciado, en cada caso, a los salmones con crecimiento primaveral previo al esguinado (1^+ ; rayado) de los que esguinaron con la misma talla que tenían en el invierno anterior (1^0 ; en negro).

FIGURE 4.2. Length frequency distribution of juvenile Atlantic salmon at the end of their first growth period (group of figures on the left) and during the smolting phase (right), obtained by backcalculation from anadromous salmon caught in the fishing seasons of 1982 to 1990 in the rivers Narcea, Esva and Cares. We have differentiated, in every case, individuals showing a spring growth phase prior to smolting (1^+ ; striped) from those with the same size in winter than at smolting (1^0 ; block).

Con objeto de verificar esta hipótesis se compararon los coeficientes de variación de las longitudes retrocalculadas al final del primer período de crecimiento (LRI) con las obtenidas mediante el mismo método para la fase de

esguinaje (LRE) en salmones de 1 año de río. La variabilidad en tamaño de esguinaje resultó ser sensiblemente menor que la variabilidad en el tamaño alcanzado al final del invierno: los coeficientes de variación de LR1 son sistemáticamente más altos que los de LRE para todos los ríos, cohortes de esguinaje y clases de edad de mar considerados (test de Wilcoxon, $P < 0,0001$, $n = 34$). Además, el porcentaje de esguines 1^0 está correlacionado negativamente con el valor medio del incremento en longitud (es decir, LRE-LR1) de los esguines 1^+ ($r = 0,622$, $P = 0,003$; $n = 20$); esto implica que en aquellas situaciones (ríos/años) en que el tamaño alcanzado al final del primer período de crecimiento ha sido más favorable, ha habido simultáneamente una alta proporción de esguines que no han experimentado crecimiento primaveral, y un crecimiento medio pequeño en los que sí lo han hecho.

Los cambios interanuales en la talla media de los esguines siguen una tendencia común en los ríos Cares y Narcea ($r = 0,914$, $P < 0,05$; $n = 5$), pero no hay correlación significativa entre ninguno de estos y el río Esva ($r = 0,446$, y $r = 0,578$, $P > 0,05$); en ningún caso se encontraron correlaciones significativas entre ríos para el tamaño al final del primer período de crecimiento y los juveniles del río Esva fueron siempre de menor tamaño que los de las otras dos poblaciones (Fig. 4.3.A). Prácticamente todos los salmones de estas poblaciones permanecen entre 1 y 2 años en el río, representando los de 3 años menos del 0,05% de las muestras de adultos y juveniles. La mayor parte de los esguines tienen un año de edad, pero el porcentaje varía entre poblaciones (Fig. 4.3.B). En el Narcea, la proporción de salmones de 1 año de río tiene un rango de variación interanual del 85% al 99% (1985, 1987-1991). En el Cares varía entre el 74% y el 96% (1988-1991), mientras que en el Esva es sustancialmente menor (54%-90%; 1984 y 1987-1991; ver Tabla 2.1., en Capítulo 2). Así, la secuencia decreciente observada para el crecimiento durante el primer año (Narcea > Cares >> Esva) coincide exactamente con la correspondiente a la proporción de salmones de 1 año de río, lo que confirma la estrecha relación que existe entre la intensidad del crecimiento y la edad de esguinaje. El hecho de que la talla de esguinaje muestre una variabilidad entre poblaciones elevada en comparación con la variabilidad interanual dentro de poblaciones (ver BAGLINIÈRE, 1976a; GIBSON y CÔTÉ, 1982; HESTHAGEN y GARNÅS, 1984; CHADWICK, 1987; NICIEZA y BRAÑA, 1993a) sugiere que el tamaño de esguinaje puede ser realmente un carácter específico de cada población, resultado de la adaptación a las condiciones locales (RIDDELL y LEGGETT, 1981; LARSSON, 1985; LUNDQVIST *et al.*, 1988). Entre estas condiciones, posiblemente las más decisivas sean las que se refieren a las diferencias estacionales en los niveles de predación a que se ven sometidos los esguines en los estuarios y áreas costeras (REITAN *et al.*, 1987; HVIDSTEN y LUND, 1988; HVIDSTEN y HANSEN, 1988) y la temperatura del agua (SIGHOLT y FINSTAD, 1990). Las diferencias en las condiciones de crecimiento en el río podrían explicar también ligeras diferencias en el tamaño de los esguines. Los ríos Narcea y Cares discurren principalmente sobre substratos calcáreos, y los valores de conductividad y concentraciones de calcio, fosfatos y nitratos son sensiblemente superiores a los del río Esva, cuya cuenca de captación se dispone sobre un área silíceo (Confederación Hidrográfica del Norte de España). Esto parece traducirse en tasas de crecimiento menores para la población del Esva, como se ha demostrado en el mismo área para poblaciones de Trucha Común (*Salmo trutta*) de ríos que discurren sobre substratos silíceos (REYES-GAVILÁN *et al.*, en prensa). Como hemos señalado anteriormente, la posibilidad de aclimatación al agua salada sigue un ritmo circanual que limita el período apto para la migración y, por tanto, también el tiempo disponible para alcanzar un tamaño adecuado antes de entrar en el mar. De esta forma, si el tiempo y el tamaño óptimos de migración son aproximadamente similares en las tres poblaciones, los esguines de 1 año del Río Esva deberían ser, en promedio, de menor tamaño, más tardíos, o menos frecuentes en relación a las clases de edad superiores, que los esguines de los otros dos ríos. Los resultados obtenidos corroboran al menos dos de esas predicciones: el tamaño de esguinaje y la proporción de esguines de 1 año fueron menores en el río Esva.

FIGURA 4.3. Variabilidad entre años y entre ríos del tamaño de los juveniles y la proporción de esguines de un año.

A. Las barras representan la longitud media en el primer invierno de río (escala a la izquierda) para los salmones de los ríos Narcea, Esva y Cares. Los símbolos unidos por líneas (escala a la derecha) representan la longitud de los esguines de los mismos ríos. Las tallas se han obtenido, en ambos casos, mediante retrocálculo a partir de salmones adultos de todas las edades de mar (tamaño de muestra sobre las barras), y se han agrupado según el año de esguinado del que proceden.

B. Proporción de esguines de un año entre los salmones capturados en las temporadas de pesca que se relacionan, en los ríos Narcea, Esva y Cares. Se indica, en cada caso, el tamaño de muestra.

FIGURE 4.3. *Variability among years and rivers of juvenile size and proportion of one-year-old smolts.*

A. *Bars represent mean fork length in the first winter (applied to the left scale) for juvenile salmon of the rivers Narcea, Esva and Cares. The connected symbols (upper part; scale on the right side) represent mean smolt lengths for the same rivers. In both cases fork lengths were obtained after backcalculation from scales of adult salmon of all sea age classes (sample size on the bars), grouped according to their smolting year.*

B. Percentage of one-year-old smolts among adult salmon angled in the referred fishing year, in the rivers Narcea, Esva and Cares. Numbers on bars indicate sample size.

El proceso de esguinaje en el Salmón Atlántico está acoplado al desarrollo de un patrón de crecimiento bimodal durante el primer año de vida (revisión en Capítulo 3). El desarrollo de bimodalidad puede interpretarse como un mecanismo de filtrado, mediante el cual se bloquearía una vía de desarrollo cuando las posibilidades de alcanzar el tamaño adecuado en la siguiente primavera son reducidas. En este sentido, la existencia de bimodalidad en crecimiento puede absorber parte de la variabilidad potencial del tamaño de esguinaje, mientras que la extensión del crecimiento de primavera es el resultado de un balance entre tamaño y tiempo adecuados para entrar en el medio marino.

4. TAMAÑO DE ESGUINAJE Y EDAD DE MADURACIÓN

En el río Narcea la longitud de esguinaje no difiere significativamente entre los salmones de edad 1.1 y 1.2 (río/mar) y tampoco se aprecian cambios en la proporción de cada clase de edad a lo largo de los intervalos de talla de esguinaje considerados (Fig. 4.4.; NICIEZA y BRAÑA, 1993b). Por el contrario, en los otros dos ríos estudiados, el tamaño con que esguinan los salmones de edad 1.1 es mayor que la de los 1.2. Las diferencias entre salmones 1.1 y 1.2 con respecto al porcentaje de peces sin crecimiento de primavera (esguines 1⁰) no fueron significativas en ninguno de los tres ríos. Para el período de estudio, la variación interanual afectó tanto a la talla de esguinaje (diferencias significativas entre años en los ríos Narcea y Cares), como al incremento en longitud correspondiente a crecimiento de primavera (diferencias significativas en los ríos Narcea y Esva; NICIEZA y BRAÑA, 1993b).

En conclusión, en las poblaciones de salmón de los ríos Esva y Cares, la duración de la fase marina tiende a ser menor para los esguines de mayor tamaño. Esta relación entre tamaño de los esguines y edad de maduración ha sido verificada también en otras especies de salmónidos: *Oncorhynchus mykiss* (WARD y SLANEY, 1988), *O. kisutch* (BILTON *et al.*, 1982), *O. nerka* (HYATT y STOCKNER, 1985). También se ha observado en el Salmón Atlántico, si bien en esta especie los factores genéticos pueden ser más importantes (NÆVDAL, 1983; RITTER *et al.*, 1986; SKILBREI, 1989). En las poblaciones analizadas en los ríos cantábricos, la mayor parte de los salmones de 1 año de mar son machos mientras que entre los de 2 años de mar las hembras son numéricamente dominantes (PRÉVOST *et al.*, 1991; ver también Capítulo 7). Dado que durante la fase fluvial juvenil los machos pueden tener tasas de crecimiento mayores que las hembras (NÆVDAL *et al.*, 1983), no se puede descartar en principio que la relación observada en los ríos Esva y Cares sea una consecuencia de diferencias entre sexos en las tasas de crecimiento de machos y hembras. Sin embargo, en las muestras de juveniles disponibles (edad 0⁺ y 1⁺ del río Pigüña) no se hemos detectado diferencias en crecimiento entre sexos.

FIGURA 4.4. Variación de la relación entre el número de salmones de uno y dos inviernos de mar (entre los de un año de río) y el tamaño de esguinado (retrocalculado) para las poblaciones de los ríos Narcea, Esva y Cares. Las clases de tamaño tienen los siguientes límites (longitud furcal, cm.): 1: 9,0-11,9; 2: 12,0-13,9; 3: 14,0-15,9; 4: 16,0-17,9; 5: 18,0-19,9; 6: > 20. No se ha representado un valor concreto para la clase 6 del río Esva, debido a que todos los esguines de más de 20 cm son 1SW en este caso. La correspondencia entre la proporción 1SW/2SW y la jerarquía de tamaño de los esguines resulta positiva y significativa para los ríos Esva y Cares (coeficiente de Spearman; $r_s = 0,94$, $P < 0,05$ y $r_s = 1,0$, $p < 0,01$, respectivamente), pero no para el Narcea ($r_s = 0,37$; $P > 0,1$).

FIGURE 4.4. Variation of the ratio between the number of one-sea-winter and two-sea-winter salmon (all of river age 1) and the smolt size (backcalculated) for the populations of the rivers Narcea, Esva and Cares. Limits for size classes (fork length, cm.) are: 1: 9.0-11.9; 2: 12.0-13.9; 3: 14.0-15.9; 4: 16.0-17.9; 5: 18.0-19.9; 6: >20. All the smolts larger than 20 cm. in the river Esva are 1SW, and therefore we have not assigned a concrete value to the class 6 in that river. The ratio 1SW/2SW was significantly correlated with smolt size for the rivers Esva and Cares (Spearman rank correlation coefficient $r_s = 0.94$, $P < 0.05$ y $r_s = 1.0$, $p < 0.01$, respectively), but was not for the river Narcea ($r_s = 0.37$, $P > 0.1$).

La influencia del tamaño de esguinaje sobre la edad de primera maduración parece ser más fuerte entre la descendencia de salmones de diferente edad de mar que entre la originada a partir de reproductores de la misma edad de mar, cualquiera que sea ésta (RITTER *et al.*, 1986). La estructura de edades de mar de las tres poblaciones consideradas en este trabajo es similar y, presumiblemente, favorece la interacción reproductiva entre salmones de un invierno de mar (1SW; mayoritariamente machos) y de dos inviernos de mar (2SW; mayor proporción de hembras). En consecuencia, la ausencia de relación entre tamaño de esguinaje y edad de maduración observada en

el Río Narcea tampoco puede explicarse en función de la composición de la población reproductora.

5. CRECIMIENTO MARINO Y EDAD DE MAR

Las diferencias en el incremento de talla experimentado durante el primer período de crecimiento marino (INCM1) fueron significativas y consistentes entre años en los ríos Esva y Narcea, en donde los salmones 2SW crecieron más que los 1SW hasta la formación del primer anillo oceánico. Las tasas de crecimiento en el mar resultaron estar inversamente relacionadas con el tamaño de los esguines; al eliminar el efecto del tamaño de esguinaje (mediante análisis de covarianza), la ventaja en crecimiento (INCM1) de los salmones 2SW se mantuvo sólo en una población (NICIEZA y BRAÑA, 1993b). Por otra parte, no parece existir una relación clara entre la longitud alcanzada al final del primer período de crecimiento marino y la edad de primera maduración; en ese momento, los salmones 2SW fueron mayores que los 1SW en las muestras correspondientes al Río Narcea, pero no se observaron diferencias importantes en las otras dos poblaciones.

Algunos autores han sugerido que la edad de maduración podría depender de las tasas de crecimiento en el mar o estar condicionada por la consecución de un tamaño mínimo (p. ej., SCHAFFER y ELSON, 1975; PETERMAN, 1985). De ser cierta alguna de esas hipótesis, el incremento en crecimiento (INCM1) o la talla al final del primer invierno de mar (LM1) deberían ser diferentes entre salmones 1SW y 2SW y, además, cabría esperar que la dirección de esas diferencias fuera más o menos constante entre poblaciones y entre años dentro de poblaciones. Por otra parte, si el desencadenamiento del proceso de maduración se produce al superar un umbral de tamaño o una tasa de crecimiento determinados, esos parámetros deberían mantenerse invariables frente a cambios en el medio marino, resultando las variaciones de las condiciones oceánicas en cambios en la edad media de maduración más que en el crecimiento medio de los individuos de cada clase de edad. Sin embargo, esas premisas no se cumplen en el caso de las poblaciones cantábricas de Salmón Atlántico, ya que ni el tamaño alcanzado al final del primer período de crecimiento en el mar, ni las tasas de crecimiento durante ese período, ejercen una influencia importante sobre edad de maduración (NICIEZA y BRAÑA, 1993b). En primer lugar, aunque para ambas variables se detectaron diferencias en relación con la edad de mar, éstas no fueron coherentes entre distintos ríos. Además, la variabilidad (INCM1 y LM1) observada entre años fue muy superior a la variabilidad entre clases de edad. Por ejemplo, los incrementos en longitud fueron mucho menores en 1989 y 1990 que en cualquiera de los años anteriores, independientemente de la edad del mar (Figura 4.5.). Por último, el diagrama de dispersión de INCM1 frente a la relación numérica entre las capturas de salmones 1SW y 2SW no sugiere ninguna relación entre el crecimiento marino y la edad de maduración. En este sentido, DEMPSON *et al.* (1986) tampoco encontraron evidencias de que las condiciones de crecimiento en el mar influyeran en la edad de maduración (ver también, O'CONNELL y ASH, 1993). Alternativamente, existe la posibilidad de que las diferencias observadas en crecimiento marino sean el resultado indirecto de diferencias genéticas o ecológicas entre los individuos que maduran con diferentes edad de mar, por ejemplo, de diferencias en las áreas de alimentación utilizadas por cada grupo. La sincronización entre ríos con respecto a la variación interanual de INCM1 sugiere asimismo que el crecimiento marino depende estrechamente de las condiciones oceánicas globales, o bien que los peces de *stocks* vecinos se mueven hacia áreas de alimentación comunes a través de las mismas zonas.

FIGURA 4.5. Variabilidad interanual (años de esguinado: 1986 a 1990) en la intensidad del crecimiento durante el primer año en el mar de los salmones de un año de río (considerando conjuntamente los individuos de uno y dos inviernos de mar) de los ríos Narcea, Esva y Cares.

FIGURE 4.5. Among year variability (smolting years from 1986 to 1990) in growth intensity during the first winter at sea for previous one-year-old smolts from the rivers Narcea, Elva and Cares. Individuals of one- and two sea-winter were gathered.

6. RELACIONES ENTRE CRECIMIENTO EN AGUA DULCE Y CRECIMIENTO MARINO

Para examinar las relaciones entre las dos grandes fases en el crecimiento de los salmones, se realizó un análisis de regresión de la longitud alcanzada al final del último invierno en agua dulce (LR1 o LR2) y el crecimiento de primavera (CP) sobre el incremento en longitud durante el primer período de crecimiento marino, INCM1. Para el conjunto de todos los años, la longitud alcanzada en invierno entró en el modelo «step-wise» en 5 de los 6 grupos de edad considerados. CP entra en estos modelos sólo después de que LR1 o LR2 han sido incluidos en la ecuación, pero su incorporación resulta en un fuerte aumento del coeficiente de determinación (R^2). Los coeficientes de regresión correspondientes al segundo paso resultaron en todos los casos negativos. La varianza de INCM1 explicada por la talla de esguinaje (CP + LR1 o LR2) es de una magnitud dos veces superior a la explicada por LR1 o LR2.

Cuando se consideran separadamente las clases de edad 1.1 y 1.2 para cada año de esguinaje, la regresión de INCM1 sobre la talla de esguinaje revela un patrón de crecimiento compensatorio, probablemente extensible a otras fases del desarrollo como se veía anteriormente para el período anterior al esguinaje. En general, existe una relación positiva entre el tamaño de esguinaje y las tasas de crecimiento durante la fase marina (RITTER, 1975; LUNDQVIST *et al.*, 1988). En nuestro estudio, el tamaño de esguinaje está positivamente correlacionado con la talla alcanzada al final del primer invierno en el mar, pero inversamente correlacionado con el incremento en longitud (INCM1). En la mayoría de los casos, las correlaciones son aún significativas cuando se contrastan para cada año de esguinaje. Esto puede deberse simplemente a que los esguines que migran ya avanzada la estación de crecimiento (1^+) tuvieran un tamaño superior al de los esguines de finales de invierno (1^0). Sin embargo, esa posibilidad no explicaría las correlaciones negativas entre LR1 y INCM1, ni tampoco que la correlación negativa entre la talla de esguinaje y INCM1 se conservara en esguines sin crecimiento de primavera (1^+), para los que se puede asumir que el segundo período de crecimiento comienza aproximadamente al mismo tiempo. Además, la talla media de los esguines tiende a disminuir a lo largo del período de migración (BAGLINIÈRE, 1976a; HANSEN y JONSSON, 1985; JONSSON *et al.*, 1990) o a permanecer más o menos constante dentro de una clase de edad (NICIEZA *et al.*, 1991; NICIEZA y BRAÑA, 1993a).

Los resultados presentados anteriormente coinciden con los descritos, también para el Salmón Atlántico, por SKILBREI (1989), quien encontró una correlación positiva entre el tamaño alcanzado al final del primer año en el mar y la talla de esguinaje y negativa entre el incremento de tamaño correspondiente al primer período de crecimiento marino y la longitud cae los esguines (SKILBREI, 1990). Aunque el efecto de compensación fue mayor en los individuos que habían madurado durante la fase fluvial, también se detectó entre los inmaduros, incluso después de ajustar las tasas de crecimiento a una talla de esguinaje constante. El crecimiento compensatorio parece afectar también al segundo período de crecimiento marino (NÆVDAL *et al.*, 1979), e igualmente al crecimiento en la fase de agua dulce previa al esguinado (NICIEZA y BRAÑA, 1993a). En el caso de los preesguines, hemos puesto de manifiesto que una parte de esa compensación podría derivar de la variabilidad individual en el tiempo de migración. Sin embargo, en el estudio de SKILBREI (1990) el tiempo estaba fijado, lo que implica que el crecimiento compensatorio resulta de diferencias en las tasas de crecimiento. La existencia de crecimiento compensatorio se ha documentado en varias especies de salmónidos (BILTON y ROBINS, 1973; SMITH, 1981; WEATHERLEY Y GILL, 1981; DOBSON y HOLMES, 1984; KINDSCHI, 1988), pero las bases fisiológicas de la compensación de las tasas de crecimiento apenas han sido exploradas (MIGLAVS y JOBLING, 1989; QUINTON y BLAKE, 1990); se ha sugerido que la compensación podría estar relacionada con una mayor eficiencia o mayor actividad de alimentación por parte de los individuos que comienzan el nuevo período de crecimiento con un balance energético menos favorable (DILL y FRASER, 1984; MAGNHAGEN, 1988; GOTCEITAS y GODIN, 1991). En este trabajo, el crecimiento compensatorio, es probablemente el resultado de dos componentes: variación en la fecha de entrada en el mar y variación en tasas de crecimiento. Esto apoya y extiende a poblaciones naturales de Salmón Atlántico el patrón de crecimiento descrito por SKILBREI (1990) en *stocks* cultivados. La compensación del crecimiento parece ocurrir en diferentes fases del ciclo de vida, lo que puede estar relacionado con el hecho de que el tamaño sea un factor importante en la supervivencia de los esguines en el medio marino (*e. g.*, BILTON *et al.*, 1982; MATHEWS e ISHIDA, 1989; HENDERSON y CASS, 1991) y tenga múltiples aplicaciones en el éxito reproductivo de los individuos que alcanzan la madurez sexual (KEENLEYSIDE y DUPUIS, 1988; VAN DEN BERGHE y GROSS, 1989; HUTCHINGS, 1991; GROSS, 1991).

En definitiva, tanto la relación directa entre la talla de esguinaje y el adelanto de la maduración, como la ausencia de un patrón estable entre poblaciones con respecto a la relación entre crecimiento marino y edad de maduración, apoyan la idea de que la edad de maduración puede estar determinada, en alguna medida, con anterioridad al inicio de la fase marina (RANDALL *et al.*, 1986; CHADWICK *et al.*, 1987; GROSS, 1991; O'CONNELL y ASH, 1993). Este hecho se puede interpretar como un resultado particular de la hipótesis general que sostiene que la edad de primera maduración depende de las tasas de crecimiento durante las primeras fases del desarrollo. Las diferencias en la intensidad del crecimiento marino entre peces que permanecen 1 ó 2 años en el medio oceánico son, probablemente, consecuencia de diferencias en los patrones de migración de ambas clases de edad (DEMPSON *et al.*, 1986), más que determinantes de la edad de maduración.

BIBLIOGRAFÍA

Adams, C. E.; y Thorpe, J. E. (1989): «Photoperiod and temperature effects on early development and reproductive investment in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.)». *Aquaculture*, 79: 403-409.

Allen, K. R.; Saunders, R. L., y Elson, P. F. (1972): «Marine growth of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the Northwest Atlantic». *J. Fish. Res. Board Can.*, 29: 1373-1380.

- Baglinière, J. L. (1976a): «Étude des populations de saumon Atlantique (*Salmo salar* L., 1766) en Bretagne-Basse Normandie». *Ano. Hydrobiol.*, 7: 159-177.
- Baglinière, J. L. (1976b): «Les populations de saumon Atlantique (*Salmo salar* L., 1766) en Bretagne-Basse Normandie». *Ann. Hydrobiol.*, 7: 141-158.
- Berg, O. K.; Finstad, B.; Grande, G., y Wathne, E. (1990): «Growth of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in a variable diel temperature regime». *Aquaculture*, 90: 261-266.
- Berglund, I.; Schmitz, M., y Lundqvist, 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., y Robins, G. L. (1973): «The effects of starvation and subsequent feeding on survival and growth of Fulton channel sockeye salmon fry (*Oncorhynchus nerka*)». *J. Fish. Res. Board Can.*, 30: 1-5.
- 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.
- Chadwick, E. M. P. (1987): «Causes of variable recruitment in a small Atlantic salmon stock». *American Fisheries Society Symposium*, 1:390-401.
- Chadwick, E. M. P.; Claytor, R. R.; Léger, C. E., y Saunders, R. L. (1987): «Inverse correlation between ovarian development of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts and sea age». *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 44: 1320-1325.
- Dempson, J. B.; Myers, R. A., y Reddin, D. G. (1986): «Age at first maturity of Atlantic salmon (*Salmo salar*), influences of the marine environment», pp. 79-89, en *Salmonid age at maturity*, D. J. Meerburg (ed.). *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, 89.
- Dill, L. M., y Fraser, D. F. (1984): «Risk of predation and the feeding behaviour of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*)». *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 16: 65-71.
- Dobson, S. H., y Holmes, R. M. (1984): «Compensatory growth in the rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson». *J. Fish Biol.*, 25: 649-656.
- Eriksson, L. O., y Lundqvist, H. (1982): «Circannual rhythms and photoperiod regulation of growth and smolting in Baltic salmon, (*Salmo salar* L.)». *Aquaculture*, 28: 113-121.
- Francis, R. I. I. C. (1990): «Backcalculation of fish length: a critical review». *J. Fish. Biol.*, 36: 883-902.
- Gardner, M. L. (1976): «A review of factors which may influence the sea-age and maturation of Atlantic salmon *Salmo salar*». *J. Fish Biol.*, 9: 289-327.
- Gibson, R. J., y Côté, Y. (1982): «Production de saumonets et recaptures de saumons adultes étiquetés à la rivière Matamec, Côte-Nord, Golfe du Saint-Laurent, Québec». *Nat. Can. (Que)*, 109: 13-25.
- Gjerde, B. (1984): «Response to individual selection for age at sexual maturity in Atlantic salmon». *Aquaculture*, 38: 229-240.
- Gotceitas, V., y Godin, J. G. (1991): «Foraging under the risk of predation in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.): effects of social status and hunger». *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 29: 255-261.
- Gross, M. R. (1991): «Salmon breeding behaviour and life history evolution in changing environments». *Ecology*, 72: 1180-1186.
- Hansen, L. P., y Jonsson, B. (1985): «Downstream migration of hatchery-reared smolts of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the River Imsa, Norway». *Aquaculture*, 45: 237-248.

- Hansen, L. P., y Jonsson, B. (1989): «Salmon ranching experiments in the River Imsa: effect of timing of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolt migration on survival to adults». *Aquaculture*, 82: 367-373.
- 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.
- Henderson, M. A., y Cass, A. J. (1991): «Effect of smolt size on smolt-to-adult survival for Chilko Lake sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*)». *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 48: 988-994.
- Hesthagen, T., y Garnås, E. (1984): «Smolt age and size of Atlantic salmon *Salmo salar* L. and sea trout *Salmo trutta* L. in a Norwegian river». *Fauna norvegica Ser. A*, 5: 46-49.
- Hesthagen, T., y Garnås, E. (1986): «Migration of Atlantic salmon smolts in River Orkla of central Norway in relation to management of a hydroelectric station». *North American Journal of Fisheries Management*, 6: 376-382.
- Hutchings, J. A. (1991): «Fitness consequences of variation in egg size and food abundance in brook trout *Salvelinus fontinalis*». *Evolution*, 45: 1162-1168.
- Hvidsten, N. A., y Hansen, L. P. (1988): «Increased recapture rate of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., stocked as smolts at high water discharge». *J. Fish Biol.*, 32: 153-154.
- Hvidsten, N. A., y Lund, R. A. (1988): «Predation on hatchery-reared and wild smolts of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in the estuary of the River Orkla, Norway». *J. Fish Biol.*, 33: 121-126.
- Hyatt, K. D., y Stockner, J. G. (1985): «Responses of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) to fertilisation of British Columbia lakes». *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42: 320-331.
- Jensen, A. (1990): «Growth of young migratory brown trout *Salmo trutta* correlated with water temperature in Norwegian rivers». *J. Anim. Ecol.*, 59: 603-614.
- Johnston, C. E., y Saunders, R. L. (1981): «Parr-smolt transformation of yearling Atlantic salmon (*Salmo salar*) at several rearing temperatures». *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38: 1189-1198.
- Jonsson, N.; Jonsson, B., y Hansen, L. P. (1990): «Partial segregation in the timing of migration of Atlantic salmon of different ages». *Anim. Behav.*, 40: 313-321.
- Keenleyside, M. H. A., y Dupuis, H. M. C. (1988): «Courtship and spawning competition in pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*)». *Can. J. Zool.*, 66: 262-265.
- Kindschi, G. A. (1988): «Effect of intermittent feeding on growth of rainbow trout, *Oncorhynchus gairdneri* Richardson». *Aquaculture and Fisheries Management*, 19: 213-215.
- Larsson, P. O. (1985): «Predation on migrating smolts as an important regulating factor for salmon (*Salmo salar*) populations». *J. Fish Biol.*, 26: 391-397.
- 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.
- Magnhagen, C. (1988): «Predation risk and foraging in juvenile pink (*Oncorhynchus gorbuscha*) and chum salmon (*O. keta*)». *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 45: 592-596.
- Mathews, S. B., y Ishida, I. (1989): «Survival, ocean growth, and ocean distribution of differentially timed releases of hatchery coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*)». *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 46: 1216-1226.
- 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.

- Metcalf, N. B., y Thorpe, J. E. (1990): «Determinants of geographical variation in the age of seaward-migrating salmon, *Salmo salar*». *J. Anim. Ecol.*, 59: 135-145.
- MIGLAVS, L., y JOBLING, M. (1989): «Effects of feeding regime on food consumption, growth rates and tissue nucleic acids in juvenile Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, with particular respect to compensatory growth». *J. Fish Biol.*, 34: 947-957.
- Murphy, M. L.; Heifetz, J.; Johnson, S. W.; Koski, K. V., y Thedinga, J. F. (1986): «Effects of clear-cut logging with and without buffer strips on juvenile salmonids in Alaskan streams». *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43: 1521-1533.
- Nævdal, G. (1983): «Genetic factors in connection with age at maturity». *Aquaculture*, 33: 97-106.
- Nævdal, G.; Leroy, R., y Møller, D. (1983): «Sources of variation in weight and length of Atlantic salmon». *Fiskeridirektoratets Skrifter Serie Havundersokelser*, 17: 359-366.
- Nævdal, G.; Holm, M.; Ingebrigtsen, O., y Møller, D. (1978): «Variation in age at first spawning in Atlantic salmon (*Salmo salar*)». *J. Fish. Res. Board Can.*, 35: 145-147.
- 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., y Braña, F. (1993a): «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 (eds.) *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, 118.
- Nicieza, A. G., y Braña, F. (1993b): «Relationships among smolt size, marine growth, and sea age at maturity of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in northern Spain». *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 50: 000-000.
- 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». *J. Fish Biol.*, 38: 509-523.
- O'connell, M. F., y Ash. E. G. M. (1993): «Smolt size in relation to age at first maturity of Atlantic salmon (*Salmo salar*): the role of lacustrine habitat». *J. Fish Biol.*, 42:551-569.
- Peterman, R. M. (1982): «Model of salmon age structure and its use in present forecasting and studies of marine survival». *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 39: 1444-1452.
- Peterman, R. M. (1985): «Patterns of interannual variation in age at maturity of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*)». *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42: 1595-1607.
- Prévost, E.; Vauclin, V.; Baglinière, J. L.; Braña, F., y Nicieza, A. G. (1991): «Application d'une méthode de détermination externe du sexe chez le Saumon Atlantique (*Salmo salar* L.) dans les rivières des Asturies (Espagne)». *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 323: 149-159.
- Quinton, J. C., y Blake, R. W. (1990): «The effect of feed cycling and ration level in the compensatory growth response in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*». *J. Fish Biol.*, 37: 33-41.
- 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.
- Reitan, O.; Hvidsten, N. A., y Hansen, L. P. (1987): «Bird predation on hatchery reared Atlantic salmon smolts, *Salmo salar* L., released in the River Eira, Norway». *Fauna norvegica Ser. A* 8: 35-38.
- Reyes-Gavilán, L. F.; Garrido, R.; Nicieza, A. G.; Toledo, M. M., y Braña, F. (en prensa): «Variability in growth, density and age-structure of brown trout populations under contrasting environmental conditions».

- Riddell, B. E.; y Leggett, W. C. (1981): «Evidence of no adaptive basis for geographic variation in body morphology and time downstream migration of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*)». *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38: 308-320.
- Ritter, J. A. (1975): «Relationships of smolt size and age with age at first maturity in Atlantic salmon». *Resource Development Branch, Maritimes Region, Technical Report Series N.ºMAR/F-75-5*: 7 pp.
- Ritter, J. A.; Farmer, G. J.; Misra, R. K.; Goff, T. R.; Bailey, J. K., y Baum, E. T. (1986): «Parental influences and smolt size and sex ratio effects on sea age at first maturity of Atlantic salmon (*Salmo salar*)», pp. 30-38, en *Salmonid age at maturity*, D. J. Meerburg (ed.), *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, 89.
- Saunders, R. L.; Henderson, E. B.; Glebe, B., y Loudenslager, E. J. (1983): «Evidence of a major environmental components in determination of the grilse: larger salmon ratio in Atlantic salmon (*Salmo salar*)». *Aquaculture*, 33: 107-118.
- Scarnecchia, D. L.; Isaksson, A., y White, S. A. (1989): «Effects of oceanic variations and the West Greenland fishery en age at maturity of Icelandic west coast stocks of Atlantic salmon (*Salmo salar*)». *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 46: 16-27.
- 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.
- Shearer, W. M. (1992): *Atlantic salmon scale reading guidelines. ICES Co-operative research report*, n.º 188.
- Sigholt, T., y Finstad, B. (1990): «Effect of low temperature en seawater tolerance in Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts». *Aquaculture*, 84: 167-172.
- Skilbrei, o. T. (1989): «Relationships between smolt length and growth and maturation in the sea of individually tagged Atlantic salmon (*Salmo salar*)». *Aquaculture*, 83: 95-108.
- Skilbrei, o. T. (1990): «Compensatory sea growth of mate Atlantic salmon, *Salmo salar* L., which previously matured as parr». *J. Fish Biol.*, 37: 425-435.
- Slaney, P. A., y Northcote, T. G. (1974): «Effects of prey abundance on density and territorial behaviour of young rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in laboratory stream channels». *J. Fish. Res. Board Can.*, 31: 1201-1209.
- Smith, M. A. K. (1981): «Estimation of growth potential by measurement of protein synthetic tales in feeding and fasting rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson». *J. Fish Biol.*, 19: 213-220.
- Van Den Berghe, E. P., y Gross, M. R. (1989): «Natural selection resulting from female breeding competition in a Pacific salmon (coho: *Oncorhynchus kisutch*)», *Evolution*, 43: 125-140.
- Ward, B. R., y Slaney, P. A. (1988): «Life history no smolt-to-adult survival of Keogh River steelhead trout (*Salmo gairdneri*) and the relationship to smolt size». *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 45:1110-1122.
- Weatherley, A. H., y Gill, H. S. (1981): «Recovery growth following periods of restricted rations and starvation in rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson». *J. Fish Biol.*, 18: 195-208.

RESUMEN

Hemos utilizado la técnica de retrocálculo sobre escamas de salmones capturados en la temporada de pesca deportiva en varios ríos de Asturias (Esva, Narcea, Cares) para analizar las relaciones que existen entre las principales etapas del crecimiento marino y fluvial reconocibles en las escamas. Entre los individuos que esguinan con un año existe crecimiento compensatorio en la primavera del año de esguinado, de modo que los individuos que llegan al final del primer período de crecimiento (primer invierno) con menor tamaño tienen después un mayor incremento en longitud hasta la fase de esguinaje; esto no implica necesariamente que existan diferencias individuales en las tasas de crecimiento, ya que podría intervenir, al menos en parte, la variabilidad en el tiempo de

migración, si los juveniles esguinan a medida que alcanzan un cierto tamaño. Esto implicaría que la talla de esguinado pudiera estar fijada, posibilidad que es compatible con el hecho de que la variabilidad entre ríos sea mayor que la variabilidad entre años dentro de cada río y con la reducción de variabilidad (coeficiente de variación) que se aprecia entre la talla al final del primer período de crecimiento y la talla de esguinado. Por otra parte, el porcentaje de esguines que no presenta crecimiento en primavera (I^0) está correlacionado negativamente con el incremento de tamaño de los esguines que sí presentan dicho crecimiento (I^+). Entre los salmones de los ríos Esva y Cares (pero no en los del río Narcea) el tamaño de esguinado (edad $1/1^+$) es significativamente mayor para los individuos de un invierno de mar que para los de dos. En los ríos Narceay Esva, los salmones que retornan con dos inviernos de mar presentan un incremento mayor de tamaño durante el primer período de crecimiento en el mar que los que vuelven tras pasar solamente un invierno en el mar; sin embargo, no hemos encontrado evidencias en este sentido en los salmones del río Cares. El incremento de talla durante el primer período de crecimiento en mar está correlacionado negativamente con el tamaño de esguinado, pero esto no absorbe totalmente las diferencias de tamaño de esguinado, ya que los esguines de mayor tamaño tienden a ser también mayores en el momento de formación del primer anillo marino.

SUMMARY

Analysis of the relationships among different phases of freshwater and marine growth.

We have used back-calculation procedures in order to assess relationships among several phases of the freshwater and marine growing processes for Atlantic salmon populations from the rivers of Asturias (northern Spain; rivers Esva, Narcea and Cares). In any of the rivers and smolting years, there are compensatory growth in the spring of the year of smolting, so the parr having lower size in the first growth period (first winter) experienced since then a larger size increment until smolting. This does not necessarily imply interindividual differences in growth rates, as variability in the time of migration may also account, at least partially, for such a pattern, provided that juvenile salmon could smolt and migrate after achieving some threshold size. Then, the smolt size could be rather constant, which agrees with our finding that variability among rivers is significantly larger than among years within rivers, and with the reduction in size variability (coefficient of variation) occurring from the end of the first growth period to the smolting phase. On the other hand, the proportion of smolts without spring growth (I^0) showed a significant negative correlation with the length increment of those fish that had spring increment (I^+). The smolting size is significantly higher among the one-year-old smolts for those returning after one winter in the sea than for the ones that spent two winters in the sea, in the rivers Esva and Cares, but no differences were found in the Narcea. Two-sea-winter salmon exhibited faster growth during the first years at sea than one-sea-winter ones only in the rivers Narcea and Esva. Length increment during the first growth period in the sea was inversely correlated with smolt size, but this did not account for all the differences in smolting size, as the largest smolts tended to maintain their size advantage at the time of formation of the first marine annulus.