



CAPÍTULO VI CARACTERIZACIÓN GENÉTICA DE LAS POBLACIONES ESPAÑOLAS NATIVAS DE SALMÓN ATLÁNTICO

Eva García Vázquez, Paloma Moran Martínez, Alberto Martín Pendás y Jorge Izquierdo Gutiérrez

1. LA VARIABILIDAD GENÉTICA EN LAS POBLACIONES DE SALMÓN ATLÁNTICO

Durante los años sesenta el desarrollo de la pesca intensiva de Salmón Atlántico en las costas de Groenlandia determinó la necesidad de estimar la contribución a la pesca de cada continente. Los primeros trabajos se centraron en el *locus* de la proteína transferrina. Existen cuatro alelos (variantes diferenciables bioquímicamente) segregando para este *locus*, de los que sólo uno (Tf2) es común para Europa y Norteamérica, estando restringido Tf1 a Europa y Tf3 y Tf4 a Norteamérica; por ello se propuso la existencia de dos razas: *Salmo salar europeus* y *S. salar americanus* (PAYNE *et al.*, 1971).

El estudio de la variabilidad del alelo Tf2 en Gran Bretaña sugiere la existencia de dos razas dentro de Europa: la raza céltica y la raza boreal, cuyo origen estaría asociado con las fases de la última glaciación. La raza boreal habría quedado aislada en el mar del Norte y posteriormente colonizado los ríos del norte de Europa a medida que fueron quedando libres de hielo; mientras, la raza céltica habría permanecido en las zonas del sur no afectadas por la glaciación.

En el año 1976 comienza a estudiarse la variación genética de *loci* enzimáticos detectables electroforéticamente. A partir de los primeros trabajos se han llevado a cabo numerosos estudios sobre la variación electroforética en esta especie, en los que se analiza la variabilidad entre ríos, dentro de ríos o en formas de vida alternativas (sedentarias y migradoras, por ejemplo). Una característica común de todos estos estudios es la escasa variabilidad detectada a pesar de que se han estudiado numerosos sistemas enzimáticos. Existen polimorfismos para un pequeño número de *loci*: aspartato amino transferasa-3, isocitrato deshidrogenasa-3, enzima málico-2, malato deshidrogenasa-3,4 y sorbitol deshidrogenasa, que son comunes a la mayoría de las poblaciones y que son responsables del 90% de la variación detectada en esta especie; como consecuencia, los estudios de variabilidad están basados en un número pequeño de *loci*. Se han descrito otros polimorfismos en sistemas enzimáticos, pero generalmente presentan muy poca variación, por lo que no son útiles para la identificación de poblaciones. No se han encontrado diferencias estrictas o alelos marcadores poblacionales, por lo que autores como DAVIDSON *et al.* (1989) han concluido que el instinto de retorno no es tan grande como se supone y las poblaciones no están genéticamente aisladas, o bien que las poblaciones actuales de salmón Atlántico han derivado recientemente de un ancestro común.

El Salmón Atlántico posee además polimorfismos cromosómicos. Los cromosomas representan la organización visible del genomio, el nivel superior de agrupación del ADN; por ello, la variabilidad a nivel cromosómico representa una importante reorganización genética en las poblaciones, aunque su causa sea desconocida hasta el momento. Los salmones americanos presentan un cariotipo en el cual tanto el número estándar de cromosomas ($2n$) como el número de brazos cromosómicos (NF) son menores que en las poblaciones europeas ($2n = 56$ y $NF = 72$ en los americanos frente a $2n = 58$ y $NF = 74$ en los europeos). Existe polimorfismo intrapoblacional para el número de cromosomas, así como para las bandas obtenidas mediante diferentes bandeos cromosómicos (bandeo C); estos polimorfismos se han utilizado igualmente para diferenciar poblaciones y *stocks* dentro de cada grupo (salmones americanos y europeos), aunque, como ocurre para los *loci* bioquímicos, tampoco sirven como marcadores poblacionales inequívocos.

Existe otra variabilidad genética que puede ser utilizada para diferenciar poblaciones de un modo mucho más preciso: se trata de la variabilidad revelada mediante técnicas de biología molecular, básicamente se trata de diferencias en secuencias de bases del ADN mitocondrial (de herencia materna) o nuclear que no se detectan a nivel fenotípico. Esta variación genética no está sujeta a selección (como en cambio sí lo están o pueden estarlo la enzimática y la cariotípica). Por este motivo, el grado de variabilidad es mucho mayor, y se puede utilizar para caracterizar y diferenciar poblaciones e incluso individuos y sus descendientes. La aplicación de las técnicas de genética molecular a la caracterización de poblaciones de salmónidos es muy reciente, por lo que aún no se dispone de un volumen de datos publicados comparable a los existentes para la variabilidad a nivel proteínico o

cromosómico. En los estudios llevados a cabo hasta ahora en diferentes poblaciones europeas (Proyecto C. E. FAR MA 2 480, 1992), se ha revelado que no existe tampoco a estos niveles fijación para alelos alternativos en diferentes poblaciones, por 1-3 que no existen marcadores absolutos que permitan determinar la pertenencia de un individuo a una población concreta. A pesar de ello, el nivel de diferenciación entre poblaciones que se consigue mediante estas técnicas es muy superior al encontrado cuando se utilizan los métodos clásicos isoenzimáticos o cromosómicos.

La similitud de las poblaciones europeas es teóricamente esperable. El período en el que las poblaciones de Europa occidental han estado separadas (postglacial) es demasiado corto a nivel evolutivo para que hayan surgido y se hayan fijado nuevas mutaciones específicas de cada población, o para que los procesos de deriva genética hayan determinado fijación alternativa de variantes ya existentes en las distintas poblaciones. Además, existe un flujo génico entre poblaciones vecinas muy bajo pero suficiente para impedir la fijación de mutaciones únicas. Las diferencias que se encuentran entre *stocks* o poblaciones de áreas geográficas diferentes son simplemente diferencias de frecuencias de variantes (alelos). Probablemente son el resultado de deriva genética o selección natural para genotipos localmente adaptados, en combinación con el aislamiento entre *stocks* que se deriva del *homing* o retorno al lugar de crecimiento fluvial típico de la especie.

2. LAS POBLACIONES ESPAÑOLAS: SU HISTORIA GENÉTICA

Este estudio se limitará a documentación sobre las poblaciones de Cantabria, Asturias y Galicia, pues la población del Bidasoa será tratada en un capítulo aparte. En primer lugar, es bastante confuso referirse a «poblaciones españolas» en sentido estricto. La prolongada e intensa historia de repoblaciones con alevines procedentes de otros países hace que sea imposible asegurar que los salmones que nacen en los ríos son auténticamente ancestrales o autóctonos, entendiéndose por tales los procedentes de las primitivas poblaciones naturales. Por ello es forzoso establecer comparaciones con poblaciones de otros países, intentando estimar sus diferencias y las distancias genéticas relativas. Por otra parte, las repoblaciones han sido una práctica muy extendida por todos los países europeos, de forma que tampoco son numerosas las poblaciones genéticamente puras.

Para tener una idea aproximada de lo que puede representar el patrimonio genético de los salmones españoles frente al resto de Europa, un dato estadístico: las capturas anuales medias en Escocia son unos 240.000 salmones capturados mediante pesca fluvial, mientras que las capturas totales españolas rara vez superan los 5.000 individuos. Los ríos de la Península Ibérica que poseen poblaciones naturales autorreproducibles (es decir, que tienen desove natural) son ríos de poca longitud accesible a salmones. Las poblaciones han debido adaptarse a condiciones ambientales extremadas para el patrón normal de la especie (temperatura alta, fotoperíodo diferente); de hecho, estas poblaciones son el límite Sur de la distribución geográfica natural del salmón en el mundo exceptuando los *stocks* introducidos en países de América Latina, de donde no son nativos.

Al tratarse de poblaciones pequeñas, adaptadas a un hábitat limitante, están sometidas a una serie de *stress* genéticos que no existen en otros lugares. Por ejemplo, el número de genitores es pequeño y variable en años sucesivos, al no estar suficientemente controlada la presión de pesca y además al haberse reducido los lugares de freza por manejo humano; esto produce oscilaciones en el patrón genético de las poblaciones, induciendo reducción natural de la variabilidad genética debido a «cuellos de botella» en los cuales el tamaño de población disminuye mucho. Otro ejemplo de *stress* genético puede ser el efecto más fuerte de la selección natural sobre estas poblaciones, al producirse condiciones ambientales desfavorables como sequías o vertidos incontrolados. Las poblaciones pequeñas tienen algunas características genéticas peculiares, entre las cuales destacan la oscilación grande de las frecuencias alélicas y la disminución normal de variabilidad genética, por simple efecto de pérdida de los alelos o variantes genéticas poco frecuentes debido al escaso número de genitores. La adaptación a condiciones ambientales locales, así como la simple deriva genética aleatoria, tenderían a diferenciar las poblaciones de los ríos vecinos; el patrón esperable sería diversidad entre ríos para los caracteres genéticos no sujetos a selección natural, y gran semejanza genética en caracteres afectados por las condiciones ambientales, por ejemplo la temperatura.

El efecto de las repoblaciones puede ser mayor aún en poblaciones de este tipo que en poblaciones numerosas, pues aunque está comprobado en muchos estudios que los repobladores generalmente no compiten ventajosamente con los alevines nativos, sí que pueden adaptarse, sobrevivir y retornar al río en ausencia de éstos. Por otra parte, la repoblación se ha llevado a cabo cada año con alevines procedentes del mismo *stock* en todos los ríos, por lo que es posible que este factor haya contribuido a homogeneizar las poblaciones de los distintos ríos.

Los pescadores y ribereños más ancianos hablan de una «raza autóctona» de salmones, que describen como «más cortos y jorobados que los de fuera». Este tipo de salmones, si ha existido, no se encuentra hoy en día en ningún río

español. Dado que no existen diferencias morfológicas heredables entre salmones de distintas procedencias (las diferencias morfológicas, cuando existen, son principalmente producto de variaciones ambientales), hay que recurrir al análisis de la variación a otros niveles. Las poblaciones de salmón españolas se han comenzado a analizar a nivel genético a finales de los años ochenta. Las primeras publicaciones sobre su estructura genética, analizando *loci* bioquímicos, datan del año 1988 (VERSPOOR *et al.*, 1988); también los primeros datos cromosómicos sobre salmones asturianos se publicaron en esa fecha (GARCÍA-VÁZQUEZ *et al.*, 1988). Otras publicaciones regionales y comunicaciones en Congresos datan de fechas similares (ver Apéndice). La historia genética de los salmones cantábricos es sin duda muy antigua, pero el conocimiento científico de ella es muy reciente.

3. LAS POBLACIONES ESPAÑOLAS A NIVEL CROMOSÓMICO

Las poblaciones naturales asturianas de Salmón Atlántico han sido analizadas a nivel cromosómico hasta el año 1991. En todas ellas, y en distintos estadios vitales, se ha encontrado polimorfismo en el número de cromosomas. El cariotipo más común es el *standard* de las poblaciones europeas, con $2n = 58$ cromosomas y $NF = 74$ brazos cromosómicos (Figura 6.1.). Sin embargo, aparecen proporciones significativas de individuos que, con el mismo número de brazos, poseen diferente número de cromosomas. Este tipo de polimorfismo se llama robertsoniano, y se debe a translocaciones en las cuales dos cromosomas acrocéntricos (de un solo brazo) se fusionan formando un metacéntrico (de dos brazos), o viceversa.

Los $2n$ variantes más comunes en las poblaciones asturianas son inferiores al número *standard* 58: $2n = 57$ y $2n = 56$; aunque también se encuentran normalmente algunos individuos con $2n = 59$ (ver Tabla 6.1.). No se ha encontrado diferencia estadísticamente significativa entre los polimorfismos de los cuatro ríos asturianos estudiados, Cares, Sella, Esva y Narcea; sin embargo, los polimorfismos de estos ríos sí son significativamente diferentes a los de otras zonas europeas, entre ellas las que dieron origen a los *stocks* utilizados en las repoblaciones, como el Shin. También existen otros polimorfismos cromosómicos. Por ejemplo, el tamaño de un bloque de heterocromatina (revelado mediante bandedo-C o mediante hibridación *in situ*; ver Figura 6.2.) en el cromosoma 8 es variable. Comparando la variabilidad de la población del Esva con la de otras poblaciones europeas, se han encontrado diferencias estadísticamente significativas (Tabla 6.2.); sin embargo, la clase *standard* es la misma en todas (tamaño medio de banda) y las diferencias se obtienen por una frecuencia algo menor o mayor de las otras dos clases.

FIGURA 6.1. Cariotipo estándar de Salmón Atlántico europeo. Los 29 pares de cromosomas se han clasificado según la posición del centrómetro, el tamaño y las bandas de replicación.

FIGURE 6.1. European Atlantic salmon Karyotype arranged by chromosome size and centromere position. Homologous chromosomes were identified by the replication banding pattern.

FIGURA 6.2. 1a) y 1b) hibridación «in situ» de sondas de rDNA en metafases de Salmón Atlántico; las flechas separan los puntos de hibridación de la sonda, 2) polimorfismo observado en el par cromosómico 8, portador del NOR. 3) polimorfismo observado en el mismo par cromosómico mediante bandedo C (cromosomas a, b y e); el cromosoma d está teñido con el método estándar AG-NOR.

FIGURE 6.2. 1a and 1b. Fluorescence in situ hybridisation of rDNA probes to Atlantic salmon metaphase. Arrows indicate locations of red fluorescent spots corresponding to hybridisation sites. 2) Polymorphism observed in the NOR-bearing chromosome pair. 3) C-banding (a-c) and Ag-staining (d) of satellite-bearing chromosome in the Atlantic salmon.

TABLA 6.1.

Porcentaje de individuos de cada número cromosómico (2n) en los stocks alóctonos importados para repoblar los ríos asturianos durante cinco años consecutivos. Ast: distribución cromosómica promedio de los salmones analizados en los ríos cantábricos. N: número de individuos analizados.

Percentage of individuals of each chromosomal number (2n) in the foreign stock used for stocking Asturian rivers during five consecutive years. Ast: chromosomal distribution of Asturias-born Atlantic salmon. N: number of individuals analysed.

| Año | 2n | | | | | N |
|------|----|----|------|------|------|----|
| | 55 | 56 | 57 | 58 | 59 | |
| 1986 | 0 | 0 | 4,3 | 91,3 | 4,3 | 23 |
| 1987 | 0 | 0 | 14,8 | 70,4 | 14,8 | 27 |

| | | | | | | |
|-------------|-----|------|------|------|------|-----|
| 1988 | 0 | 6,7 | 13,3 | 44,4 | 35,5 | 45 |
| 1989 | 0 | 0 | 8,0 | 8,0 | 14,0 | 50 |
| 1990 | 3,7 | 30,1 | 11,1 | 46,5 | 8,6 | 243 |
| Ast | 0 | 16,6 | 17,2 | 60,8 | 5,3 | 355 |

TABLA 6.2.

Frecuencias de las variantes heterocromáticas encontradas en muestras de poblaciones europeas. N: número de individuos analizados. Procedencia de las poblaciones: Nansen, cultivada noruega; Blackwater, natural irlandesa; Shin, natural escocesa; Esva. natural asturiana. Variantes cromosómicas: L, banda C larga; M, banda C intermedia; S, banda C pequeña.

Frequencies of each chromosomal polymorphism found in different European populations. N = sample size. Populations origin: Nansen (Norway farmed), Blackwater (Ireland); Shin (Scotland); Esva (Spain). Chromosomal variants: L: Large, M: Medium; S: Small.

| Variante cromosómica | Muestra | | | |
|----------------------|---------|------------|------|------|
| | Nansen | Blackwater | Shin | Esva |
| N. | 41 | 25 | 33 | 37 |
| L | 0,15 | 0,30 | 0,29 | 0,34 |
| M | 0,54 | 0,42 | 0,50 | 0,55 |
| S | 0,32 | 0,28 | 0,21 | 0,11 |

Como conclusión general de este apartado, y como se apuntaba antes, las diferencias entre poblaciones españolas y procedentes de otras latitudes son a nivel estadístico (mayor o menor frecuencia de una variante heterocromática o de un número cromosómico); la especie tiene gran variabilidad intrapoblacional, pero las poblaciones son bastante homogéneas entre sí.

Los estudios cromosómicos, aunque no ofrezcan hasta el momento variantes genéticas marcadoras, son importantes. Los cromosomas representan la organización visible del genomio, y su estructura, organización y variantes aportan información básica sobre la genética y biología de esta especie. Por ejemplo, se ha descubierto mediante hibridación *in situ* que los genes que codifican los ribosomas (orgánulos celulares que sintetizan las proteínas) están situados a lo largo del brazo heterocromático que se tiñe mediante bandeo C (PENDAS *et al.* 1993). Por lo tanto, existe una gran variabilidad interindividual en el número de copias de esos genes (rDNA), aunque no todos son transcripcionalmente activos: la actividad productora de ribosomas está restringida a la zona de los organizadores nucleolares o NOR, situada en una sola región del brazo heterocromático (Figura 6.2.). Aunque estos avances en el conocimiento básico de la especie no tienen aplicación inmediata, su importancia es evidente en el contexto científico.

4. VARIABILIDAD EN SISTEMAS ENZIMÁTICOS

Se han analizado a nivel enzimático poblaciones de algunos de los principales ríos salmoneros de Cantabria, Asturias y Galicia, aunque el volumen de datos existente de cada una no es comparable entre sí. La Tabla 6.3. presenta los datos enzimáticos de los isoenzimas variables en juveniles nativos de ocho poblaciones. El conjunto de poblaciones analizadas ofrece diferencias estadísticamente significativas. Esto podría indicar que cada río tiene una estructura genética peculiar y diferente (al menos en parte) a los demás. Sin embargo, los ríos occidentales (Eo, Porcía y Esva) no difieren significativamente entre sí. Por otra parte, analizando los juveniles nativos en años consecutivos, se encuentra que la variación de la composición genética de un año a otro es también significativa; globalmente, la variación entre años dentro de un mismo río es casi tan grande como la variación entre ríos (Tabla 6.4.). Hay que matizar que la variación temporal no es la misma en todos los ríos; por ejemplo, el Cares y el Sella han variado en los tres últimos años su composición genética en mayor medida que el Esva o el Narcea. Esta variación temporal puede indicar varias cosas: bien un cambio aleatorio debido al pequeño tamaño de las poblaciones españolas, o una modificación de la estructura genética debida a la incorporación de genomiños extraños procedentes de los *stocks* repobladores. Los alevines importados que se utilizaron para repoblar todos los ríos son significativamente diferentes de los alevines nativos a nivel enzimático, siendo el enzima málico MEP-2* (Figura 6.3.) el que presenta una mayor diferencia entre unos y otros: los nativos tienen una frecuencia muy alta del alelo

100, mientras que los *stocks* repobladores importados, de latitudes muy superiores, presentaron una frecuencia intermedia o baja de dicho alelo (Tabla 6.5.).

Para incorporarse genomios repobladores a las poblaciones naturales, es necesario el retorno como adultos de los alevines repobladores, o bien la maduración precoz de dichos alevines con fecundación parcial de algunas puestas de hembras adultas. Ambas cosas parecen tener lugar en los ríos españoles. Por una parte, el retorno de repobladores como adultos ha sido comprobado mediante marcado físico (se han pescado adultos repobladores marcados): de ellos, todos los analizados eran añales. Por otra parte, a nivel genético (Tabla 6.6.) se encuentra que los añales son más similares a los repobladores; que los salmones de más años de mar (MSW), por lo que cabe concluir que los repobladores extranjeros retornan mayoritariamente como añales. Por ejemplo, en los ríos cántabros no hay evidencia de introgresión de genomios norteeuropeos a través de los MSW (VERSPOOR *et al.*, 1989); esto ha sido deducido a partir de los datos del enzima málico. Los salmones gallegos analizados del Miño y del Ulla, todos ellos grandes MSW, tienen igualmente una alta frecuencia del alelo MEP-2* 100, característica de los nativos del sur de Europa.

TABLA 6.3.

Loci enzimáticos en juveniles 0+ de salmón nativos de nueve ríos cantábricos. Frecuencia del alelo * 100 de los loci polimórficos en las poblaciones analizadas. N: número de individuos analizados. (1): datos de VERSPOOR *et al.* (1988).

*Enzymatic loci in juvenile (0+) Atlantic salmon of nine different Cantabrig rivers 100 * allele frequency for the polymorphic loci in the populations analysed. N: sample size. (1) data from Verspoor et al. (1988).*

| | LOCUS | | | | | |
|-----------------|-------|--------|----------|--------|-------|--------|
| | N | MEP-2* | MDH-3,4* | AAT-3* | IDH-2 | GPI-3* |
| Pas (1) | 39 | 1,000 | 1,000 | 0,808 | 1,000 | 1,000 |
| Asón (1) | 27 | 0,885 | 0,963 | 0,519 | 0,963 | 0,981 |
| Cares | 50 | 0,853 | 0,975 | 0,517 | 0,983 | 0,992 |
| Sella | 50 | 0,824 | 0,954 | 0,648 | 0,981 | 0,991 |
| Narcea | 50 | 0,818 | 1,000 | 0,806 | 1,000 | 1,000 |
| Esva | 50 | 0,939 | 0,939 | 0,660 | 1,000 | 1,000 |
| Navia | 14 | 0,786 | 0,929 | 0,643 | 0,964 | 1,000 |
| Porcía | 50 | 0,957 | 0,957 | 0,670 | 0,974 | 0,981 |
| Fe | 50 | 0,951 | 0,863 | 0,667 | 1,000 | 1,000 |

TABLA 6.4.

Análisis de la varianza entre muestras tomadas del mismo río en años sucesivos (variación temporal) y entre ríos. Las muestras consideradas son juveniles nativos de los ríos Esva (de 1990 a 1992), Narcea (de 1991 a 1992) y Sella (de 1987 a 1992).

Statistical analysis between samples of the same river taken in different years (temporal variation) and among different rivers. The samples considered are juvenile salmon born in the rivers Esva (1990, 1991, 1992), Narcea (1991 and 1992) and Sella (1987 and 1992).

| Origen varianza | Varianza absoluta | Varianza relativa |
|-------------------|-------------------|-------------------|
| Total | 0,03088 | 100% |
| Temporal | 0,01432 | 46,4% |
| Entre ríos | 0,01656 | 53,6% |

FIGURA. 6.3. Variación alélica del enzima málico en una electroforesis en gel de almidón.

FIGURE 6.3. Starch gel electrophoresis showing malic enzyme allelic variation.

TABLA 6.5.

Loci enzimáticos en los stocks alóctonos repobladores de los ríos cantábricos en los últimos cinco años. Frecuencias alélicas para cada locus polimórfico. N: número de individuos analizados.
Allele frequencies of the polymorphic loci analysed in the different Atlantic salmon stocks used for stocking Cantabrian rivers during the last five years. N: Number of individuals analysed.

| Locus | Alelo | N: | Stock alóctonos | |
|--------------------|-------|----|-----------------|-----------|
| | | | Escocia (Shin) | Irlanda |
| | | | 50 | 44 |
| MEP-2* | 100 | | 0,44 | 0,53 |
| | 125 | | 0,56 | 0,47 |
| MDH-3,4* | 100 | | 1,00 | 0,93 |
| | 80 | | 0,00 | 0,07 |
| AAT ³ * | 100 | | 0,74 | 0,75 |
| | 50 | | 0,16 | 0,25 (1) |
| | 25 | | 0,10 | - |
| IDH-4* | 100 | | 0,97 | 0,88 |
| | 116 | | 0,03 | 0,12 |

(1) AAT-3*50 y AAT-3*25 reunidos.

TABLA 6.6.

Frecuencias del alelo 100 * de los loci variables expresados en músculo de salmones adultos pescados en ríos cantábricos en 1992, clasificados por edades. AÑALES: salmones de un año de mar; MSW: salmones de más de un año de mar. N: número de individuos analizados. (1): datos de GARCÍA DE LEÁNIZ *et al.* (1989).
*Frequencies of the 100 * allele of the polymorphic loci detected in the muscle of adult Atlantic salmon caught in the Cantabrian rivers by rod and line. Grilises: one-sea-winter salmon; MSW: multi-sea-winter salmon. N: sample size. (1) data from García de Leániz et al. (1989).*

| Río | Edad | N | MEP-2* | MDH-3,4* |
|----------|--------|-----|--------|----------|
| Asón (1) | AÑALES | 16 | 0,875 | - |
| | MSW | 205 | 0,939 | - |
| Cares | AÑALES | 69 | 0,653 | 0,979 |
| | MSW | 20 | 0,875 | 0,875 |
| Sella | AÑALES | 114 | 0,728 | 0,938 |
| | MSW | 64 | 0,900 | 0,938 |
| Narcea | AÑALES | 75 | 0,807 | 0,940 |
| | MSW | 46 | 0,935 | 0,942 |
| Esva | AÑALES | 42 | 0,846 | 0,958 |
| | MSW | 118 | 0,958 | 0,953 |
| Ulla | AÑALES | - | - | - |
| | MSW | 22 | 1,000 | 0,970 |
| Miño | AÑALES | - | - | - |

Analizando los juveniles nativos del Esva en 1991 y comparando su composición isoenzimática con la de los adultos (potencialmente parentales) que habían retornado al río a lo largo de 1990, se ha estimado que el 70% de esos alevines nativos procedía del desove de añales (análisis realizados por Dennis Rutherford en Pacific Biological Station, Nanaimo, British Columbia, Canadá); por otra parte, una proporción (pequeña, aunque variable según las temporadas) de esos añales es de origen repoblador, por lo que es muy probable que se introduzcan genomios importados año a año, aunque en baja proporción. También los machos precoces que maduran como juveniles en el río pueden contribuir al cambio genético de las poblaciones nativas. Se ha estimado que el 35% de los machos precoces del Esva en 1990 eran de origen repoblador, escoceses (análisis realizados por D. Rutherford); como está comprobado que los machos precoces son capaces de fecundar un porcentaje importante de las puestas de las hembras adultas (HUTCHINGS y MYERS, 1988), es probable que hayan representado una «vía rápida» de introgresión de genomios repobladores en las poblaciones nativas. El estudio detallado de este fenómeno se está llevando a cabo actualmente.

Como conclusión, a nivel isoenzimático se encuentran diferencias entre las poblaciones españolas y las europeas de otras latitudes; esto ha sido ampliamente probado por distintos autores en numerosas poblaciones europeas, siendo el enzima málico el principal causante de la significación estadística (excepto respecto a las poblaciones Bálticas). Las poblaciones de los distintos ríos son significativamente diferentes entre sí a nivel genético, aunque no todas (las occidentales parecen más similares). Varían genéticamente en años consecutivos, con diferente intensidad según los ríos. Aunque no se puede saber cuál era la composición genética original de los diferentes ríos (por tanto no es posible cuantificar la intensidad de las modificaciones sufridas), sí es posible concluir que las repoblaciones con *stocks* alóctonos han tenido una repercusión significativa sobre las poblaciones nativas, en mayor o menor medida según los ríos. En Asturias, por ejemplo, sería máxima en el Cares y mínima en el Esva. El retorno de los individuos alóctonos se registra principalmente entre los añales.

Es de destacar que, aunque en Asturias se han suspendido las repoblaciones con *stocks* importados, éstas continúan teniendo efecto genético en los ríos por dos vías: el retorno de los últimos repobladores alóctonos y la reproducción de los híbridos entre alóctonos y nativos, que seguirá teniendo lugar en los próximos años.

5. VARIABILIDAD DEL ADN MITOCONDRIAL

El ADN mitocondrial, de origen materno, posee una variación genética que se detecta digiriendo dicho ADN con diferentes enzimas de restricción (RFLPs: polimorfismos de longitudes de fragmentos de restricción; ver Figura 6.4.). Han sido probados numerosos enzimas de restricción en varias poblaciones europeas, encontrándose que existe variación interpoblacional significativa para estos polimorfismos.

Las poblaciones españolas analizadas mediante este método son mucho menos variables que las norteeuropeas (KNOX y VERSPOOR, 1991); esto es esperable debido a su pequeño tamaño poblacional. Es posible utilizar el método para evaluar la introgresión de genomios alóctonos; un ejemplo es el análisis de la ausencia o presencia de una de las dianas polimórficas del enzima Ava II. Los juveniles nativos procedentes de los ríos Esva y Cares (Tabla 6.7.) son invariables para una de las dianas polimórficas, presentando solamente el haplotipo A. En cambio, los repobladores escoceses tienen un 30% de individuos con haplotipo D. El análisis de adultos que retornaron a ambos ríos en 1992 permitió reconocer inequívocamente como escoceses a varios de ellos, y hay que tener en cuenta que muy probablemente haya más que, por ser de tipo A, no se hayan identificado como tales. Los individuos de tipo D resultaron ser todos añales, lo cual confirma las conclusiones obtenidas utilizando loci enzimáticos.

6. EL ADN NUCLEAR

Un nivel más complejo de análisis es, por último, el ADN nuclear. Una de las formas de poner de manifiesto esta variabilidad es digiriendo el ADN con un enzima de restricción e hibridándolo con sondas hipervariables de *locus* único (SLPs) en un *Southern blot* (técnica que localiza las secuencias deseadas, es decir, las que han hibridado con la sonda, entre la masa de fragmentos obtenidos en la digestión). Existe una gran variabilidad intra e interpoblacional en el genomio del salmón para este tipo de sondas (Figura 6.5.), que en algunos casos presentan hasta 12 alelos.

TABLA 6.7.

Número de individuos de cada haplotipo de DNA mitocondrial en las muestras analizadas. N: número de

individuos. (1): datos de E. VERSPOOR (comunicación personal).

Number of individuals of each mtDNA haplotype in the samples analysed. N: Number of individuals. (1) E. Verspoor (pers. comm.).

| <i>Muestra</i> | <i>Haplotipo</i> | | |
|------------------|------------------|----------|----------|
| | <i>N</i> | <i>A</i> | <i>D</i> |
| Shin Escocia (1) | 100 | 70 | 30 |
| Juveniles Cares | 50 | 50 | 0 |
| Juveniles Esva | 50 | 50 | 0 |
| Adultos Cares | 44 | 41 | 3 |
| Adultos Esva | 58 | 57 | 1 |

FIGURA 6.4. Variación revelada mediante digestión con Ava II de una sección de DNA mitocondrial amplificada con PCR.

FIGURE 6.4. Variation revealed by Ava II restriction enzyme digestion and agarose gel electrophoresis of mtDNA.

TABLA 6.8.

Variabilidad de las poblaciones del Esva y del Cares para las SLPs. Frecuencias alélicas para cada locus. N: número de individuos analizados. J: juveniles de cada río; A: adultos pescados en cada río en la temporada de 1992.

Genetic variability detected in populations from rivers Esva and Cares using hypervariable single locus probes (SLPs). N: number of individuals analysed. J: Parr of each river, A: adult salmon caught during the 1992 angling season.

| <i>Locus</i> | <i>Alelo</i> | <i>Muestra</i> | | | |
|--------------|--------------|----------------|----------------|---------------|----------------|
| | | <i>J-EsVa</i> | <i>J-Cares</i> | <i>A-Esva</i> | <i>A-Cares</i> |
| | <i>N:</i> | <i>50</i> | <i>50</i> | <i>58</i> | <i>44</i> |
| JT45M | A | 0,330 | 0,688 | 0,348 | 0,477 |
| | B | 0,287 | 0,010 | 0,250 | 0,057 |
| | C | 0,362 | 0,146 | 0,348 | 0,193 |
| | D | 0,021 | 0,010 | 0,036 | 0,148 |
| | E | - | 0,146 | 0,009 | 0,102 |
| | F | - | - | - | 0,023 |
| | H | | | 0,009 | - |
| PPBT9 | B | 0,135 | 0,202 | 0,103 | 0,058 |
| | C | 0,479 | 0,255 | 0,371 | 0,302 |
| | D | 0,302 | 0,404 | 0,371 | 0,4'77 |
| | F | | 0,128 | - | 0,081 |
| | G | 0,063 | 0,011 | 0,095 | 0,070 |
| | H | 0,021 | - | 0,052 | 0,012 |
| | I | | | 0,009 | - |
| JTS60 | A | 0,457 | 0,688 | 0,422 | 0,511 |
| | B | 0,468 | 0,094 | 0,448 | 0,352 |
| | | | | | |

| | | | | | |
|-------|---|-------|-------|-------|-------|
| | C | | 0,031 | - | |
| | E | - | 0,156 | 0,026 | 0,011 |
| | F | 0,074 | 0,031 | 0,103 | 0,125 |
| JT45L | A | 0,052 | 0,104 | 0,152 | 0,372 |
| | B | 0,146 | 0,427 | 0,196 | 0,174 |
| | F | - | 0,010 | 0,009 | 0,058 |
| | G | - | - | 0,018 | 0,023 |
| | H | 0,240 | 0,156 | 0,277 | 0,105 |
| | I | 0,521 | 0,302 | 0,313 | 0,244 |
| | K | 0,010 | | 0,009 | 0,012 |
| | M | 0,031 | - | 0,009 | 0,012 |
| | P | - | | 0,018 | - |

TABLA 6.9.

Diferencias entre juveniles y adultos de los ríos Esva y Cares para las SLPs. Tests chi-cuadrado comparando las frecuencias alélicas de juveniles nativos y adultos pescados en cada río en 1992, para cada locus.

Significación estadística: NS, diferencia no significativa, $P > 0,05$; *, $P < 0,05$; **, $P < 0,01$; *, $P < 0,001$.**

Statistical differences for each locus analysed between parr and adult Atlantic salmon from rivers Esva and Cares.

*Statistical significance: NS, $p > 0.05$; *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$.*

RÍO ESVA

| <i>Locus</i> | <i>Nº alelos</i> | <i>Chi-cuadrado</i> | <i>G.L.</i> | <i>p</i> |
|--------------|------------------|---------------------|-------------|----------|
| 45 M | 6 | 2.387 | 5 | NS |
| BT9 | 6 | 5.496 | 5 | NS |
| S60 | 4 | 3.103 | 3 | NS |
| 45L | 9 | 17.025 | 8 | * |
| TOTAL | | 28.012 | 21 | NS |

RÍO CARES

| <i>Locus</i> | <i>Nº alelos</i> | <i>Chi-cuadrado</i> | <i>G.L.</i> | <i>p</i> |
|--------------|------------------|---------------------|-------------|----------|
| 45 M | 6 | 2.387 | 5 | NS |
| BT9 | 6 | 5.496 | 5 | NS |
| S60 | 4 | 3.103 | 3 | NS |
| 45L | 9 | 17.025 | 8 | * |
| TOTAL | | 28.012 | 21 | NS |

Los individuos analizados de los ríos Esva y Cares presentaron una notable variabilidad para las SLPs (Tabla 6.8.). Existen diferencias significativas entre los juveniles nativos de ambos ríos. Es de señalar que, mientras en el Esva no se revelan diferencias, significativas entre los adultos analizados y los juveniles (salvo para un locus), en cambio el Cares presenta una composición genética muy diferente entre ambas generaciones (Tabla 6.9.). Los adultos que retornaron al río, que por otra parte van a ser los genitores de los juveniles de 1993, resultaron significativamente distintos de los juveniles nacidos ese mismo año (por extensión, de los adultos del año anterior, sus genitores). De nuevo se pone de manifiesto la variación temporal notable en el Cares con loci enzimáticos. Esta variación se deberá probablemente a la especial incidencia de los repobladores alóctonos en este río; las razones del éxito de

retorno de individuos escoceses en el Cares y su fracaso en el Esva se desconocen hasta el momento, y requieren análisis mucho más detallados los próximos años. De cualquier forma, se confirmala importancia de las repoblaciones en la actual composición genética de los salmones de algunos ríos españoles. La persistencia de diferencias respecto a los *stocks* repobladores manteniendo características como la alta frecuencia del alelo 100 del *locus* que codifica para el enzima málico o la distribución cromosómica con alta proporción de individuos de 2n inferior al *standard*, puede ser achacada a efectos de la selección (deriva génica) o bien a una incidencia diferente de la repoblación en diversos ríos (como el Esva), que conservarían mayor proporción de genomios «autóctonos»; por otra parte, el efecto genético de las repoblaciones continuadas es acumulativo, por lo que se puede esperar que se manifiesto también en los próximos años. Naturalmente, esto permanece de momento en un nivel simplemente especulativo.

FIGURA 6.5. Fragmento de autorradiografía mostrando diversidad alélica en el DNA genómico de Salmón Atlántico, revelada mediante una sonda de *locus* único (JT45L).

FIGURE 6.5. Portion of autoradiograph showing allelic diversity of atlantic salmon revealed by the single locus minisatellite DNA probe JT45L.

Cabe señalar en este punto la oportuna supresión de las repoblaciones alóctonas en la mayoría de los ríos salmoneros españoles; su demostrada introgresión en las poblaciones nativas podría acarrear efectos negativos, como interacciones génicas imprevistas. o falta de adaptación a largo plazo, aunque estos aspectos no han sido demostrados en España hasta el momento. Por otra parte, las repoblaciones son innecesarias porque las poblaciones cantábricas se podrían automantener perfectamente con una presión de pesca menor a la actual. Un número efectivo de parentales superior a 100 se considera suficiente para que no exista pérdida de variabilidad genética; dejar anualmente un mínimo de 300 peces en cada río (de los cuales deberían ser hembras al menos 100) sería el requisito necesario para mantener las poblaciones de las cuencas grandes. En cuanto a las cuencas pequeñas con poblaciones residuales, o los ríos en recuperación, la presión de pesca debería eliminarse por completo. El manejo más eficaz para la recuperación de las poblaciones pasa obligatoriamente por la mejora del medio ambiente y la protección de las poblaciones actuales, que aunque no sean totalmente «autóctonas» aún son capaces de regresar y reproducirse cada año.

7. RELACIONES GENÉTICAS CON OTRAS ESPECIES: LOS HÍBRIDOS SALMÓN-TRUCHA COMÚN

En los ríos españoles con poblaciones de salmón existen siempre poblaciones naturales de trucha común. Ambas especies son capaces de cruzarse en la naturaleza, produciendo individuos híbridos viables. Se han encontrado tasas de hibridación muy elevadas en varios ríos cantábricos, que se cuentan entre las mayores de los ríos europeos analizados (Tabla 6.10.).

La introgresión entre ambas especies (intercambio de genes entre ambas o introducción de genes de una en otra) parece bastante probable. Los machos híbridos maduran y producen espermatozoides fértiles en piscifactoría. En condiciones naturales también pueden ser fértiles: se ha encontrado un híbrido macho en el río Pigüena, con fenotipo salmón, que estaba maduro sexualmente. También las hembras híbridas son capaces de madurar, al menos en piscifactoría; los individuos retrocruzados descendientes de hembra híbrida y macho trucha son a su vez capaces de embrionar y de sobrevivir al menos hasta el estadio de juveniles.

La elevada tasa de hibridación se ha achacado a factores tales como las repoblaciones (se supone que los machos repobladores de salmón, criados en piscifactoría, son menos selectivos que los nativos frente a otra especie). Otra posibilidad es que la escasez de reproductores de salmón durante la época de desove favorezca la hibridación interespecífica. Esto último es bastante probable, ya que todos los híbridos cuyo DNA mitocondrial ha sido analizado para determinar la especie materna son resultado de un cruzamiento de hembra salmón y macho trucha (Tabla 6.10.), indicando probablemente defecto de machos de salmón durante los desoves. De todas formas, son necesarios estudios más detallados de las relaciones entre ambas especies para poder confirmar este punto.

TABLA 6.10.

Híbridos salmón trucha detectados en los ríos cantábricos. N, número de híbridos; Río y fecha de captura mediante electropesca; S/T, número de salmones / número de truchas capturados simultáneamente; H, tasa de hibridación medida como el porcentaje de híbridos en el total de peces capturados; Edad; Morfología aparente del híbrido, S: Salmón, T: trucha; EM, especie materna, detectada mediante análisis del DNA mitocondrial. El individuo marcado con * estaba maduro sexualmente. (1): datos de GARCÍA DE LEÁNIZ y VERSPOOR (1989).

*Atlantic salmon * brown trout hybrid detected in different Cantabric rivers. N: number of hybrid; River and date of*

the electrofishing; S/T: ratio salmon / trout caught; H: percentage of hybrid calculated as the number of hybrid in relation to the fish caught. Age, morphology: S: salmon, T: trout; E.M. maternal species detected through mitochondrial DNA analysis. * sexually mature. (1) from GARCÍA DE LEÁNIZ y VERSPOOR (1989).

| N | Río | Fecha | S/T | H | Edad | Morfología | EM |
|---|--------|-------|--------|-------|------|------------|--------|
| 2 | Asón | 09-87 | 55/259 | 3.51% | ¿ | 1S, 1T | ¿ (1) |
| 2 | Pas | 09-87 | 63/14 | 7.70% | ¿ | S | ¿(1) |
| 1 | Narcea | 03-90 | 70/34 | 0.96% | 1+ | S* | ¿ |
| 1 | Esva | 10-90 | 24/46 | 1.42% | 1+ | T | ¿ |
| 1 | Narcea | 12-90 | 0/33 | 3.30% | 3+ | T | ¿ |
| 1 | Narcea | 01-91 | 0/25 | 4.00% | 2+ | T | ¿ |
| 2 | Esva | 08-91 | 0/36 | 5.55% | 0+ | T | Salmón |
| 1 | Porcía | 08-91 | 23/9 | 3.13% | 0+ | T | Salmón |
| 1 | Esva | 01-92 | 0/30 | 3.33% | 1+ | T | Salmón |
| 3 | Narcea | 01-92 | 0/32 | 9.37% | 1+ | T | Salmón |
| 1 | Cares | 09-92 | 30/40 | 1.42% | 1+ | T | Salmón |

AGRADECIMIENTOS

Los trabajos cuyos resultados se resumen en este capítulo han sido realizados con el soporte económico de los siguientes Proyectos de Investigación y entidades: FICYT, E. C. FAR MA 2 480, E. C. AIR 1 3003 92 0719, DGICYT PB91 0673, DGICYT CE92 0001 y Acción Integrada Hispano-Francesa HF55.

La Guardería de la Consejería de Medio Ambiente y Urbanismo del Principado de Asturias ha colaborado amablemente en las capturas en los ríos.

Los Drs. Andy Ferguson, Tom Cross, Eric Verspoor, Carlos García de Leániz y Eddy Beall han cooperado en todo momento como consejeros y colegas en los Proyectos de la Comunidad Europea. Agradecemos igualmente al Dr. Florentino Braña y a su equipo la colaboración permanente a lo largo de todos estos años.

BIBLIOGRAFÍA

- Cross, T. F. (1989): «Genetics and the management of the Atlantic salmon». *The Atlantic Salmon Trust* (Pitlochry, Scotland).
- Cross, T. F., y Ni Challanain, D. (1991): «Genetic characterisation of Atlantic salmon (*Salmo salar*) lines farmed in Ireland». *Aquaculture* 98: 209-216
- Davidson, W. S.; Birt, T. P., y Green, J. M. (1989): «A review of genetic variation in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.), and its importance for stock identification, enhancement programmes and aquaculture». *J. Fish Biol.* 34: 547-560.
- Gold, J. R.; Li, Y. C.; Shipley, N. S., y Power, P. K. (1990): «Improved methods for working with fish chromosomes with a review of metaphase chromosome banding». *J. Fish Biol.* 37: 553-561.
- Hartlhy, S. E. (1988): «Cytogenetic studies of Atlantic salmon *Salmo salar* L., in Scotland». *J. Fish Biol.* 33: 735-740.
- Hartlhy, S. E., y Horne, M. T. (1984): «Chromosome polymorphism and constitutive heterochromatin in the Atlantic salmon, *Salmo salar*». *Chromosoma* 89: 377-380.

Hindar, K.; Ryman, N., y Utter, F. (1991): «Genetic effects of aquaculture on natural fish populations». *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48: 945-957.

Hutchings, J. A., y Myers, R. A. (1988): «Mating success of alternative maturation phenotypes in male Atlantic salmon (*Salmo salar*)». *Oecologia* 75: 169-174.

Knox, D., y Verspoor, E. (1991): «A mitochondrial DNA restriction fragment length polymorphism of potential use for discrimination of farmed Norwegian and wild Atlantic salmon populations in Scotland». *Aquaculture* 98: 249-257.

Payne, R. H.; Child, A. R., y Forrest, A. (1971): «Geographical variation in the Atlantic salmon» *Nature*, 231: 250-252.

Pella, J. J., y Milner, G. B. (1987): «Use of genetic marks in stock composition analysis», pp. 247-276, en *Population genetics and fishery management*, Ryman N., y Utter F. (eds.), University of Washington Press, Seattle.

Sambrook, J.; Fritsch, E., y Maniatis, T. (1989): *Molecular cloning, a laboratory manual*. Second Edition. Cold Spring Harbour Laboratory Press.

Stahl, G. (1987): «Genetic population structure of Atlantic salmon», pp. 121-140, en *Population genetics and fishery management*, Ryman N., y Utter F. (eds.), University of Washington Press, Seattle.

Varios Autores (1992): *Molecular Genetics Analysis of Populations*. A. R. Hoelzel (ed.), Oxford University Press, New York.

Weir, B. S. (1991): *Genetic data analysis*. Sinauer Associates Inc., Massachusetts.

APÉNDICE

Publicaciones sobre la genética del Salmón Atlántico en España (revisión por orden cronológico hasta el año 1993). Se Incluye un breve comentario sobre su contenido.

* 1986: J. Rubio: «Conservación y genética: el salmón en los ríos asturianos». *Actas de las Jornadas sobre la Conservación de la Naturaleza en España «Naturaleza y Sociedad»* (Oviedo, noviembre 1986), pp. 135-138.

Sin datos concretos. Destaca la importancia del análisis genético poblacional y la inconveniencia de las repoblaciones con *stocks* importados.

* 1988: E. Verspoor, C. García De Leániz y A. D. Hawkins: *A preliminary genetic assessment of stocking on Spanish Atlantic salmon Salmo salar populations*. ICES CM 88/M: 19, 15 pp.

Análisis de las poblaciones de los ríos Asón, Pas, Deva y Sella a nivel de *loci* bioquímicos. Se describe la variación a nivel de estos *loci*. La diferencia genética entre nativos y repobladores se utiliza para determinar la introgresión de genomas repobladores en la población nativa.

* 1988: E. García-Vázquez, A. R. Linde, G. Blanco, J. A. Sánchez, E. Vázquez y J. Rubio: «Chromosome polymorphism in farm fry stocks of Atlantic salmon from Asturias». *J. Fish Biol* 33: 581-587.

El polimorfismo cromosómico de los alevines autóctonos empleados en repoblación y los alevines importados de Noruega indica diferencias significativas entre ambos *stocks*.

* 1988: E. García-Vázquez, A. M. Pendas, G. Blanco, J. A. Sánchez, E. Vázquez y J. Rubio: «Estudio cariotípico de juveniles de *Salmo salar* en ríos asturianos». *Bol. Cien. Nat. IDEA*, 39: 129-136.

Datos sobre polimorfismo cromosómico de alevines procedentes del Narcea, juveniles y adultos del Sella, La comparación con *stocks* importados para repoblación ofrece diferencias estadísticamente significativas.

* 1989: E. Verspoor y W. C. Jordan: «Genetic variation at the Me-2* locus in the Atlantic salmon within and between rivers: evidence for its selective maintenance». *J. Fish Biol.* 35 (Supp. A): 205-213.

Datos sobre el enzima málico en las poblaciones de los ríos Sella, Pas, Nansa, Asón y Bidasoa. La frecuencia del alelo * 100 de dicho enzima es más elevada en ellos que en el resto de las poblaciones europeas excluyendo las Bálticas. Se correlaciona este alelo con la temperatura elevada.

* 1989: C. García De Leániz y E. Verspoor: «Natural hybridisation between Atlantic salmon, *Salmo salar*, and brown trout, *Salmo trutta*, in northern Spain». *J. Fish Biol.* 34: 41-4.

Se encuentran tasas elevadas de hibridación entre ambas especies en los ríos Asón y Pas. Se explican como un efecto genético secundario de las repoblaciones, pues algunos de los híbridos encontrados son descendientes de salmón repoblador y trucha autóctona.

* 1989: C. García De Leániz, E. Verspoor y A. D. Hawkins: «Genetic determination of the contribution of stocked and wild Atlantic salmon, *Salmo salar*, L. to the angling fisheries in two Spanish rivers». *J. Fish Biol.* 35 (Supp. A): 261-270.

Basándose en las frecuencias alélicas del enzima málico Me-2*, se muestra que los alevines escoceses repobladores retornan como adultos a los ríos Asón y Nansa, y en 1988 representaron como máximo el 22% de la pesquería en el río Asno y el 3% en el Nansa. Los alevines nativos contribuyeron a la pesca mucho más que los repobladores escoceses.

* 1990: G. Blanco, J. A. Sánchez, E. Vázquez, E. García y J. Rubio: «Superior developmental stability of heterozygotes at enzyme loci in *Salmo salar* L.». *Aquaculture* 84: 199-209.

Artículo de genética básica en el que se encuentra correlación negativa entre heterozigosis y asimetría; se incluyen salmones del Sella y el Esva.

* 1990: E. Vázquez, G. Blanco, J. A. Sánchez, P. Presa y J. Rubio: «El salmón en Asturias. Algunas consideraciones genéticas. Actas I Congreso Nacional de Acuicultura (Santiago de Compostela, septiembre 1990), pp. 307-312.

Datos de adultos de los ríos Esva y Sella comparados con dos stocks de repoblación para cinco loci isoenzimáticos, ofrecen diferencias estadísticamente significativas.

* 1991: E. García-Vázquez, P. Moran y A. M. Pendas: «Chromosome polymorphism patterns indicate failure of a Scottish stock of *Salmo salar* transplanted into a Spanish river». *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48: 170-172.

Mediante polimorfismos cromosómicos, se demuestra el fracaso en la etapa fluvial juvenil de los repobladores escoceses en el río Esva, debido probablemente a la sequía del año 1989.

* 1991: J. A. Sánchez, G. Blanco, E. Vázquez, E. García y J. Rubio: «Allozyme variation in natural populations of Atlantic salmon in Asturias (northern Spain)». *Aquaculture* 93: 291-298.

Estudio de loci bioquímicos en adultos del Sella y el Esva, donde se encuentra baja variabilidad genética y no se revelan diferencias genéticas entre ambos ríos.

* 1992: E. García-Vázquez, A. M. Pendas y P. Moran: «Chromosome polymorphism in wild Atlantic salmon, *Salmo salar* L., from Asturias, northern Spain». *Aquacult. Fish. Managmt.* 23: 95- 101.

Se caracterizan a nivel cromosómico las poblaciones del Cares, Sella, Narcea y Esva. No se revelan diferencias entre ríos.

* 1992: G. Blanco, J. A. Sánchez, E. Vázquez, J. Rubio y F. M. Urter: «Genetic differentiation among natural European populations of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., from drainages of the Atlantic Ocean». *Animal Genetics* 23: 11-18.

Recopilación de datos poblacionales sobre cuatro loci bioquímicos; entre las poblaciones revisadas están las

del Sella y Esva (Sánchez y col. 1991). Se concluye que las poblaciones europeas atlánticas proceden de un ancestral común.

* 1992: E. García-Vázquez, P. Moran, A. M. Pendas, A. R. Linde y J. I. Izquierdo: «Studies in individual spawning of *Salmo salar*: a model to explain chromosome polymorphism patterns». *Theor. Appl. Genet.* 85: 61-67.

Estudio de genética básica en el cual se determina la herencia de los polimorfismos cromosómicos; se basan en desoves de adultos de los ríos Narcea y Esva.

* 1993: A. M. Pendas, P. Morán y E. García-Vázquez: «Ribosomal RNA genes are interspersed throughout a heterochromatic chromosome arm in Atlantic salmon». *Cytogenet. Cell. Genet.* 63: 128-130.

Estudio de genética básica en el que se revela mediante hibridación *in situ* la localización de los genes codificadores de RNA ribosomal.

RESUMEN

En este capítulo se revisan los diferentes métodos que permiten definir la estructura genética de las poblaciones de Salmón Atlántico. Se aporta, en primer lugar, información general sobre la importancia de la caracterización genética de diferentes *stocks* de la especie, así como sobre las características particulares de las poblaciones cantábricas. En segundo lugar se presenta una revisión de los datos actuales sobre genética del Salmón Atlántico en España, incluyendo un breve comentario sobre el contenido de cada publicación. Finalmente se describen los principales métodos utilizados para definir la variación genética de esta especie (variación cromosómica, polimorfismos de proteínas y DNA) y se señala la posible interacción con otras especies (p. e., Trucha Común).

SUMMARY

Genetic characterisation of the Spanish native populations of Atlantic salmon.

In this chapter we review different methods which can lead to a better identification of genetic Atlantic salmon structure. Firstly, a general information about the importance of the genetic characterisation of different salmon stocks is given together with the particular characteristics concerning to the Cantabrig populations of Atlantic salmon. Secondly, an extensive review of all the genetic data about Spanish salmon is collected and a brief comment of each publication is made. Finally the main methods for describing the genetic variation on this species (chromosomal variation, protein polymorphism and DNA polymorphism) are describes together with the possible interaction with related species (i. e., brown trout).