



CAPÍTULO VII ESTRUCTURA DE LA POBLACIÓN REPRODUCTORA, EDAD DE MADURACIÓN Y PRINCIPALES PARÁMETROS REPRODUCTIVOS

A. G. Nicieza y F. Braña

1. INTRODUCCIÓN

En capítulos anteriores se ha examinado la importancia de determinados estadios y procesos del desarrollo, como la bimodalidad en crecimiento y el esguinaje, en el conjunto del ciclo de vida del Salmón Atlántico. También se analizaron las relaciones entre diferentes etapas del desarrollo y la influencia del crecimiento durante las fases fluvial y marina en la edad de maduración sexual. En éste se tratará de analizar las aplicaciones reproductivas de la edad de maduración, aspecto que tiene múltiples consecuencias en la dinámica de las poblaciones, de modo que el conocimiento detallado de su variabilidad entre y dentro de poblaciones y de su influencia en otras variables (p. ej., fecundidad, supervivencia de huevos y alevines, utilización del hábitat, etc.) es importante, tanto desde el punto de vista de la teoría de la evolución de los ciclos de vida (ROFF, 1984; STEARNS, y KOELLA, 1986) como en el manejo y la conservación de los *stocks* salvajes. Por ejemplo, si en las especies iteróparas la edad de primera maduración determina en buena medida la extensión total del período reproductivo, en las semélparas su importancia puede ser incluso mayor, puesto que afecta a otros componentes del éxito reproductivo, como la probabilidad de supervivencia, el tiempo de generación, la fecundidad, o la supervivencia inicial de los juveniles (STEARNS y KOELLA, 1986). Éste es el caso de muchas poblaciones de Salmón Atlántico en las que sólo un porcentaje muy bajo de individuos sobreviven a la reproducción (SHEARER, 1990; NICIEZA, 1993; ver también Capítulo 2).

El potencial reproductor de las poblaciones depende básicamente de la estructura de la población reproductora (la distribución por clases de edad y sexos de los individuos sexualmente activos) y de la relación edad-fecundidad de las hembras (RANDALL, 1989). En este capítulo se resumen los resultados obtenidos durante los últimos años sobre la estructura de la población reproductora, la incidencia de la maduración durante la fase fluvial y el efecto de edad de maduración en la fecundidad y el tamaño de huevo en la población de salmón del Río Narcea.

2. ESTRUCTURA DE LA POBLACIÓN REPRODUCTORA

La temporada de pesca del salmón en los ríos de la Península Ibérica se extiende generalmente de marzo a julio. La entrada en el río de los salmones que se reproducirán en un año determinado tiene lugar prácticamente durante todo el año o incluso puede ser anterior, de forma que la población reproductora puede estar integrada por individuos que han permanecido en el río desde 14 meses a pocos días antes del momento de la reproducción (ver, por ejemplo, SHEARER, 1990). Por otra parte, la entrada en el río se ajusta a un patrón estacional bien definido en el que básicamente se suceden en orden decreciente las diferentes clases de edad de mar que componen la población (SHEARER, 1990; NICIEZA *et al.*, 1990; ver Capítulo 2.). Esto implica que la estructura de edades de las capturas de pesca no constituye necesariamente una estima insesgada de la estructura de edades real durante el período reproductor correspondiente a ese año. Sin embargo, debido a que la temporada de pesca coincide esencialmente con el período de entrada más importante, las capturas posiblemente propician una aproximación verosímil de la edad de maduración en la población y, de hecho, se corresponden muy aceptablemente con la estructura de edad obtenida en los muestreos realizados durante el período de reproducción.

La información de que disponemos sobre la composición de la población durante el período reproductor procede de una serie de muestreos realizados entre 1988 y 1991 en el Río Narcea y en dos de sus tributarios, los ríos Lleiros y Pigüña. Los muestreos se llevaron a cabo entre el 15 de diciembre y el 20 de enero, período durante el cual ocurren la mayor parte de los desoves de salmón en la cuenca del Narcea. Los muestreos se realizaron principalmente mediante pesca eléctrica en los tributarios, mientras que en el río Narcea, debido a las condiciones del caudal en invierno y a las características del cauce, no fue posible aplicar este método y la mayor parte de los ejemplares fueron recogidos en colaboración con el personal de la Consejería Medio Ambiente del Principado de Asturias durante las campañas de desove artificial.

La población de Salmón Atlántico del Río Narcea está integrada por individuos que permanecen de 1 a 3 años en el mar. Los salmones de 2 años de mar constituyen el grupo dominante en las capturas durante la temporada de pesca, mientras que las abundancias de los salmones de 1 y 3 años de mar parecen seguir tendencias contrapuestas (NICIEZA *et al.*, 1990; Capítulo 2. de esta monografía). La mayoría de los salmones capturados en el Narcea y sus tributarios durante el período reproductor (muestreos entre 1988 y 1992) fueron de 1 y 2 años de mar, y sólo un reducido número de individuos tenía 3 años de mar, mostrando una buena correspondencia con las capturas en el período de pesca deportiva. Así, capturas elevadas durante la temporada de pesca se corresponden con abundancia de salmones durante el período reproductor (1988), mientras que cuando las capturas son escasas en la temporada de pesca (1989) también lo son durante el invierno. Esta correspondencia se observa igualmente al considerar las abundancias relativas de cada clase de edad mar: cuando una clase de edad de mar predomina durante la temporada de pesca (capturas) también es dominante en el período reproductor.

La proporción de sexos es diferente para cada clase de edad. Entre los salmones de 1 año de mar hay un porcentaje mayoritario de machos, mientras que más del 85% de los salmones de 2 años de mar son hembras (Figura 7.1.). Las muestras analizadas durante la temporada de pesca mediante disección y observación directa de las gónadas aportan resultados similares (PRÉVOST *et al.*, 1991). Lejos de ser sorprendente, éste es el patrón característico en las poblaciones de Salmón Atlántico compuestas por individuos de 1 y 2 ó 1, 2 y 3 años de mar (RITTER *et al.*, 1986; ROBITAILLE *et al.*, 1986; BAGLINIÈRE *et al.*, 1987).

La distribución de tamaños de los machos en las áreas de freza muestra dos grandes grupos que corresponden a los individuos anadromos y no anadromos, respectivamente (Figura 7.1a.). Aunque, debido a la heterogeneidad de los muestreos, las frecuencias de aparición no son comparables ni representativas de las frecuencias reales de machos anadromos y no anadromos, la representación gráfica da una idea de la divergencia funcional entre ambos grupos. Esa distribución difiere marcadamente de la correspondiente a las hembras (Figura 7.1b.). Dentro de la cuenca, la distribución espacial de los individuos de una y otra clase de edad es también diferente. Casi todos los salmones de 2 y 3 años de mar se capturaron en el Narcea, lo que sugiere que la mayoría de los desoves tienen lugar en el canal principal. La ocupación de los tributarios queda así prácticamente limitada a la entrada de salmones de 1 invierno de mar (Figura 7.2.; Tabla 7.1.).

La relación numérica entre machos y hembras es otro de los parámetros clave en la dinámica de las poblaciones y un factor determinante del potencial reproductivo (p. ej., RANDALL, 1989). En un sistema de generaciones discretas como el descrito anteriormente en el que la edad a la que se alcanza la madurez sexual depende del sexo y en el que a su vez se observa una cierta segregación espacial en función de la edad en las áreas de reproducción, cabe esperar que se produzcan algunos desequilibrios en esa relación, ya sea en el conjunto de la población o en determinadas áreas. En el caso del salmón, una parte importante de ese desequilibrio tendría su origen en la diferente abundancia numérica de las distintas cohortes que participan en la reproducción de un año determinado; esta consideración es particularmente válida en el caso del río Narcea, en donde una gran mayoría de los salmones permanecen sólo un año en el río en la fase juvenil (ver Capítulo 2.) y, por otra parte, la proporción de sexos difiere sustancialmente según la edad de mar (PRÉVOST *et al.*, 1991). Un segundo factor (en parte incluido en el anterior) serían las aplicaciones demográficas de la existencia de maduración durante la fase fluvial. Por último, el propio sistema reproductivo de la especie podría ejercer una influencia importante.

En los muestreos realizados durante el período de reproducción de 1988, la relación de sexos resultó estar sesgada a favor de las hembras en el curso principal del Río Narcea (Tabla 7.1.). En el Pigüña, aunque el número de hembras capturadas fue mayor que el de machos, la relación observada no fue significativamente diferente de 1:1. Las diferencias entre ríos no fueron significativas, ni para la muestra global ($G = 0,24$; $df = 1$; $P > 0,5$) ni para los reproductores 1SW ($G = 0,90$; $df = 1$, $P > 0,3$). En el período diciembre-enero de 1990, los machos superaron en número a las hembras en las muestras recogidas en los tres ríos de la cuenca del Narcea, pero el desequilibrio sólo fue significativo en los tributarios (Tabla 7.1.). Las proporciones sexuales observadas durante el invierno de 1992 en los tributarios (M/H: Lleiroso, 15,25; Pigüña, 11,0) reflejan un desequilibrio muy acusado, y en este sentido pueden considerarse excepcionales en salmónidos anadromos. BARNER *et al.* (1986) obtuvieron razones M/H entre 0,43 y 8,09 para un total de 52 ríos y HOLTBY, y HEALEY (1990) registraron valores de 0,39 a 3,0 para *O. kisutch*. Para Salmón Atlántico se han registrado valores de M/H desde 0,18 hasta 2,45 (BUCK y HAY, 1984; PROUZET *et al.*, 1984; PROUZET y GAIGNON, 1985; PEPPER y OLIVER, 1986; JESSOP, 1986; WEBB y HAWKINS, 1989; BAGLINIÈRE *et al.*, 1987). En el Río Bævra, L'ABÉE-LUND (1989) encontró que la proporción de machos era relativamente elevada (M/H, 5,5) si se incluían los individuos no anadromos (machos precoces maduros), pero de 0,79 cuando se consideraban exclusivamente los reproductores anadromos.

FIGURA 7.1. Distribución de frecuencias de tamaños (longitud furcal) de los salmones sexualmente maduros capturados en la cuenca del río Narcea durante el período reproductor en los años 1988 a 1992. Sobre los

histogramas se indican las edades, en períodos completos de crecimiento para los machos precoces, y en inviernos de mar para los individuos anadromos.

FIGURE 7.1. *Length frequency distribution (Fork Length, cm.) for mature Atlantic salmon caught in the basin of the river Narcea during the spawning period in the years 1988 to 1992. Ages are indicated over each histogram, corresponding to complete growth seasons for precocious male parr and to winters at sea for anadromous individuals.*

FIGURA 7.2. Distribuciones de frecuencias de tamaños de los salmones con crecimiento marino capturados en la cuenca del Narcea durante el período reproductor (diciembre y enero) de los años 1988 a 1992. Se diferencian, para ambos sexos, los salmones procedentes del cauce principal del río Narcea de los capturados en los dos principales afluentes en que se ha constatado reproducción de la especie (Pigüeña y Lleiroso).

FIGURE 7.2. *Length frequency distribution for salmon with marine growth caught on the spawning grounds of the Narcea basin in the reproductive period (December and January) from the years 1988 to 1992. We have differentiate, for both sexes, the individuals caught in the main stream (river Narcea) from the ones in the two tributaries in which the reproduction of this species has been verified (Pigüeña and Lleiroso).*

Los elevados valores de M/H observados en 1990 coinciden con una tendencia creciente en la proporción de salmones de 1 año de mar en las capturas a partir de 1985, que alcanzó un máximo en 1990. Por el contrario, en 1988 el grueso de las capturas de pesca deportiva estaba constituido por salmones con 2 ó 3 períodos de crecimiento en el mar y estos fueron el grupo más abundante durante el período de reproducción; paralelamente, la proporción M/H en ese año fue menor que 1 incluso en el río Pigüeña. Finalmente, en 1991, tanto la captura total como la proporción de salmones de 1 año de mar fueron bajas y relativamente pocos los salmones que entraron en los tributarios.

TABLA 7.1.

Número de machos y hembras de Salmón Atlántico capturados durante el período reproductor (diciembre-enero) por clases de edad, años y ríos, y porcentajes de cada sexo por clases de edad. M/H representa la proporción de sexos y la significación en los test de bondad de ajuste para una proporción esperada de 1:1. 1M: 1 invierno de mar; 2M: 2 inviernos de mar.

Number of male and female Atlantic salmon caught during the spawning period (december-January) in the Narcea basin, separated according to sea age classes, sex, river and year of capture. M/H represents the sex ratio, that has been tested for fitting the expected 1:1 proportion. 1M refers to grilse or one-sea-winter and 2M to two-sea-winter salmon.

	N	Machos		Hembras		M/H	p ^a
		1M	2M	1M	2M		
Año 1987							
Narcea	6	-	-	1	5	0	
Año 1988							
Narcea	36	7	4	5	20	0.44	*
Pigüeña	16	6		9	1	0.60	ns
Total %		48.2	16.0	51.8	84.0		
Año 1989							
Narcea	2	1	1	-	-	-	-
Año 1990							
Narcea	64	34	1	21	8	1.21	ns
Pigüeña	12	11	-	1	-	11	**
Lleiroso	65	61	-	3	1	15.25	***
Total %		80.9	10.0	19.1	90.0		

Año 1991							
Narcea	22	10	1	4	7	1.00	ns
Total %		71.4	12.5	28.6	87.5		
Total %		74.7	14.3	25.3	25.3	85.7	

Niveles de significación: ns, no significativo; *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$

3. MADURACIÓN DURANTE LA FASE FLUVIAL

En los esquemas típicos del ciclo del Salmón Atlántico la maduración sexual se alcanza después de un período de crecimiento en el mar, generalmente de 1 a 4 años. En la mayoría de las poblaciones, sin embargo, puede preceder al esguinaje en un porcentaje variable de individuos, o incluso constituir una vía terminal en un ciclo sin fase marina (MACCRIMMON y GOTS, 1979). La ocurrencia de maduración anterior a una potencial fase de crecimiento en el mar ha sido documentada en otras especies de salmónidos anadromos (RICKER, 1938; DELLEFORS y FAREMO, 1988; TAYLOR, 1989), pero la información referida a este tema es particularmente prolija en el caso del Salmón Atlántico, quizás como consecuencia de aplicaciones económicas, demográficas y evolutivas (ver, p. ej., MYERS, 1984, 1986; MYERS *et al.*, 1986; L'ABÉE-LUND, 1989). La maduración fluvial se observa generalmente en los machos, para los que constituye una forma alternativa de maduración en un gran número de poblaciones. Las hembras también pueden madurar durante la fase de crecimiento fluvial en poblaciones que no tienen limitaciones físicas o biológicas para realizar una migración hacia el mar, si bien en este caso parece tratarse de un fenómeno que afectaría ocasionalmente a una parte variable de la población (HANSEN *et al.*, 1989) o a individuos aislados (PROUZET, 1981). Los individuos que sobreviven al período reproductor pueden reiniciar el proceso de maduración y permanecer en el río, o iniciar los cambios asociados al esguinaje y madurar posteriormente como reproductores anadromos (ERIKSSON *et al.*, 1987; BERGLUND *et al.*, 1991), aunque como consecuencia de la interferencia entre hormonas implicadas en ambos procesos (maduración y esguinaje), su capacidad de osmorregulación en el medio salino es relativamente deficiente y la probabilidad de mortalidad más elevada que la de los individuos inmaduros (LUNDQVIST *et al.*, 1988; BERGLUND *et al.*, 1992).

Entre los factores que determinan en una población la frecuencia de la maduración durante la fase fluvial, las condiciones de crecimiento tienen una importancia decisiva, especialmente durante la primavera o, para los individuos que permanecen más de un año en el río, incluso desde el otoño anterior (ROWE y THORPE, 1990; PRÉVOST *et al.*, 1992; SIMPSON, 1993). Por otra parte, hay evidencias tanto de la existencia de un componente genético como de una notable variabilidad interpoblacional en la frecuencia de maduración durante la fase fluvial (THORPE *et al.*, 1983; IWAMOTO *et al.*, 1984; MYERS *et al.*, 1986). Al igual que sucedía con el patrón de crecimiento bimodal y la edad de esguinaje, el estudio de la maduración fluvial tiene especial interés en las poblaciones meridionales, porque las mismas condiciones ambientales que permiten un crecimiento más rápido en comparación con los ríos del norte de Europa, podrían favorecer cierta divergencia en el esquema de maduración. De existir, esa divergencia podría ser, a su vez, una pieza importante para entender el significado evolutivo de esta variante del ciclo.

La información relativa a las poblaciones de los ríos cantábricos es bastante escasa, limitándose fundamentalmente a las frecuencias de aparición en muestras recogidas mediante pesca eléctrica en diferentes tramos de los ríos Pigüña y Narcea y en el curso medio del Río Esva entre 1988 y 1992, y a datos de peso, talla, condición e índice gonadosomático para las dos clases de edad dominantes en estos ríos (0+ y 1+); la posición de los machos «juveniles» maduros en las distribuciones globales de tallas en varios tramos (cuencas de los ríos Narcea y Esva) y fechas se muestra en el Capítulo 3 (Figura 7.3.). La incidencia de la maduración fluvial de los machos de Salmón Atlántico en estas poblaciones parece ser más alta que la documentada para ríos septentrionales, en donde generalmente no se observa este fenómeno hasta el segundo año, o bien el porcentaje de individuos que maduran durante el primer año (0+) es muy bajo (DALLEY *et al.*, 1983; BAGLINIERE *et al.*, 1987; HANSEN *et al.*, 1989). Durante el período de estudio se capturaron 793 juveniles de salmón en el Río Pigüña, todos pertenecientes a las clases de edad 0+ y 1+, excepto dos machos de 3 años que resultaron ser maduros). El estado de maduración se determinó mediante observación directa de las gónadas para un total de 175 juveniles de edad 0+ y 75 de edad 1+; ninguna de las hembras examinadas presentaba indicios de maduración. En la clase 0+, la tasa de maduración en machos varía desde el 18,2% al 80,0%, dependiendo del tramo y del año de recogida de las muestras (Tabla 7.2.). Los machos maduros se encuentran en las dos grupos modales de las distribuciones de tamaños, pero son más frecuentes en el grupo modal superior (ver Capítulo 3.). Entre los machos de la clase 1+, el porcentaje de

maduración se mantiene mucho más elevado y constante (85,7-94,4%). La proporción de sexos observada en estas muestras es próxima a 1:1. En el Río Esva, entre el 23 y el 25 de octubre de los años 1989 y 1990 se capturaron un total de 99 juveniles 0+ y 104 de edad 1+. En este caso no se colectó submuestra para análisis directo, de forma que no es posible determinar el número exacto de hembras y machos inmaduros, pero si se asume un reparto de sexos se próximo a 1:1, en la clase 0 se obtienen porcentajes de maduración de machos de 2,8 y 23,2 % en 1989 y 1990 respectivamente. En las muestras globales de juveniles de edad 1+, son machos maduros el 51,9% de los examinados en 1989 (N = 79) y el 52,0% de los correspondientes a 1990 (N = 25), lo que sugiere de nuevo frecuencias de maduración próximas al 100% para los machos de esa edad, similares a las descritas para el Río Pigüaña. En resumen, estos resultados sugieren una tendencia de maduración durante la fase fluvial más fuerte en estas poblaciones, pero se precisaría de estudios comparativos realizados bajo condiciones experimentales para confirmar esta posibilidad.

FIGURA 7.3. Variación, en función del tamaño corporal de las hembras, del peso total de las gónadas, la fecundidad, el diámetro medio de los huevos y la variabilidad interna de las puestas en el tamaño de huevo (coeficiente de variación del diámetro). Los símbolos negros se refieren a los ejemplares de un invierno de mar y los blancos a los de dos inviernos de mar.

FIGURE 7.3. Relationships of female body size with total ovarian weight (upper right), egg number (upper left), mean egg diameter (below left) and within-female variability in eggs size (coefficient of variation of egg diameter; below right). Black squares correspond to one-sea-winter individuals and open squares to two-sea-winter specimens.

TABLA 7.2.

Número de individuos para los cuales se determinó el estado de maduración mediante observación directa de la gónada, proporción de machos maduros y porcentaje de hembras por clases de edad. MM, machos maduros, MI, machos inmaduros, HH, hembras. Las muestras corresponden a dos tramos del río Pigüaña con diferentes condiciones de crecimiento (Tramo I < Tramo II).

Number of Atlantic salmon parr (aged 0+ and 1+) whose reproductive status was determined by dissection and direct observation in samples taken in two sections of the Pigüaña river (Narcea basin, Asturias). We have detached the numbers of mature males (MM), immature males (MI) and females (HH, all immatures). The two sections considered differed in growth intensity (section I < section II).

	<i>Edad</i>	<i>MM</i>	<i>MI</i>	<i>%MM</i>	<i>HH</i>	<i>%HH</i>
Tramo I						
29 nov. 88	0+	3	11	21,4	21	60,0
	1+	12	1	92,3	10	43,5
6 dic. 89	0+	8	9	47,1	24	58,5
	1+	19	1	95,0	20	50,0
28 mar. 90	0+	13	19	40,6	27	45,8
	1+	1	-	-	2	-
Tramo II						
18 nov. 88	0+	4	1	80,0	14	73,7
	1+	6	1	85,7	2	22,2
Ene. 91	0+	2	9	18,2	10	47,6
	1+	-	-	-	-	-

En la cuenca del Río Narcea, la maduración no parece ejercer un efecto negativo importante sobre la condición fisiológica de los machos de edad 1+: éstos presentaron valores de peso ajustados a la talla similares o incluso superiores a los de las hembras. Sin embargo, este resultado no es generalizable, ya que en condiciones de crecimiento menos favorables la maduración ejerce una influencia negativa sobre el crecimiento y el nivel de reservas (ver, por ejemplo, HERBINGER y FRIARS, 1992).

4. PARÁMETROS REPRODUCTIVOS: FECUNDIDAD Y TAMAÑO DE HUEVO

Los datos correspondientes a este apartado se obtuvieron mayoritariamente durante las campañas de desove artificial realizadas en 1987, 1988, 1990 y 1991 en la cuenca del río Narcea. En los análisis se incluyeron los datos de fecundidad y longitud furcal de un total de 72 hembras. La fecundidad se estimó por volumetría a partir de submuestras de 200 huevos. El peso del ovario se calculó a partir del número total de huevos y el peso medio de una submuestra de 50 huevos. Como medida del tamaño de huevo se utilizó el diámetro medio (con precisión de 0,01 mm.; N = 50). La fecundidad no muestra variaciones significativas entre años en ninguna de las dos clases de edad (ANOVA; $P > 0,25$), como tampoco ocurre en el caso del peso de las gónadas y el diámetro de huevo ($P > 0,05$). Los resultados que se presentan a continuación se obtuvieron entonces tras agrupar las submuestras recogidas en diferentes años.

En la Tabla 7.3. y en la Figura 7.3. se muestran los valores medios y la distribución frente a la talla de las hembras de las principales variables reproductoras, considerando la edad de mar como criterio inicial de clasificación. En promedio, la puesta de las hembras de dos años de mar es casi dos veces superior a la de los de un año de mar (ANOVA; $F_{1,62} = 95,38$; $P < 0,0001$) y la fecundidad aumenta también con el tamaño de las hembras dentro de los dos grupos de edad. La relación entre el peso total de las puestas y la longitud furcal sigue una pauta muy similar, mostrando igualmente valores medios superiores las hembras de dos años ($F_{1,45} = 100,21$; $P < 0,0001$) y aumento con la talla en cada edad. El diámetro medio de los huevos es mayor en las hembras de dos inviernos de mar que en las de uno ($F_{1,56} = 13,72$, $P < 0,001$), pero no presenta variaciones evidentes dentro de cada clase de edad (Figura 7.3.). Por último, la variabilidad interna de las puestas en cuanto al tamaño de huevo (expresada mediante el coeficiente de variación del diámetro) no parece depender de la edad ni el tamaño de las hembras. Los valores de fecundidad y diámetro de huevo fueron muy similares a los observados en otras poblaciones de Salmón Atlántico con tamaños de reproductores parecidos a igual edad (THORPE *et al.*, 1984; RANDALL, 1989).

La existencia de relaciones directas entre el tamaño corporal de las hembras y la fecundidad, el tamaño de huevo y el peso total de las gónadas son constataciones casi generales en diferentes especies de peces (p. ej., BAGENAL, 1969; JONSSON, 1977; THORPE *et al.*, 1984; WOOTTON, 1984; HOLTBY y HEALEY, 1986; L'ABÉE-LUND e HINDAR, 1990; ELGAR, 1990; SCHULTZ y WARNER, 1991). En consecuencia, no resulta sorprendente que tales parámetros reproductivos alcancen valores claramente superiores en los salmones de 2 inviernos de mar. Sin embargo, la duración de la fase marina no afecta, por sí misma, a ninguna de las variables reproductivas (fecundidad, tamaño de huevo y peso gonadal), ya que las diferencias entre clases de edad desaparecen una vez que se elimina el efecto del tamaño corporal ajustando los valores de esas variables a la longitud furcal media (NICIEZA, 1993).

TABLA 7.3.

Valores medios y errores estándar para la longitud furcal, el peso y varios parámetros reproductivos en hembras de salmón de 1 ó 2 inviernos de mar (1M y 2M, respectivamente).

Mean values and standard errors of the main reproductive parameters for female Atlantic salmon reproducing after one (1M) or two (2M) winters at sea. We have reported the following variables: fork length (cm.), body weight (g.; without eggs), fecundity, clutch weight (g.), egg diameter (mm.) and coefficient of variation of egg diameter (%). Sample size (n) was given in every case.

	1M		2M	
	Media ± SEM	(n)	Media ± SEM	(n)
Longitud furcal (cm)	64,2 ± 0,52	(32)	80,1 ± 0,75	(40)
Peso sin puesta (g)	2031,8 ± 97,8	(29)	3459,0 ± 120,4	(30)
Fecundidad	4.867 ± 243	(28)	8,78 ± 311	(36)
Peso de la puesta (g)	470,4 ± 24,6	(26)	978,2 ± 47,0	(21)
Diámetro de huevo (rara)	5,75 ± 0,06	(31)	6,06 ± 0,05	(28)
C. V. diámetro (%)	3,40 ± 0.10	(31)	3,18 ± 0,09	(28)

BIBLIOGRAFÍA

- Bagenal, T. B. (1969): «The relationship between food supply and fecundity in brown trout *Salmo trutta* L.». *J. Fish Biol.*, 1: 167-182.
- Baglinière, J. L.; Prouzet, P.; Porcher, J. P.; Nihourn, A., y Maisse, G. (1987): «Caractéristiques générales des populations de saumon atlantique (*Salmo salar* L.) des rivières du Massif armoricain», pp. 23-37, en M. Thibault y R. Billard (eds.), *Restauration des Rivières a Saumons*. INRA, Paris.
- Barner, L. W.; Murray, C. B., y Beacham, T. D. (1986): «Size, age, meristics y morphometrics of chum salmon returning to British Columbia during 1983-1985». *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.*, 1484: 39 pp.
- 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.
- Berglund, I.; Hansen, L. P.; Lundqvist, H.; Jonsson, B.; Eriksson, T.; Thorpe, J. E., y Eriksson, L. O. (1991): «Effects of elevated winter temperature on seawater adaptability, sexual rematuration, and downstream migratory behaviour in mature male Atlantic salmon parr (*Salmo salar*)». *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 48: 1041-1047.
- Buck, R. J. G., y Hay, D. W. (1984): «The relation between stock size and progeny of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in a Scottish stream». *J. Fish Biol.*, 24: 1-11.
- Dalley, E. L.; Andrews C. W., y Green. J. M. (1983): «Precocious male Atlantic salmon parr (*Salmo salar*) in insular Newfoundland». *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 40: 647-652.
- Dellefors, C., y Faremo, U. (1988): «Early sexual maturation in males of wild sea trout, *Salmo trutta* L., inhibits smoltification». *J. Fish Biol.*, 33: 741-749.
- Elgar, M. A. (1990): «Evolutionary compromise between a few large and many small eggs: comparative evidence in teleost fish». *Oikos*, 59: 283-287.
- Eriksson, T.; Eriksson, L. O., y Lundqvist, H. (1987): «Adaptive flexibility in life history tactics of mature Baltic salmon parr in relation to body size and environment». *American Fisheries Society Symposium*, 1: 236-243.
- 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.
- Herbinger, C. M., y Friars, G. W. (1992): «Effects of winter temperature and feeding regime on the rate of early maturation in Atlantic salmon (*Salmo salar*) male parr». *Aquaculture*, 101: 135-146.
- Holtby, L. B., y Healey, M. C. (1986): «Selection for adult size in female coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*)». *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43: 1946-1959.
- Holtby, L. B., y Healey, M. C. (1990): «Sex-specific life history tactics and risk-taking in coho salmon». *Ecology*, 71: 678-690.
- Iwamoto, R. N.; Alexander, B. A., y Hershberger, W. K. (1984): «Genotypic and environmental effects on the incidence of sexual precocity in coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*)». *Aquaculture*, 43: 105-121.
- Jessop, B. M. (1986): «Atlantic salmon (*Salmo salar*) of the Big Salmon River, New Brunswick». *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.*, 1415: XII+ 50 pp.
- Jonsson, B. (1977): «Demographic strategy in a brown trout population in western Norway». *Zool. Sci*, 6: 255-263.
- L'abée-Lund, J. H. (1989): «Significance of mature male parr in a small population of Atlantic salmon (*Salmo salar*)». *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 46: 928-931.

- L'abée-Lund, J. H., e Hindar, K. (1990): «Interpopulation variation in reproductive traits of anadromous female brown trout, *Salmo trutta* L.». *J. Fish Biol.*, 37: 755-763.
- Lundqvist, H.; Clarke, W. C., y Johansson, H. (1988): «The influence of precocious sexual maturation on survival to adult hood of river stocked Baltic salmon, *Salmo salar*, smolts». *Holarctic Ecology*, 11: 60-69.
- Macrimmon, H. R., y Gots, B. L. (1979): «World distribution of Atlantic salmon, *Salmo salar*». *J. Fish. Res. Board Can.*, 36: 422-457.
- Myers, R. A. (1984): «Demographic consequences of precocious maturation of Atlantic salmon (*Salmo salar*)». *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 41: 1349-1353.
- Myers, R. A. (1986): «Game theory and the evolution of Atlantic salmon (*Salmo salar*) age at maturation», pp. 53-61, en D. J. Meerburg (ed.), *Salmonid age at maturity. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, 89.
- Myers, R. A.; Hutchings, J. A., y Gibson, R. J. (1986): «Variation in male parr maturation within and among populations of Atlantic salmon, *Salmo salar*». *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43: 1242-1248.
- Nicieza, A. G. (1993): *Estrategias de desarrollo y reproducción en el Salmón Atlántico, Salmo salar L.*, Tesis Doctoral. Universidad de Oviedo.
- Nicieza, A. G.; Toledo, M. M., y Braña, F. (1990): «Capturas de Salmón Atlántico (*Salmo salar* L.) en los ríos asturianos en el período 1953-1989. Variaciones de abundancia y estructura de edades de mar». *Biodatos Básicos. Rev. Biol. Univ. Oviedo, IV*, 91 PP.
- Pepper, V. A., y Oliver, N. P. (1986): «Historical perspectives on Atlantic salmon (*Salmo salar*) enhancement activities on Indian Break, Newfoundland (1960-80) and their relevance with respect to community involvement». *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.*, 1461: IV+66 pp.
- Prévost, E.; Chadwick, E. M. P., y Claytor, R. R. (1992): «Influence of size, winter duration and density on sexual maturation of Atlantic salmon (*Salmo salar*) juveniles in Little Codroy River (Southwest Newfoundland)». *J. Fish Biol.*, 41: 1013-1019.
- 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.
- Prouzet, P. (1981): «Observation d'une femelle de tacon de saumon atlantique (*Salmo salar* L.) parvenue á maturité sexuelle en rivière». *Bull. Fr. Pêche Pisc.*, 282: 16-19.
- Prouzet, P., y Gaignon, J. L. (1985): «Caractéristiques du stock de saumon atlantique d'un hiver de mer (*Salmo salar* L.) capturé sur L'Elorn de 1974 á 1984». *Rev. Trav. Ins. Pêches marit.*, 47: 167-178.
- Prouzet, P.; Le Bail, P. Y., y Heydorff, M. (1984): «Sex ratio and potential fecundity of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) caught by anglers on the Elorn River (Northern Brittany, France) during 1979 and 1980». *Fisheries Management*, 15: 123-130.
- Randall, R. G. (1989): «Effect of sea-age en the reproductive potential of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in Eastern Canada». *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 46: 2210-2218.
- Ricker, W. E. (1938): «"Residual" and kokanee salmon in Cultus Lake». *J. Fish. Res. Board Can.*, 4: 192-218.
- 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 en sea age at first maturity of Atlantic salmon (*Salmo salar*)», pp. 30-38, en D. J. Meerburg (ed.), *Salmonid age at maturity. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, 89.
- Robitaille, J. A.; Côté, Y.; Shooner, G., y Hayeur, G. (1986): «Growth and maturation patterns of Atlantic salmon, *Salmo salar*, in the Koksoak River, Ungava, Quebec» pp. 62-69, en D. J. Meerburg (ed.), *Salmonid*

age at maturity. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, 89.

Roff, D. (1984): «The evolution of life history parameters in teleosts». *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 41: 989-1000.

Rowe, D. K., y Thorpe, J. E. (1990): «Suppression of maturation in male Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) parr by reduction in feeding and growth during spring». *Aquaculture*, 86: 291-313.

Schulzt, E. T., y Warner, R. R. (1991): «Phenotypic plasticity in life-history traits of female *Thalassoma bifasciatum* (Pisces: Labridae): 2. Correlation of fecundity and growth rate in comparative studies». *Envir. Biol. Fish.*, 30: 333-344.

Shearer, W. M. (1990): «The Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) of the North Esk with particular reference to the relationship between both river and sea age and time of return to home waters». *Fisheries Research*, 10: 93-123.

Simpson, A. L. (1993): *Investigation of the factors influencing maturation in Atlantic Salmon, Salmo salar L., parr*. Ph. D. Thesis. University of Glasgow.

Stearns, S. C., y Koella, J. C. (1986): «The evolution of phenotypic plasticity in life history traits: predictions of reaction norms for age and size at maturity». *Evolution*, 40: 893-913.

Taylor, E. B. (1989): «Precocial male maturation in laboratory reared populations of chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*». *Can. J. Zool.*, 67: 1665-1669.

Thorpe, J. E.; Miles, M. S., y Keay, D. S. (1984): «Developmental rate, fecundity and egg size in Atlantic salmon, *Salmo salar* L.». *Aquaculture*, 43: 289-305.

Thorpe, J. E.; Morgan, R. I. G.; Talbot, C., y Miles, M. S. (1983): «Inheritance of developmental rates in Atlantic salmon, *Salmo salar* L.». *Aquaculture*, 33: 119-128.

Webb, J., y Hawkins, A. D. (1989): «The movements and spawning behaviour of adult salmon in the Girnock Burn, a tributary of the Aberdeenshire Dee, 1986». *Scottish Fisheries Research Report*, 40: 42 pp.

Wootton, R. J. (1984): «Introduction: strategies tactics in fish reproduction», pp, 1-12, en G. W. Potts y R. J. Wootton (eds.), *Fish reproduction: strategies and tactics*. Academic Press, London.

RESUMEN

Se ha analizado la composición de la población reproductora (estructura de edades y proporción de sexos de cada edad) y los principales parámetros reproductivos (fecundidad, peso de gónadas, diámetro de huevo) del Salmón Atlántico en la cuenca del río Narcea, con base en los muestreos realizados en el período reproductor (desde noviembre hasta enero) entre los años 1988 y 1991. Un cierto número de machos madura antes del esguinado; esto afecta, en nuestros muestreos en las cuencas de los ríos Esva y Narcea, a un porcentaje muy variable de pintos de edad 0+ (2,8% a 89,0%, según tramos, ríos y años) y a una proporción mucho más elevada y estable de salmones de edad 1+ (en torno al 90%, generalmente); los escasos machos de edad 2+ muestreados en período reproductor eran todos maduros. Al margen de esta forma de maduración «precoz», los restantes salmones capturados en período reproductor tienen de 1 a 3 inviernos de mar, y en general las proporciones de estas tres clases de edad concuerdan bien con las correspondientes a la temporada de pesca previa; del mismo modo, predominan los machos entre los salmones de un invierno de mar y las hembras entre los de dos. Las hembras de un invierno de mar (longitud furcal, media \pm error estándar: $64,2 \pm 0,52$ cm.; $N = 32$) ponen en promedio 4.867 ± 243 huevos, cuyo diámetro medio es $5,75 \pm 0,06$ mm.; las de dos inviernos de mar ($80,1 \pm 0,75$ cm.) depositan 8.787 ± 311 huevos de $6,06 \pm 0,05$ mm. de diámetro. Tanto el número de huevos como el peso total de las gónadas son claramente mayores en las hembras de dos años de mar que en las de uno; sin embargo, ambos parámetros parecen variar positivamente con el tamaño de las hembras de forma continua (tanto dentro como entre clases de edad) de modo que no persisten diferencias entre edades una vez eliminado el efecto del tamaño mediante análisis de la covarianza.

SUMMARY

Structure of the spawning population. Age at maturity and reproductive parameters.

The structure of the reproductive population (age structure and sex proportion within ages) as well as the main reproductive parameters (fecundity, gonadal weight, egg diameter), were assessed-on the basis of samples taken in the Narcea river basin during the reproductive periods (from November to January) from 1988 to 1991. Some male parr mature before smolting at age 0+ and 1+ (exceptionally 2+); in our electrofishing samples taken in the reproductive period in the rivers Narcea and Esva, precocious maturation affected a rather variable proportion of 0+ parr (from 2.8% to 89.0%, depending on section, river and year of sampling), and to a higher and rather constant proportion of 1+ parr (about 90%, generally); all of the 2+ male caught in the reproductive period were mature. In addition to precocious males, the spawning population included anadromous males aged from one to three sea winters and anadromous females of the same ages. Proportions of sea age classes fit well that of the previous fishing season, and also agrees the sex ratio within the main age classes: male prevail within the one-sea-winter salmon, whereas most of the two-sea-winter ones are females. One-sea-winter females (fork length, mean \pm standard error: 64.2 ± 0.52 cm.; $N = 32$) lay on the average 4867 ± 243 eggs, with a mean diameter of 5.75 ± 0.06 mm.; two-year-old females (80.1 ± 0.75 cm.) lay a mean egg number of 8787 ± 311 , whose average diameter is 6.06 ± 0.05 mm. Absolute fecundity, as well as total gonadal weight showed larger values for two-sea-winter females than for one-sea-winter females; however, both parameters positively covaried with female size in a continuous fashion (within as well as between age classes), so differences between age classes did not persist when the effect of female size was removed by covariance analysis.

El Ministerio de Medio Ambiente agradece sus comentarios. Copyright © 2006 Ministerio de Medio Ambiente