

INFLUENCIA DEL ESTIAJE SOBRE EL COMPORTAMIENTO ALIMENTARIO DE LA TRUCHA COMÚN EN UN RÍO DE MONTAÑA (ESPAÑA CENTRAL): IMPLICACIONES EN EL ESTADO DE REPLECIÓN Y SELECCIÓN DEL ALIMENTO

JAVIER SÁNCHEZ HERNÁNDEZ¹

RESUMEN

La trucha común es una especie con un elevado valor deportivo y económico y de una gran relevancia ecológica. En este contexto, se estudia la alimentación de la trucha común en el río Tormes durante el estiaje. De los resultados obtenidos se deduce que las truchas no se alimentaron de las presas en la misma proporción con la que se encuentran en el medio. La escasa deriva observada y, por consiguiente, la baja accesibilidad del alimento tuvo como resultado que las truchas mostrasen bajos estados de repleción. Las presas acuáticas constituyeron en términos numéricos el 87,99% del total, siendo *Baetis* spp., *Simuliidae* y *Epeorus* spp. las presas más abundantes con un 56,01%, 9,09% y 6,17% respectivamente. Por otro lado, la selección del alimento estuvo relacionada, más que con la abundancia y el tamaño del alimento en el medio, con la propia accesibilidad de las presas. Además, las diferencias en la selección del alimento en las diferentes clases de tamaño fueron debidas a la distribución talla-frecuencia en el medio de las mismas. *Baetis* spp., *Epeorus* spp., *Allogamus* sp. y *Rhyacophila* spp. fueron seleccionados positivamente.

Palabras clave: *Salmo trutta*, estado repleción, deriva, selección, estiaje.

SUMMARY

Brown trout is an important socio-economic species with a high ecological relevance. Against this background, the feeding behavior of brown trout was studied in Tormes River during the low water level. Results showed that trouts do not feed themselves on the prey in the same proportion with which it is in environment. In addition, the small observed drift and therefore the low accessibility of the food had as result low values of fullness index. Aquatic prey represented in numerical terms the 87.99% of the total, being *Baetis* spp., *Simuliidae* and *Epeorus* spp. the most abundant prey with 56.01%, 9.09% and 6.17% respectively. On the other hand, the food selection

¹ Departamento de Zoología y Antropología Física, Universidad de Santiago de Compostela. Campus Sur s/n, 15782 Santiago de Compostela, Spain. E-mail: javier.sanchez@usc.es
Estación de Hidrobiología «Encoro do Con», Castroagudín s/n, 36617 Vilagarcía de Arousa, Pontevedra, Spain.

Recibido: 14/12/2010.

Aceptado: 11/04/2010.

was related to the availability of the prey, more than with the abundance and the size of the food. The differences in the selection of the food in the different size-frequency classes were related to the macroinvertebrate size-frequency in the environment. *Baetis* spp., *Epeorus* spp., *Allogamus* sp. and *Rhyacophila* spp. were selected positively.

Key words: *Salmo trutta*, fullness index, drift, selection, low water level.

INTRODUCCIÓN

La consolidación del régimen alimentario es el resultado de las constantes físicas y biológicas y de la utilización de presas energéticamente rentables (HUGHES & BURROWS, 1991). En los sistemas lóticos los salmónidos a menudo se alimentan de las presas en deriva (FRIBERG *et al.*, 1994; PICCOLO *et al.*, 2008; SÁNCHEZ, 2009). Sin embargo, es difícil establecer si los macroinvertebrados en la deriva o en el bentos son el tipo de presa que contribuye en mayor proporción en la dieta de la trucha, porque la fauna bentónica en algún momento de su ciclo vital pasa a constituir parte de la deriva, pero sin duda, el alimento es mucho más accesible cuando está disponible en deriva (GARCÍA DE JALÓN & BARCELÓ, 1987; LAGARRIGUE *et al.*, 2002; HILKER & LEWIS, 2010).

Se ha apuntado con una enorme simplicidad que cuando los recursos son abundantes y diversos, se produce una especialización en la dieta del depredador (PYKE *et al.*, 1977), pero en realidad la selectividad de un pez a la hora de alimentarse depende de la preferencia inherente del pez por su alimento, la abundancia de presas, la accesibilidad del alimento y el grado de saciedad del pez (IVLEV, 1961; GARCÍA DE JALÓN & BARCELÓ, 1987; JOHNSON *et al.*, 2007). Centrándonos en el área de estudio, aunque las poblaciones de truchas del río Tormes han sido objeto de estudio por diferentes motivos (MARTÍNEZ & GARCÍA DE JALÓN, 1988; ALONSO-GONZÁLEZ & GARCÍA DE JALÓN, 2001; ALONSO-GONZÁLEZ *et al.*, 2008), hasta la fecha se desconoce la existencia de trabajos científicos publicados sobre la alimentación de la trucha común en este territorio. Así, el propósito del presente estudio es determinar la utilización y la selección del

alimento por la trucha común durante el estiaje en un río de montaña (río Tormes) y qué factores pueden dirigir estas preferencias.

MATERIAL Y MÉTODOS

El rasgo hidrobiológico más característico del río Tormes es la marcada irregularidad del régimen de caudales, con un estiaje bastante acusado en verano (MARTÍNEZ & GARCÍA DE JALÓN, 1988; ALONSO-GONZÁLEZ *et al.*, 2008; LÓPEZ-MOYANO & VICENTE-SAIZ, 2009). La estación de muestreo se encuentra ubicada en el río Tormes a su paso por el término municipal de los Llanos de Tormes (Ávila, UTM: 30T 288707 4466342), siendo una zona declarada como Lugar de Interés Comunitario (LIC) para la Red Natura 2000 (código ES4110002). El río Tormes nace en la vertiente septentrional de la Sierra de Gredos, a una altura próxima a los 1500 m, y recorre una distancia de 284 Km hasta su confluencia con el río Duero.

Durante el estudio, la profundidad de la lámina de agua osciló entre 26 y 98 cm y la velocidad de corriente nunca superó los 0,3 m/s. La vegetación de ribera estuvo dominada por alisos (*Alnus glutinosa*) con presencia destacable de fresnos (*Fraxinus angustifolia*) y sauces (*Salix* spp.). La granulometría del substrato estuvo compuesta mayoritariamente por bolos, cantos y gravas, siendo destacable la escasez de macrófitos en el área de estudio. En el momento del muestreo, la temperatura del agua fue de 18°C, la conductividad de 28,8 $\mu\text{S}/\text{cm}$, el pH de 6,44 y los sólidos disueltos o en suspensión totales (TDS) de 18,37 mg/l, los niveles de oxígeno fueron elevados (91,5% y 8,69 mg/l).

La recolección del material se realizó en el mes de agosto de 2010 aprovechando el fuerte estiaje de la zona de muestreo. Previamente a la pesca eléctrica, se recolectó una muestra del bentos y otra de la deriva. Para la muestra del bentos se utilizó una red de Surber ($n=9$) con luz de malla de $250 \mu\text{m}$ y $0,1 \text{ m}^2$ de superficie de muestreo. Por otro lado, para la toma de la muestra en deriva se empleó un copo de deriva de tipo Brundin de $250 \mu\text{m}$ de luz de malla y una entrada circular de 30 cm de diámetro, siendo la franja horaria para la toma de muestra de la deriva entre las 8 h (hora solar) y las 12 h. Las muestras se fijaron con formol al 4%. En el laboratorio los organismos se separaron con una lupa binocular y se determinaron con la máxima resolución taxonómica posible, conservándose en alcohol de 70° . Para la identificación del material se utilizó la clave de TACHET *et al.* (2002). Se calculó la abundancia relativa de cada grupo taxonómico, la abundancia total del bentos expresada en individuos/ m^2 y la tasa de deriva como el número de invertebrados derivantes por hora. Además, se calculó la tendencia a derivar según DINEEN *et al.* (2007) y como: *Tendencia a derivar (TD)* = $A_d / (A_b + A_d)^{-1}$, donde A_b es el porcentaje de individuos del ítem «i» en el bentos y A_d es el porcentaje de individuos del ítem «i» en la deriva. Este índice oscila entre 0 y 1, de tal manera que valores próximos a cero indican que ese ítem no es propenso a derivar, mientras que un valor de 1 revela que no se encuentra en el bentos y sólo aparece en deriva. La tendencia a derivar se puede clasificar en baja, media y alta, cuando los valores de este índice están entre 0-0,3, 0,3-0,7 y 0,7-1, respectivamente (DINEEN *et al.*, 2007).

La captura de las truchas se realizó con un aparato de pesca eléctrica de mochila (Hans Grassl GmbH, ELT60II) y se capturaron cinco especies de peces. En términos de densidad, *Pseudochondrostoma duriense* (Coelho, 1985) dominó la comunidad ($0,65$ individuos/ m^2), siendo la densidad del resto de las especies de peces muy bajas: *Squalius carolitertii* (Doadrio, 1988) ($0,23$ individuos/ m^2), *Salmo trutta* Linnaeus, 1758 ($0,15$ individuos/ m^2), *Barbus bocagei* Steindachner, 1865) ($0,02$ individuos/ m^2 y

Anguilla anguilla Linnaeus, 1758 ($0,003$ individuos/ m^2). *P. duriense*, *B. bocagei* y *S. carolitertii* se tratan de especies endémicas a nivel Peninsular. La presencia de la anguila en este tramo se debe a las reintroducciones que en los últimos años está llevando a cabo la sección de vida silvestre de la Junta de Castilla y León (LÓPEZ-MOYANO & VICENTE-SAIZ, 2009).

Las truchas capturadas fueron trasladadas en refrigeración al laboratorio, donde se congelaron para su estudio posterior. Para el análisis de la dieta se sacrificaron 43 ejemplares de *S. trutta* de tallas comprendidas entre $5,9 \text{ cm}$ y $28,6 \text{ cm}$, con el fin de obtener el espectro más amplio posible de diferencias alimentarias y así la muestra estuviera representada por ejemplares de diferentes clases de edad. La edad de los peces se determinó mediante la lectura de los anillos de crecimiento anual en las escamas. La muestra estuvo compuesta por ejemplares pertenecientes a cuatro clases de edad ($n_{0+}=18$, $n_{1+}=18$, $n_{2+}=6$, $n_{3+}=1$).

De las 43 truchas capturadas, sólo dos truchas pertenecientes a la clase de edad 1+ no presentaron alimento en el estómago y por ello no se tuvieron en cuenta para los análisis posteriores. Para el conjunto de estómagos se determinó la riqueza específica (S) o variedad de la dieta y la diversidad trófica según el índice Shannon ($H' = -\sum P_i \log_2 P_i$). También se calculó el estado de replicación de cada pez como, $ER = [\text{peso contenido estomacal (g)} / \text{peso total del pez (g)}] \cdot 100$. Las presas se separaron en tres grandes grupos: invertebrados acuáticos, invertebrados terrestres y otras presas.

Para la descripción de la dieta se determinó la abundancia relativa ($A_i = (\sum S_i / \sum S_i) \times 100$, donde S_i es el número de presas 'i', y S_i es el número de presas totales en todos los estómagos estudiados) y la frecuencia de ocurrencia ($F_i = (N_i / N) \times 100$, donde N_i es el número de peces con la presa 'i' en su estómago y N es el número total de peces con contenido en el estómago). El estudio de la selección del alimento se realizó con el índice de selección de presas de Ivlev (IVLEV, 1961).

Tanto las presas identificadas en los estómagos como los invertebrados capturados en el bentos y en la deriva fueron medidos con un micrómetro digital, para su posterior comparación. Se establecieron seis clases de tamaño (<2 mm, 2-4 mm, 4-6 mm, 6-8 mm, 8-10 mm y >10 mm).

El análisis de los resultados se realizó con el paquete estadístico PASW Statistics 18. La prueba de Kruskal-Wallis para datos no normales se empleó para comparar la talla media de los macroinvertebrados observada en el medio (bentos y deriva) y la encontrada en los contenidos estomacales. El estudio comparativo entre los contenidos estomacales de las truchas y la composición béntica y de deriva fluvial se realizó mediante una chi-cuadrado (χ^2) como en su día empleó GARCÍA DE JALÓN & BARCELÓ (1987). Para ello se tomo las frecuencias del río (bentos y deriva) como frecuencias esperadas y la frecuencia en los estómagos como frecuencias observadas. Análogamente esta misma prueba estadística se utilizó para comparar la estructura de tamaños de los invertebrados en el bentos y deriva (esperado) y en los estómagos (observado). Además, se realizó un análisis de correlación entre la longitud de los peces y las variables de ali-

mentación (número de presas, porcentaje de presas terrestres, índice Shannon, estado de repleción y talla media de las presas). Para todas estas pruebas se aceptó que el resultado fue estadísticamente significativo siempre que la probabilidad asociada resultara ser menor que 0,05. Los resultados no se mostraran por clases de edad debido al bajo número de ejemplares de cada cohorte.

RESULTADOS

Bentos

La composición faunística del bentos puede ser observada en la tabla 1. La fauna de macroinvertebrados del río Tormes se caracterizó por presentar una riqueza taxonómica total de 31 taxones y una densidad de 4381 individuos/m². El grupo dominante en las muestras del bentos fue *Epeorus* spp. (el 29,55% del total), seguido en menor medida por *Baetis* spp. (18,97% del total), siendo también significativa la presencia de diversas familias de dípteros y tricópteros, concretamente *Simuliidae* (12,36% del total) e *Hydropsyche* spp. (11,12% del total).

				Bentos		Deriva			Dieta		Ivlev	
				A _p (%)	A _p (%)	TD	N	A _p (%)	F _i (%)	Bentos	Deriva	
Taxones acuáticos												
Turbellaria	<i>Dugesidae</i>	<i>Dugesia</i> spp.	Adulto	1,86	-	-	-	-	-	-1	-	
Oligochaeta	<i>Lumbriculidae</i>	Sin determinar	Adulto	0,08	-	-	1	0,16	2,44	0,34	**	
Mollusca	<i>Ancylidae</i>	<i>Ancylus fluviatilis</i>	Adulto	0,76	0,89	0,5	3	0,49	7,32	-0,22	-0,29	
Arachnida	Hidracarina	Sin determinar	Adulto	0,08	-	-	5	0,81	9,76	0,82	**	
Ephemeroptera	<i>Baetidae</i>	<i>Baetis</i> spp.	Ninfa	18,97	7,56	0,3	345	56,01	92,68	0,49	0,76	
	<i>Ephemerellidae</i>	<i>Ephemerella</i> spp.	Ninfa	3,39	1,33	0,3	-	-	-	-1	-1	
	<i>Heptageniidae</i>	<i>Ecdyonurus</i> spp.	Ninfa	3,3	1,78	0,3	16	2,60	31,71	-0,12	0,19	
		<i>Epeorus</i> spp.	Ninfa	29,55	1,78	0,1	38	6,17	36,59	-0,65	0,55	
	<i>Leptophlebiidae</i>	<i>Habrophlebia</i> sp.	Ninfa	0,08	-	-	-	-	-	-1	-	
Plecoptera	<i>Leuctridae</i>	<i>Leuctra geniculata</i>	Ninfa	2,03	1,78	0,5	-	-	-	-1	-1	
	<i>Perlidae</i>	<i>Perla</i> sp.	Ninfa	0,08	-	-	-	-	-	-1	-	
Odonata	<i>Aeshnidae</i>	<i>Boyeria irene</i>	Ninfa	0,08	-	-	-	-	-	-1	-	
	<i>Gomphidae</i>	<i>Ophiogomphus</i> sp.	Ninfa	0,42	0,89	0,7	3	0,49	2,44	0,07	-0,29	

(Continúa en página siguiente.)

(Viene de página anterior)

				Bentos			Deriva			Dieta			Ivlev	
				A _p (%)	A _p (%)	TD	N	A _p (%)	F _i (%)	Bentos	Deriva			
Heteroptera	<i>Aphelocheiridae</i>	<i>Aphelocheirus aestivalis</i>	Adulto	1,19	0,44	0,3	3	0,49	7,32	-0,42	0,05			
	<i>Corixidae</i>	<i>Micronecta</i> sp.	Adulto	-	0,44	1	2	0,32	2,44	*	-0,15			
	<i>Gerridae</i>	Sin determinar	Adulto	-	-	-	1	0,16	2,44	*	**			
Coleoptera	<i>Elmidae</i>	<i>Elmis</i> sp.	Larva	0,34	0,44	0,6	-	-	-	-1	-1			
		<i>Macronychus</i> sp.	Larva	1,19	0,44	0,3	-	-	-	-1	-1			
		<i>Oulimnius</i> sp.	Adulto	-	0,44	1	-	-	-	-	-1			
		<i>Esolus</i> spp.	Adulto	0,85	-	-	-	-	-	-1	-			
	<i>Gyrinidae</i>	<i>Orectochilus</i> sp.	Larva	-	0,44	1	-	-	-	-	-1			
	<i>Gyrinidae</i>	<i>Orectochilus</i> sp.	Adulto	-	-	-	2	0,32	2,44	*	**			
	<i>Hydraenidae</i>	<i>Hydraena</i> sp.	Adulto	0,17	-	-	-	-	-	-1	-			
Trichoptera	<i>Brachycentridae</i>	<i>Micrasema</i> sp.	Larva	0,59	-	-	-	-	-	-1	-			
	<i>Hydropsychidae</i>	<i>Hydropsyche</i> spp.	Larva	11,18	4	0,3	12	1,95	19,51	-0,70	-0,34			
	<i>Lepidostomatidae</i>	<i>Lepidostoma</i> sp.	Larva	0,08	-	-	-	-	-	-1	-			
	<i>Leptoceridae</i>	Sin determinar	Larva	-	-	-	1	0,16	2,44	*	**			
	<i>Limnephilidae</i>	<i>Allogamus</i> sp.	Larva	0,17	0,44	0,7	14	2,27	19,51	0,86	0,68			
	<i>Philopotamidae</i>	<i>Chimarra marginata</i>	Larva	3,3	0,89	0,2	1	0,16	2,44	-0,91	-0,69			
	<i>Polycentropodidae</i>	<i>Polycentropus</i> sp.	Larva	0,25	-	-	1	0,16	2,44	-0,21	**			
	<i>Rhyacophilidae</i>	<i>Rhyacophila</i> spp.	Pupa	1,1	0,89	0,4	-	-	-	-1	-1			
		<i>Rhyacophila</i> spp.	Larva	1,78	0,44	0,2	21	3,41	31,71	0,31	0,77			
Diptera	<i>Athericidae</i>	<i>Atherix</i> sp.	Larva	0,68	0,89	0,6	1	0,16	2,44	-0,61	-0,69			
	<i>Chironomidae</i>	sF. <i>Tanypodinae</i>	Larva	3,05	3,56	0,5	16	2,60	21,95	-0,08	-0,16			
		sF. <i>Orthocladiinae</i>	Larva	0,93	-	-	-	-	-	-1	-			
	<i>Empididae</i>	sF. <i>Clinocerinae</i>	Larva	0,08	-	-	-	-	-	-1	-			
	<i>Tipulidae</i>	Sin determinar	Larva	-	0,44	1	-	-	-	-	-1			
	<i>Simuliidae</i>	<i>Tr. Prosimuliini</i>	Larva	12,36	66,22	0,8	56	9,09	41,46	-0,15	-0,76			
Taxones terrestres														
Trichoptera	<i>Brachycentridae</i>	Sin determinar	Adulto	-	0,44	1	-	-	-	-	-1			
	Sin determinar		Adulto	-	-	-	31	5,03	26,83	-	**			
Ephemeroptera	Sin determinar	Adulto	-	-	-	23	3,73	34,15	-	**				
Diptera	<i>Asilidae</i>	Sin determinar	Adulto	-	0,44	1	-	-	-	-	-1			
	<i>Chironomidae</i>	Sin determinar	Adulto	-	0,44	1	2	0,32	4,88	-	-0,15			
	<i>Empididae</i>	Sin determinar	Adulto	-	-	-	1	0,16	2,44	-	**			
	<i>Simuliidae</i>	Sin determinar	Adulto	-	1,78	1	2	0,32	4,88	-	-0,69			
Hymenoptera	<i>Formicidae</i>	Sin determinar	Adulto	-	0,44	1	13	2,11	19,51	-	0,65			
Coleoptera	Sin determinar	Adulto	-	-	-	1	0,16	2,44	-	**				
Otras presas														
	<i>P. duriense</i>						1	0,16	2,44	-	-			

Tabla 1. Composición de la dieta, del bentos, de la deriva e índice de Ivlev en el área de estudio. Número (N), abundancia relativa (A_p), frecuencia de ocurrencia (F_i) y Tendencia a derivar (TD).

*El valor tiende a 1 porque no ha sido encontrado en el bentos. **El valor tiende a 1 porque no ha sido encontrado en la deriva.

Table 1. Diet composition, benthos, drift and Ivlev's index in the study area. Number (N), relative abundance (A_i), occurrence (F_i) and drift tendency (TD).

*The value tends to 1 because it has not been found in the benthos. **The value tends to 1 because it has not been found in the drift.

Deriva

Se han identificado un total de 27 taxones en deriva, los taxones más abundantes del bentos (*Epeorus* spp., *Baetis* spp., *Simuliidae* e *Hydropsyche* spp.) estuvieron representados en la deriva en mayor o menor medida. Los estadios acuáticos de *Simuliidae* y *Baetis* spp. fueron los taxones más abundantes en deriva, con un 66% y 7,9% respectivamente (tabla 1), siendo significativa la escasa abundancia de taxones terrestres en deriva (3,54% del total). El número de individuos recolectados en las cuatro horas muestreadas fue de 225, lo que supone una tasa de deriva de 56 individuos por hora. En relación con la tendencia a derivar, se puede deducir que algunos taxones tienen una elevada tendencia a derivar (véase tabla 1), pero respecto a los taxones más abundantes en el bentos, los resultados son dispares, ya que mientras *Epeorus* spp., *Baetis* spp. e *Hydropsyche* spp. tuvieron una baja tendencia a derivar, *Simuliidae* mostró una elevada tendencia a derivar.

Dieta

En los 41 estómagos con alimento en su interior se identificaron un total de 616 presas agrupadas en 28 *items* (tabla 1). 20 de las 28 se tratan de invertebrados acuáticos, y solamente siete taxones se correspondieron con invertebrados terrestres que fueron consumidos cerca de la superficie del agua. El número de presas consumidas por ejemplar osciló mucho, con valores entre 1 y 50. No obstante, el número de presas estuvo inversamente relacionado con el tamaño de los peces ($r = -0,37$, $n=41$, $p=0,015$). La riqueza específica estuvo comprendida entre 1 y 9. La diversidad trófica en algunos casos fue relativamente baja ($H' = 1,3 \pm 0,13$, rango=0 - 2,8) pero no se ha encontrado relación entre la diversidad trófica y la talla del pez ($r = -0,23$, $n=41$, $p=0,129$). Los tres *items* más abundantes en el bentos son los más consumidos por las truchas, así en términos de abundancia, las presas más importantes fueron *Baetis* spp. con una abundancia del 56,01%, seguido de *Simuliidae* y de *Epeorus* spp. con una abundancia de 9,09% y 6,17% respectivamente.

Nuevamente, la presa con una mayor frecuencia de ocurrencia fue *Baetis* spp. (92,68%), seguido de *Simuliidae* y de *Epeorus* spp. que presentaron una frecuencia de ocurrencia del 41,46% y 36,59% respectivamente. El único ejemplar que incorporó peces en la dieta se correspondió con el ejemplar de cuatro años de edad (3+).

Al comparar la comunidad macrobentónica con los contenidos estomacales mediante una χ^2 se ha comprobado que existen diferencias significativas en el bentos ($\chi^2=288,74$, $p=0,006$) y la deriva ($\chi^2=213,62$, $p < 0,001$). Por otro lado, en el cómputo de los estómagos analizados y en términos de abundancia, sólo el 1,8% del alimento estuvo constituido por presas únicamente disponibles en el bentos, mientras que el porcentaje fue superior para las presas que sólo estuvieron disponibles en la deriva (12,3%). El restante 85,9% lo constituyen presas que fueron encontradas tanto en el bentos como en la deriva (figura 1).

El 87,99% del total de las presas consumidas por las truchas estuvo compuesto por presas acuáticas y el 11,85% y 0,16% restante lo constituyeron las presas terrestres capturadas en superficie y otras presas respectivamente. El consumo de presas terrestres aumentó con la

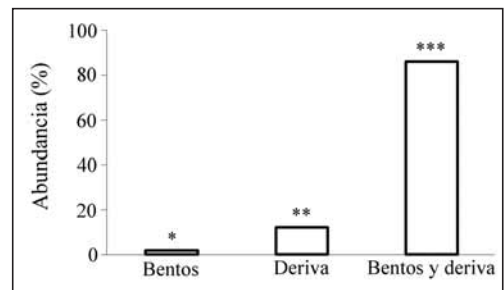


Figura 1. Abundancia de alimento (%) consumido por las truchas en función de su disponibilidad en el medio.

*Alimento sólo disponible en el bentos, **alimento sólo disponible en la deriva y ***alimento disponible tanto en el bentos como en la deriva.

Figure 1. Abundance of food (%) consumed by trout based on its availability in the environment.

*Food only availability in benthos, **food only availability in drift and ***food availability in benthos and drift.

longitud furcal ($r=0,31$, $n=41$, $p=0,047$). El estado de repleción medio de las truchas en el momento de la captura fue de $1,11\% \pm 0,185$ (rango= $0,03 - 3,45\%$). El estado de repleción disminuyó con la talla del pez ($r=-0,88$, $n=41$, $p < 0,001$).

La comparación de la disponibilidad del alimento en el bentos y en los estómagos usando el índice de la selectividad de Ivlev demuestra que, excepto para *Baetis* spp., las presas más abundantes en los contenidos estomacales (*Simuliidae*, *Epeorus* spp. e *Hydropsyche* spp.) fueron seleccionadas negativamente por las truchas y, respecto al resto de los taxones, los valores obtenidos del índice de selección son muy dispares (véase tabla 1). En relación con la selección de presas en deriva, se deduce que *Baetis* spp. y *Epeorus* spp. fueron seleccionados positivamente y, por el contrario, *Simuliidae* e *Hydropsyche* spp. fueron seleccionados negativamente (véase tabla 1). *Allogamus* sp. y *Rhyacophila* spp., a pesar de la baja abundancia observada en el bentos y en la deriva, son seleccionados positivamente.

Al comparar la estructura de tamaños de los invertebrados del bentos y la deriva con el de la dieta mediante una χ^2 , se ha encontrado que no existen diferencias significativas ($\chi^2 = 24$, $p > 0,05$ y $\chi^2 = 28,4$ $p > 0,05$ respectivamente). Esto puede ser observado en la figura 2. La clase de tamaño 2-4 mm fue la más abundante en el bentos, en deriva y en los contenidos es-

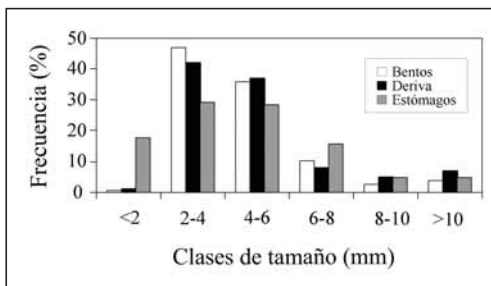


Figura 2. Frecuencia de tamaños en el bentos, en la deriva y en los contenidos estomacales en el área de estudio.

Figure 2. Size-frequency of the benthos, drift and stomachs in the study area.

tomacales (46,91%, 42% y 29,08% respectivamente). La talla media no difiere en la dieta, el bentos y la deriva (Kruskal-Wallis tests: $H=0,54$, $g.l.=2$, $p=0,764$), siendo los valores medios encontrados de $5,08 \text{ mm} \pm 0,195$, $4,99 \text{ mm} \pm 0,117$ y de $5,3 \text{ mm} \pm 0,309$ respectivamente. Por otro lado, la talla media de las presas aumentó con la longitud furcal ($r=0,628$, $n=41$, $p < 0,001$).

A grandes rasgos, no se ha encontrado ningún patrón en común en la selección del alimento en función del tamaño y el tipo de presa (véase figura 3), pero de los resultados obtenidos se puede deducir que *Baetis* spp. fue seleccionado en el bentos en los intervalos de tamaño $<2 \text{ mm}$ y $6-8 \text{ mm}$, mientras que otros taxones fueron fuertemente seleccionados con mayores tallas (clases de tamaño $8-10 \text{ mm}$ y $>10 \text{ mm}$) como fue el caso de, por ejemplo, *Ecdyonurus* spp., *Ophiogomphus* sp., *Aphelocheirus aestivalis* (Fabricius, 1794) y *Chimarra marginata* (Linnaeus, 1767). Por el contrario, la trucha seleccionó *Hydropsyche* spp., *Rhyacophila* spp. y *Chironomidae* con un tamaño pequeño ($<2 \text{ mm}$) e intermedio ($6-8 \text{ mm}$) y *Simuliidae* fue ligeramente seleccionado tanto en el bentos como en la deriva con un tamaño de $<2 \text{ mm}$.

DISCUSIÓN

Los valores de densidad del bentos son diferentes de otros valores observados por diferentes autores en la zona centro de la Península Ibérica (GARCÍA DE JALÓN & SERRANO, 1985; LOBÓN-CERVIÁ & RINCÓN, 1994). Además, la tasa de deriva observada en el río Tormes fue muy inferior a la observada por RIERADEVALL & PRATT (1986) en agosto en el río Llobregat, y casi con toda probabilidad se debe al fuerte estiaje observado en el área de estudio y a la hora de captura del material, ya que las máximas tasas de deriva tienen lugar por la noche, incluyendo el anochecer y amanecer (RIERADEVALL & PRATT, 1986).

Se ha apuntado con anterioridad que la trucha común consume los taxones más abundantes y

sas terrestres durante el periodo estival concluyen que este tipo de alimento puede llegar a constituir una parte muy importante de la dieta de los salmónidos (NAKANO *et al.*, 1999; UTZ & HARTMAN, 2007). En este trabajo, el escaso consumo de presas terrestres podría deberse a la escasa deriva observada. Además al igual que en otros estudios, se ha encontrado que el porcentaje de presas terrestres aumenta con la longitud furcal (SÁNCHEZ *et al.*, 2007; UTZ & HARTMAN, 2007).

La actividad alimentaria, y por ello el estado de repleción, está influida por diferentes factores como la temperatura, el desarrollo gonadal y la disponibilidad del alimento (LAGARRIGUE *et al.*, 2002; ROBINSON *et al.*, 2010). Diversos autores han encontrado en condiciones naturales que el estado de repleción es mínimo en otoño y máximo en verano (LAGARRIGUE *et al.*, 2002; AMUNDSEN & KNUDSEN, 2009). Llama la atención que el estado de repleción observado en este trabajo fue bajo, más si cabe, si lo comparamos con otros resultados obtenidos durante el verano (LAGARRIGUE *et al.*, 2002; GÍSLASON & STEINGRÍMSSON, 2004) o en otras épocas del año en este mismo tramo de río (datos propios sin publicar). En esta línea, HILKER & LEWIS (2010) afirman que durante el estiaje la accesibilidad de las presas, especialmente para los peces que se alimentan en deriva, se reduce. Así los bajos valores en el estado de repleción observados en el río Tormes pueden estar relacionados con la baja tasa de deriva observada y, por ello, a la reducción de los encuentros depredador-presa. Además, la intensidad de la deriva y la cantidad de presas en los estómagos están correlacionadas (ALLAN, 1978; CADA *et al.*, 1987), afirmación que refuerza la anterior hipótesis.

Como predice la teoría del forrajeo óptimo (OFT), los peces deberían seleccionar aquellos taxones que les permiten maximizar la energía neta ingerida por unidad de tiempo (GERKING, 1994), pero en realidad diversos factores intervienen en la selección del alimento. De acuerdo con diferentes autores, la abundancia y las características de las presas (accesibilidad y tamaño corporal) son las principales varia-

bles que determinan la selección del alimento en los peces (véase por ejemplo GARCÍA DE JALÓN & BARCELÓ, 1987; JOHNSON *et al.*, 2007). Así, los taxones son seleccionados mejor cuando forman parte de la deriva (GARCÍA DE JALÓN & BARCELÓ, 1987). En este trabajo se demuestra que la alimentación de la trucha común estuvo determinada por las presas más abundantes y ampliamente distribuidas por el río, fue el caso de *Baetis* spp., *Epeorus* spp. y *Simuliidae*. No obstante, las diferencias observadas en estos tres taxones puedan deberse a las diferencias en la accesibilidad de cada tipo de presa y a los propios fenómenos de selección del alimento por parte del depredador, ya que, a pesar de la abundancia de *Epeorus* spp. en el bentos y de *Simuliidae* en la deriva, ambas presas son rechazadas por las truchas en el bentos y la deriva respectivamente. Así, las truchas en el río Tormes durante el estiaje parecen estar especializadas en el consumo de *Baetis* spp. ya que constituyen en términos numéricos más de la mitad de las presas consumidas por las truchas. La explicación de la selección de *Baetis* spp. aquí observada puede deberse a la abundancia y accesibilidad de este taxón en el medio. Por el contrario, otros investigadores apuntan que el factor más importante en la selección del alimento es el tamaño de la presa (por ejemplo SUÁREZ *et al.*, 1988). Los resultados obtenidos en el presente trabajo demuestran que las diferencias en la selección del alimento en las diferentes clases de tamaño son debidas, al igual que las observaciones efectuadas por RINCÓN & LOBÓN-CERVIÁ (1999), a la distribución talla-frecuencia en el medio de las mismas. Pero parece que ciertos taxones son seleccionados en las clases de tamaño superiores (por ejemplo *C. marginata*, *Gerridae*, *Allogamus* sp. y *Ecdyonurus* spp.) mientras que otros son seleccionados con una talla inferior (por ejemplo *Simuliidae*, *Rhyacophila* spp. y *Chironomidae*). Por todo lo anteriormente comentado, las presas de pequeño tamaño o camufladas en el substrato deberían ser *a priori* menos consumidas, pero en este trabajo se observó que ciertos taxones son seleccionados independientemente del tamaño (véase figura 3) ya que *Chironomidae*, *Rhyacophilidae* spp. e

Hydropsyche spp. son seleccionados positivamente a pesar de su pequeño tamaño (<2 mm). Respecto al camuflaje de las presas, se ha observado que ciertos taxones con coloraciones crípticas y que pueden pasar desapercibidos, como por ejemplo *Baetis* spp. o *Allogamus* sp., fueron fuertemente seleccionados.

En definitiva, la escasa deriva unida a la inaccesibilidad del alimento tienen como resultado bajos estados de repleción de las truchas durante el estiaje. No obstante, algunos taxones fueron fuertemente seleccionados. Así, la selección del alimento estuvo relacionada con la abundancia y accesibilidad de los taxones en el medio, además las diferencias en la distribución talla-frecuencias de las presas en el medio

pueden desempeñar un papel muy importante en la explicación de este fenómeno.

AGRADECIMIENTOS

Parte de este trabajo ha sido realizado en los laboratorios de la estación de Hidrobiología «Encoro do Con». Quiero expresar mi más sincero agradecimiento a los compañeros del grupo de investigación del laboratorio de Hidrobiología. Gracias a Félix López Moyano y Rosa San Segundo (Junta de Castilla y León). Tampoco me gustaría olvidarme de Ricardo Sánchez y Aitor Grande por su inestimable ayuda, y de dos anónimos revisores, por sus valiosas críticas e indicaciones.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALLAN, J.D. 1978. Trout predation and size composition of stream drift. *Limnology and Oceanography* 23: 1231-1237.
- ALONSO-GONZÁLEZ, C. & GARCÍA DE JALÓN, D. 2001. Bases para la ordenación de la pesca en la cuenca del Alto Tormes (Ávila). *Limnetica* 20(2): 293-304.
- ALONSO-GONZÁLEZ, C., GORTÁZAR, J., BAEZA SANZ, D. & GARCÍA DE JALÓN, D. 2008. Dam function rules based on brown trout flow requirements: design of environmental flow regimes in regulated streams. *Hydrobiologia* 609: 253-262.
- AMUNDSEN, P-A. & KNUDSEN, R. 2009. Winter ecology of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) and brown trout (*Salmo trutta*) in a subarctic lake, Norway. *Aquatic Ecology* 43: 765-775
- CADA, G.F., LOAR, J.M. & SALE, M.J. 1987. Evidence of food limitation of rainbow trout and brown trout in southern Appalachian soft-water streams. *Transactions of the American Fisheries Society* 116: 692-702.
- DINEEN, G., HARRISON, S.S. & GILLER, P.S. 2007. Diet partitioning in sympatric Atlantic salmon and brown trout in streams with contrasting riparian vegetation. *Journal of Fish Biology* 71: 17-38.
- FRIBERG, N., ANDERSEN, T.H., HANSEN, H.O., IVERSEN, T.M., JACOBSEN, D., KROJGAARD, L. & LARSEN, S.E. 1994. The effect of brown trout (*Salmo trutta* L.) on stream invertebrate drift, with special reference to *Gammarus pulex* L. *Hydrobiologia* 294: 105-110.
- GARCÍA DE JALÓN, D. & BARCELÓ, E. 1987. Estudio sobre la alimentación de la trucha común en los ríos Pirenaicos. *Ecología* 1: 263-269.
- GARCÍA DE JALÓN, D. & SERRANO, J. 1985. Las poblaciones de truchas en los ríos de la cuenca del Duero. *Boletín de la Estación Central de Ecología* 28: 47-56.
- GERKING, S.D. 1994. *Feeding Ecology of Fish*. Academic Press, Inc., San Diego, California. 416pp.
- GÍSLASON, G.M. & STEINGRÍMSSON, S.O. 2004. Seasonal and spatial variation in the diet of brown trout (*Salmo trutta* L.) in the subarctic River Laxa, north-east Iceland. *Aquatic Ecology* 38: 263-270.
- HILKER, F.M. & LEWIS, M.A. 2010. Predator-prey systems in streams and rivers. *Theoretical Ecology* 3(3): 175-193.

- HUGHES, R.N. & BURROWS, M.T. 1991. Diet selection by dogwhelks in the field: an example of constrained optimization. *Animal Behaviour* 42: 47-55.
- IVLEV, V.S. 1961. Experimental ecology of the feeding of fishes. Translated from the Russian by Douglas Scott. Yale University Press, New Haven. 302pp.
- JOHNSON, R.L., COGLAN, S.M. & HARMON, T. 2007. Spatial and temporal variation in prey selection of brown trout in a cold Arkansas tailwater. *Ecology of Freshwater Fish* 16: 373-384.
- LAGARRIGUE, T., CÉRÉGHINO, R., LIM, P., REYES-MARCHANT, P., CHAPPAZ, R., LAVANDIER, P. & BELAUD, A. 2002. Diel and seasonal variations in brown trout (*Salmo trutta*) feeding patterns and relationship with invertebrate drift under natural and hydropeaking conditions in a mountain stream. *Aquatic Living Resources* 15: 129-137.
- LOBÓN-CERVIÁ, J. & RINCÓN, P.A. 1994. Trophic ecology of red roach (*Rutilus arcasii*) in a seasonal stream; an example of detritivory as a feeding tactic. *Freshwater Biology* 32: 123-132.
- LÓPEZ-MOYANO, F. & VICENTE-SAIZ, J. 2009. La gestión piscícola de las poblaciones de trucha común (*Salmo trutta* L.) de la cuenca del río Tormes en la provincia de Ávila. *Montes* 98: 29-33.
- MACNEIL, C., ELWOOD, R.W. & DICK, J.T. 2000. Factors influencing the importance of *Gammarus* spp. (Crustacea: Amphipoda) in riverine salmonid diets. *Archiv für Hydrobiologie* 149: 87-107.
- MARTÍNEZ, J. & GARCÍA DE JALÓN, D. 1988. Estudio de las poblaciones trucheras del río Tormes. *Ecología* 2: 303-313.
- MONTAÑES, C. & LOBÓN-CERVIA, J. 1986. Feeding ecology of a population of brown trout (*Salmo trutta* L.) in an aquifer-fed stream of Old Castile, Spain. *Ekologia Polska* 34(2): 203-213.
- NAKANO, S., KAWAGUCHI, Y., TANIGUCHI, Y., MIYASAKA, H., SHIBATA, Y., URABE, H. & KUHARA, N. 1999. Selective foraging on terrestrial invertebrates by rainbow trout in a forested headwater stream in northern Japan. *Ecological Research* 14: 351-360.
- OSCOZ, J., LEUNDA, P.M., CAMPOS, F., ESCALA, M.C. & MIRANDA, R. 2005. Diet of 0+ brown trout (*Salmo trutta* L., 1758) from the river Erro (Navarra, North of Spain). *Limnetica* 24: 319-326.
- PICCOLO, J.J., HUGHES, N.F. & BRYANT, M.D. 2008. Water velocity influences prey detection and capture by drift-feeding juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and steelhead (*Oncorhynchus mykiss irideus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 65: 266-275.
- PYKE, G.H., PULLIAM, H.R. & CHARNOV, E.L. 1977. Optimal foraging: A selective review of theory and test. *The Quarterly Review of Biology* 52: 137-154.
- RIERADEVAL, M. & PRAT, N. 1986. Deriva nictemeral de macroinvertebrados en el río Llobregat (Barcelona). *Limnetica* 7: 147-156.
- RINCÓN, P.A. & LOBÓN-CERVIÁ, J. 1999. Prey-size selection by brown trout (*Salmo trutta* L.) in a stream in northern Spain. *Canadian Journal of Zoology* 77: 755-765.
- ROBINSON, J.M., JOSEPHSON, D.C., WEIDEL, B.C. & KRAFT, C.E. 2010. Influence of variable interannual summer water temperatures on brook trout growth, consumption, reproduction, and mortality in an unstratified Adirondack lake. *Transactions of the American Fisheries Society* 139: 685-699.
- SÁNCHEZ, J., COBO, F. & GONZÁLEZ, M.A. 2007. Biología y la alimentación del salvelino, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill, 1814), en cinco lagunas glaciares de la Sierra de Gredos (Ávila, España). *Nova Acta Científica Compostelana* 16: 129-144.
- SÁNCHEZ-HERNÁNDEZ, J. 2009. Biología de la alimentación de la trucha común (*Salmo trutta* Linné, 1758) en los ríos de Galicia. Tesis Doctoral. Universidad de Santiago de Compostela. 581 pp.
- SUÁREZ, J.L., REIRIZ, L. & ANADON, R. 1988. Feeding relationships between two salmonid species and the benthic community. *Polskie Archiwum Hydrobiologii* 35: 341-351.
- TACHET, H., RICHOUX, P., BOURNAUD, M. & USSEGLIO-POLATERRA, P. 2002. Invertébrés d'eau douce. CNRS Éditions. Paris, 587 pp.

TOLEDO, M^A DEL MAR., LEMAIRE, A.L., BAGLINIERE, J.L. & BRAÑA, F. 1993. Caractéristiques biologiques de la truite de mer (*Salmo trutta* L.) au Nord de l'Espagne, dans deux rivières des Asturies. Bulletin Francais de la Peche et de la Pisciculture 330: 295-306.

UTZ, R.M. & HARTMAN, K.J. 2007. Identification of critical prey items to Appalachian brook trout (*Salvelinus fontinalis*) with emphasis on terrestrial organisms. Hydrologia 575: 259-270.