



UNIVERSIDAD DE LEÓN
FACULTAD DE BIOLOGÍA
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA ANIMAL

**CONTRIBUCIÓN AL CONOCIMIENTO DE LA BIOLOGÍA
DEL LUCIO (*Esox lucius*) EN UN ÁREA DE RECIENTE
COLONIZACIÓN: CUENCA DEL ESLA**

Memoria presentada por
JOSEFA DOMINGUEZ CARRILLO
para optar al Grado de Doctor en Biología.

León, diciembre de 1995

Dña. José Carlos Pena Álvarez Doctor en Biología, Profesor Titular de Universidad, área de conocimiento de Biología Animal, como director de la tesis doctoral de la licenciada doña Josefa Domínguez Carrillo.

INFORMA: Que la doctoranda ha completado bajo mi dirección en el Departamento de Biología Animal de la Universidad de León, la realización de su Tesis Doctoral para optar al título de Doctor en Biología con el título *Contribución al conocimiento de la biología del lucio (Exos lucius) en un área de reciente colonización: Cuenca del Esla.*

Y que la investigación realizada reúne a mi juicio la calidad adecuada para ser leída y defendida ante el tribunal correspondiente, por lo que autorizo su presentación de acuerdo con la normativa vigente.

León, diciembre de 1995.

Fdo.: José Carlos Pena Álvarez

A mi familia.

*Hic etiam Latio risus praenomine, cultor Stagnorum
querulis vis infestissima ranis Lucius, obscuras ulva
caenoque lacunas Obsidet: hic nullus mensarum
lectus ad usus, Fervet fumosis olido nidore propinis.*

(Ausonio, S. IV, vv. 12-124)

(También el lucio, a quien por diversión se le dio un nombre latino, habitante de las aguas, el enemigo más hostil de las quejumbrosas ranas, acecha los remansos oscuros entre ova y cieno. Aquí se mueve excitado sin que se le escoja como plato de mesa ninguna en tabernas cargadas de humo maloliente.)

Quiero expresar mi más sincero agradecimiento a todas las personas que de una u otra forma han colaborado en la realización de esta memoria.

Especialmente a mi "Jefe", Dr. D. José Carlos Pena, por planificar el trabajo y facilitarme la recogida de datos. Desde entonces me ha apoyado y ha seguido de cerca el procesado de datos y la elaboración de la memoria, aclarando las dudas surgidas y dando forma al manuscrito definitivo.

Al Dr. Purroy que sugirió esta línea de investigación, colaboró en la recogida de buena parte de los ejemplares y en todo momento ha puesto a mi disposición sus conocimientos y me ha animado a continuar.

La Dra. Mazé siempre ha prestado su ayuda, ánimo y "merecidas regañinas", sobre todo en los últimos meses de la elaboración de esta memoria.

A mis compañeros en las tareas de pesca: Gustavo, Rafa, Floren, Benito, Roberto, David y Jorge formaron parte del equipo habitualmente. El entusiasmo que nos movía en aquel momento ha servido para que algunos de ellos se hayan decantado por el estudio de peces; Gustavo y Benito han iniciado sendas tesis que espero ver finalizadas muy pronto. Rafa y Roberto han dedicado muchas horas de su tiempo a la realización de esta memoria. Sin olvidar a Pili "Maravillas", con quien durante algún tiempo compartimos lucios y mesa.

A V. Hernández que realizó la toma de datos de Zamora y que tantas horas compartió en el procesado de contenidos estomacales en el Departamento de Biología Animal, bajo la común dirección del Dr. Pena, coordinador de las campañas de captura del lucio.

Al Dr. Régil por su ayuda en la determinación de los macroinvertebrados de la dieta.

Los Dres. Garnica, y Alvarez Edo han estado especialmente pendientes del desarrollo de la memoria y me han prestado su apoyo en todo momento.

Los Dres. Nieto y Salgado me han soportado en el Departamento incluso durante los fines de semana de los últimos meses.

Agradezco también la inestimable ayuda del Dr. Luis Calabuig, que orientó el tratamiento estadístico. Asimismo las Dras. Margarita y Camino Fernández Aláez han prestado su apoyo y sus conocimientos.

Al Dr. Alonso que realizó los mapas geológicos, por su parte el Dr. Penas, nos facilitó la información bioclimática, el Dr. Alvarez realizó las microfotografías de las gónadas y el Dr. Laborda que ha ultimado la presentación final.

Los Drs. Lobón-Cerviá y Elvira han alentado mi estudio atendiendo solícitamente mis consultas, facilitando bibliografía y ofreciendo su dedicación y amistad.

La elaboración de algunas figuras no hubiera sido posible sin la ayuda de E. Donoso..

Al personal técnico de la Consejería de Medio Ambiente, que en diferentes etapas de su gestión, tanto en León como en Zamora han facilitado pescas y datos, en las personas de D. Emilio Fernández Tuñón, D. Jaime González, D. Jesús Palacios y D. Javier Sancho.

Muy especialmente al personal de la guardería: Samuel, Constancio, Urbano y Agustín. También Cesar ayudó en los trabajos de campo. En Zamora Saturnino y Agapito. García Talavera nos proporcionó las primeras informaciones sobre la presencia del lucio en la cuenca.

A los asiduos del "Café de Ecología", cada uno ha prestado su ayuda, de forma especial Reyes, Luz, Josefina Leo y Mercedes.

A mi familia, mis amigos y mis compañeros de trabajo por haber soportado estoicamente la tensión de los últimos meses. Gracias por ser tan pacientes y por haberme dedicado tanto tiempo.

ÍNDICE GENERAL

I. INTRODUCCION	11
II. ZONA DE ESTUDIO.....	17
II.1. Situación.....	17
II.2. Características geológicas	17
II.3. Bioclimatología	19
II.4. Red hidrográfica.....	19
II.5. Zonación.....	27
II.6. Vegetación acuática.....	27
II.7. Fauna íctica acompañante	30
III. MATERIAL Y METODOS	33
III.1. Captura de los ejemplares.....	33
III.2. Toma de datos	35
III.3. Edad y crecimiento.....	35
III.3.1. Determinación de la edad en peces.....	35
III.3.2. Preparación de los ejemplares para detectar la aparición de las escamas.....	39
III.3.3. Estimación del crecimiento.....	39
III.3.4. Relación longitud-peso y coeficientes de condición	41
III.4. Reproducción y ciclo gonadal	42
III.5. Alimentación	43
III.5.1. Preparación y conservación de estómagos	43
III.5.2. Análisis de los contenidos estomacales	43
III.5.3. Tratamiento de datos.....	45
IV. RESULTADOS Y DISCUSION	49
IV.1. Análisis de la población.....	49
IV.1.1. Ritmo de colonización.....	49
IV.1.2. Relación entre las tres longitudes usualmente empleadas.....	49
IV.1.3. Estructura de la población	51
IV.1.4. Discusión.....	60
IV.2. Edad y crecimiento	61

IV.2.1. Talla de aparición de las escamas.....	61
IV.2.2. Determinación de la edad	64
IV.2.3. Crecimiento en longitud.....	70
IV.2.4. Relación peso-longitud y coeficientes de condición.....	71
IV.2.5. Discusión	79
IV.3. Reproducción.....	96
IV.3.1. Diferenciación sexual de los ejemplares.....	96
IV.3.2. Relación entre sexos	96
IV.3.3. Hermafroditismo.....	98
IV.3.4. Ciclo gonadal.....	99
IV.3.5. Fecundidad.....	101
IV.3.6. Edad de maduración.....	103
IV.3.7. Periodos de freza.....	103
IV.3.8. Discusión	106
IV.4. Alimentación.....	113
IV.4.1. Espectro general de la dieta	113
IV.4.2. Análisis de la dieta por tramos.....	116
IV.4.3. Variación en el uso de los recursos alimenticios en función de la talla.....	126
IV.4.4. Relación entre el tamaño del depredador y el de la presa.....	141
IV.4.5. Variación estacional de la dieta	147
IV.4.6. Discusión	164
V. CONCLUSIONES.....	177
VI. BIBLIOGRAFIA.....	179
VII. ANEXOS.....	193

I. INTRODUCCIÓN

ANTECEDENTES

El lucio es una de las especies de peces continentales que mayor número de publicaciones ha generado; en la obra "An annotated bibliography of the pike" de CROSSMAN & CASSELLMAN (1987) se incluyen más de 3.500 referencias sobre este Esócido.

Existe un único género en la familia Esocidae en el que se incluyen 5 especies: *E. lucius*, *E. reicherti* de distribución Este Asiática y otros tres del Este de Norteamérica (*E. masquinongy*, *E. niger* y *E. americanus*).

El reparto de *Esox lucius* es uno de los más amplios, ocupando una importante área del reino Holártico y restringido a las zonas frías y templadas

En Eurasia su distribución natural se circunscribe a una banda que la recorre del Este de Siberia a Escandinavia por encima de los 40° de latitud Norte, faltando en la Península Ibérica, Islandia, Noruega, Italia Meridional y parte Occidental de la Península Balcánica (TONER & LAWLER, 1969, RAAT, 1988, BANARESCU, 1990). Su distribución altitudinal llega a los 1.400 m en los Alpes.

En cuanto al registro fósil los más antiguos son del Paleoceno, hace 62 millones de años en Alberta (Canadá) similares en apariencia a los *E. lucius* del Terciario de Eurasia (NELSON, 1984; BANARESCU, 1990).

Ha sido introducido en varios estados del centro de Norteamérica. Entre los siglos XII y XIII se introdujo en Irlanda y en la Península Ibérica a mediados de este siglo. Incluso fue introducido en Marruecos en 1935, Uganda y Madagascar.

Muchos son los aspectos de la biología del lucio que han sido estudiados pero en su mayoría de poblaciones naturales donde el lucio es una especie autóctona. Una amplia referencia de ello se halla en las dos exhaustivas revisiones de TONER & LAWLER (1969) y RAAT (1988).

En nuestra Península aún existen dudas sobre su presencia ya que MORALES (1980) opina que existía hasta el Pleistoceno Superior basado en el hallazgo de restos en un yacimiento del Paleolítico Inferior (Achelense).

En todo caso no existían capturas registradas antes de principios de siglo. En esa época las aclimataciones realizadas por Darder se extendieron a un buen número de especies. GIBERT (1913) y MALUQUER (1919) indican su introducción en aguas de Cataluña, si bien BUEN (1930) y PARDO (1951) no les confieren mucho crédito.

Otras referencias como LOZANO (1952) afirman que se introdujeron pero desaparecieron. En la misma línea GUTIÉRREZ-CALDERÓN (1954) cita el envío fallido de reproductores a Mugaire (Navarra). En abril de 1949 el mismo Gutiérrez-Calderón recibió 50.000 huevos del Alto Marne en Francia. Fueron aclimatados en el estanque de los Jardines del Principe en Aranjuez. Esta parece ser la única introducción, pues al año eran sexualmente maduros y en 1950 se iniciaba la repoblación de varios ríos con huevos embrionados. Se continuó hasta los años 80 el proceso de suelta, que desde 1954 lo fue con alevines, alcanzando un máximo de 1.280.000 ejemplares en 1956. Estos datos se encuentran en la revisión de PENA (1986).

La expansión, favorecida por la amplia campaña de repoblaciones en treinta años, ha significado la presencia de lucios prácticamente en toda la geografía peninsular excepto Galicia, Asturias y Cantabria.

La evolución de esas áreas ocupadas por la especie se detalla por décadas hasta 1985 en PENA (1986).

El lucio ha sido considerado el habitante más voraz de las aguas europeas, ello ha originado no pocos problemas en las aguas en las que ha sido introducido. Uno de los casos más claros al respecto es el de Irlanda donde en el siglo XII o XIII fue introducido produciendo impacto en las poblaciones nativas de salmón y trucha (VOOREN, 1972).

De hecho en algunos países está prohibida la introducción del lucio en aguas clasificadas de primera categoría piscícola. Es decir se prohíbe la traslocación en áreas en las que la especie es autóctona (LE LOUARN & BAGLINIERE, 1985).

Las acciones sobre stocks de ciprínidos y salmónidos son tan dramáticas como llegar a la extinción de una población (ARRIGNON, 1966), o bien su reducción claramente constatable (RINCÓN *et al.*, 1990).

La acción de los poderes públicos y las sociedades de pesca han ido encaminadas, por ello, al control de las poblaciones del depredador para procurar una buena pesquería truchera (MANN, 1985).

Sin embargo esta labor que ha sido llevada durante décadas en algunos países como afirma MANN (1985) para Inglaterra, sólo ha permitido la reducción de los efectivos del lucio a través de la captura de individuos reproductores (LARSEN, 1966).

En España se han abordado varios trabajos sobre el lucio correspondientes a dos etapas bien diferentes y distanciadas en el tiempo. Por una parte VELAZ DE MEDRANO (1949) publicó una revisión bibliográfica - realizada previamente a la introducción del lucio - que vió la luz cuando ya habían sido importados los huevos embrionados para efectuar la introducción en España. Posteriormente GUTIERREZ-CALDERÓN (1951, 1954, 1955 y 1969), encargado de la introducción por el Servicio Nacional de Pesca Fluvial, publica cuatro trabajos en las fechas referidas, en los que relata las experiencias de la llamada "aclimatación" en aguas españolas.

No se conoce ningún trabajo científico específico sobre esta especie hasta PENA (1986), quien publica una revisión sobre la expansión del lucio desde la introducción hasta esa fecha, analizando además la evolución de esa expansión en la cuenca del Esla. A partir de ese momento diversas publicaciones han aparecido tocando aspectos también diferentes: PENA *et al.* (1987) sobre alimentación; AGÚNDEZ *et al.* (1987) sobre fecundidad; DOMÍNGUEZ *et al.* (1988) sobre estructura de las poblaciones reproductoras; SÁNCHEZ-ISARRIA *et al.* (1988) sobre composición de la dieta; DOMÍNGUEZ *et al.* (1989) sobre hermafroditismo; RINCÓN *et al.* (1990) sobre la influencia del lucio en la comunidad íctica de la parte baja de la cuenca del Esla; SANTAMARÍA (1993, 1995) con sendos trabajos de alimentación en la cuenca del Duero; y ELVIRA *et al.* (en prensa) también sobre alimentación.

Otras publicaciones han incluido al lucio ya en estudios de distribución de especies o en diversos aspectos de relaciones interespecíficas. ALMAÇA (1964) ofrece las primeras referencias sobre la presencia del lucio en aguas portuguesas; GARCÍA-JALÓN & GONZÁLEZ DEL TÁNAGO (1983) sobre las comunidades piscícolas de la cuenca del Duero; LOBÓN-CERVIÁ *et al.* (1989) estudian los cambios producidos en la ictiofauna del Duero; SOSTOA & LOBÓN (1989) estudian las relaciones tróficas en un río mediterráneo; y ELVIRA (1985 a y b) presenta las interacciones entre especies autóctonas e introducidas.

Al lado de este conjunto de trabajos científicos, en revistas de pesca y de divulgación ha sido una constante la referencia a esta especie, puesto que ofrece un gran atractivo deportivo por lo espectacular de su lucha y los récords de las capturas. Merece destacarse el trabajo de MARTÍNEZ (1985) que hace una revisión de varios aspectos de la biología del lucio y ofrece algunos datos sobre un pequeño número de ejemplares del embalse de Santillana.

EL LUCIO EN LA CUENCA DEL ESLA

La colonización de la cuenca del Esla ha supuesto un paradigma del comportamiento expansivo de la especie. La rápida ocupación de un gran número de cursos fluviales y la rápida adaptación a diferentes regímenes hidrológicos - ríos regulados y de régimen natural - así como de diversa naturaleza - embalses, lagunas y ríos - evidencia el éxito conseguido.

El asistir aún a las primeras fases de esa expansión y el seguimiento de la misma ha proporcionado campo de investigación para varios autores:

- Sobre aspectos de distribución: GARCÍA-JALÓN & GONZÁLEZ DEL TÁNAGO (1983), PENA (1986), VELASCO (1994).
- Estructura de la población: HERNÁNDEZ (1986, 1987), DOMÍNGUEZ *et al.* (1988).
- Alimentación: PENA *et al.* (1987), RINCÓN *et al.* (1990).
- Reproducción: AGÚNDEZ *et al.* (1987), DOMÍNGUEZ *et al.* (1989).
- Parasitismo: ALVAREZ PELLITERO *et al.* (1980).

Otros estudios se están llevando a cabo sobre el lucio como reservorio de agentes patógenos de salmónidos en el Departamento de Biología Celular de la Universidad de León.

El lucio en el Esla se ha comportado como un elemento distorsionador en las comunidades de peces establecidas, provocando un descenso importante en los efectivos de las poblaciones, bien por depredación o bien por desplazamiento. Lo primero sucede en ciprínidos y lo segundo en truchas, que ante la presencia del lucio desaparecen o disminuyen en los tramos ocupados por él, pero cuyo descenso no se correlaciona con un aumento como presa en los estómagos.

El carácter truchero de muchas de las aguas de la cuenca, confiere una dimensión diferente a la presencia del lucio respecto a cuencas fluviales de la mitad Sur de la Península, donde la presencia de esta especie sirvió como aliciente para la pesca deportiva.

Por ello se iniciaron labores de control del lucio por las Jefaturas de Pesca de Zamora y León que incluyeron campañas de captura con pesca eléctrica llevadas a cabo con la colaboración con el Departamento de Biología Animal de la Universidad de León. También se instalaron trampas para reproductores, dado que en ese momento son más fáciles de capturar ya que los adultos abandonan su territorialidad para dirigirse a zonas calmas, poco profundas y con abundante vegetación.

OBJETIVOS

Ante todo lo expuesto se hacía necesario abordar un estudio integrado en el cual se trataran los aspectos más importantes de la biología del lucio en una cuenca fluvial cerrada, cuya población se encontrara aún en expansión.

La oportunidad de realizar lo señalado la proporcionó la preocupación que las autoridades de pesca de Zamora y León tuvieron desde principios de los 80 por la aparición, cada vez más frecuente, de lucio en lugares tradicionalmente trucheros.

Por otra parte la necesidad de realizar el mencionado control del lucio de forma programada nos permitiría obtener las autorizaciones oportunas para realizar las capturas y la instalación de trampas para reproductores.

Los objetivos planteados en aquel momento, para el presente estudio, fueron los siguientes:

A. Seguimiento del proceso colonizador de la especie a lo largo de la cuenca aprovechando que en aquel momento sólo ocupaba la parte baja de la misma.

B. Estudio de la alimentación para comprender el efecto que pudiera tener el comportamiento depredador sobre las comunidades de peces propias de la cuenca fluvial.

C. Análisis de los aspectos reproductivos del lucio comenzando por relación de sexos, periodo de freza, edad de maduración y fecundidad.

D. Evaluación del crecimiento en el área de estudio.

Diversos problemas se plantearon a medida que se avanzaba en el desarrollo de los objetivos. El planteamiento de control del lucio que llegaban a tener las campañas de muestreo impedían, en muchos casos, la toma cuidadosa y sosegada de datos, teniendo que eliminar del estudio, por ello, un buen número de ejemplares ya capturados

El elevado número de estómagos analizados ha proporcionado un enorme cúmulo de datos, pero ello ha exigido un gran esfuerzo de reconocimiento de piezas esqueléticas, restos de presas, en los estómagos, lo que ha retrasado la elaboración definitiva de los resultados. Otro tanto se ha producido en el estudio del crecimiento.

Con todo se entienden cumplidos, en gran parte los objetivos planteados con la aportación de información de un elevado número de ejemplares, sólo comparable a contados estudios llevados a cabo en otros países.

A partir de 1988 ha variado el régimen hidrológico del río principal de la cuenca (Esla) ya que en enero de ese año se comenzó a embalsar el agua en Riaño. Los cambios, sin duda, pueden afectar al proceso colonizador del lucio debido a la modificación de caudales y temperaturas del agua circulante.

Todo ello precisaría un nuevo estudio teniendo como referencia los resultados de la presente memoria.

II. ZONA DE ESTUDIO

II. 1. SITUACION

El área de estudio incluye la mitad Sur de la provincia de León en lo correspondiente a la cuenca del Duero y una mínima parte del Norte de la vecina provincia de Zamora correspondiente a los ríos Órbigo, Esla, Tera y sus tributarios. El punto más meridional incluido en el estudio se sitúa en la confluencia del río Tera con el Esla a la altura de Olmillos de Valverde.

El territorio está pues delimitado entre 41° 54' y 42° 37' de latitud Norte y 5° 20' y 6° 08' de longitud Oeste.

II. 2. CARACTERISTICAS GEOLOGICAS

La cuenca del Esla se asienta sobre el macizo Hespérico del NW peninsular y el borde NW de la Cuenca Terciaria del Duero.

Las cabeceras del Norte de la cuenca se sitúan en la Zona Cantábrica, que destaca por la alternancia de calizas, pizarras y areniscas paleozoicas (Fig. 1).

Las cabeceras Oeste de la cuenca del Esla (ríos Tera, Eria, Tuerto) recorren materiales de la Zona Astur Occidental - Leonesa y Zona Centro Ibérica. La Zona Astur Occidental - Leonesa es eminentemente pizarrosa con intercalaciones de areniscas presentando un cierto grado de metamorfismo y ausencia casi total de rocas carbonatadas; la Zona Centro Ibérica de esquistos y granitos con un mayor grado de metamorfismo.

El resto de la cuenca del Esla (zonas bajas) discurre por materiales del Terciario (principalmente mioceno) de la cuenca del Duero, recubiertos por sedimentos cuaternarios fluviales (ALONSO HERRERO, 1995). Comprenden las riberas de los grandes ríos que descienden de la Montaña. Se componen de arcillas y margas del Terciario tapizadas por mantos de cantos y gravas de cuarcita con matriz arcillosa rojiza - amarillenta (rañas) y por terrazas cuaternarias en los valles fluviales (BARBA *et al.* 1994).

Las terrazas fluviales están muy bien representadas, como son las altas de los llamados páramos detríticos, tal es el caso del Páramo leonés entre los ríos Órbigo y Esla. El régimen de los arroyos y ríos de las cabeceras del río Esla es de tipo pluvio - nival, con aumentos considerables de caudal en épocas de deshielo que han originado numerosas inundaciones. No obstante su régimen actual está muy cambiado debido a la regulación de dichos ríos por embalses, modificando la dinámica fluvial típica de estos ríos aguas abajo de dichos embalses y alterando las condiciones originales de los cauces, sedimentos y geomorfología del río Esla. El esquema altitudinal de la cuenca se muestra en la Figura 2.

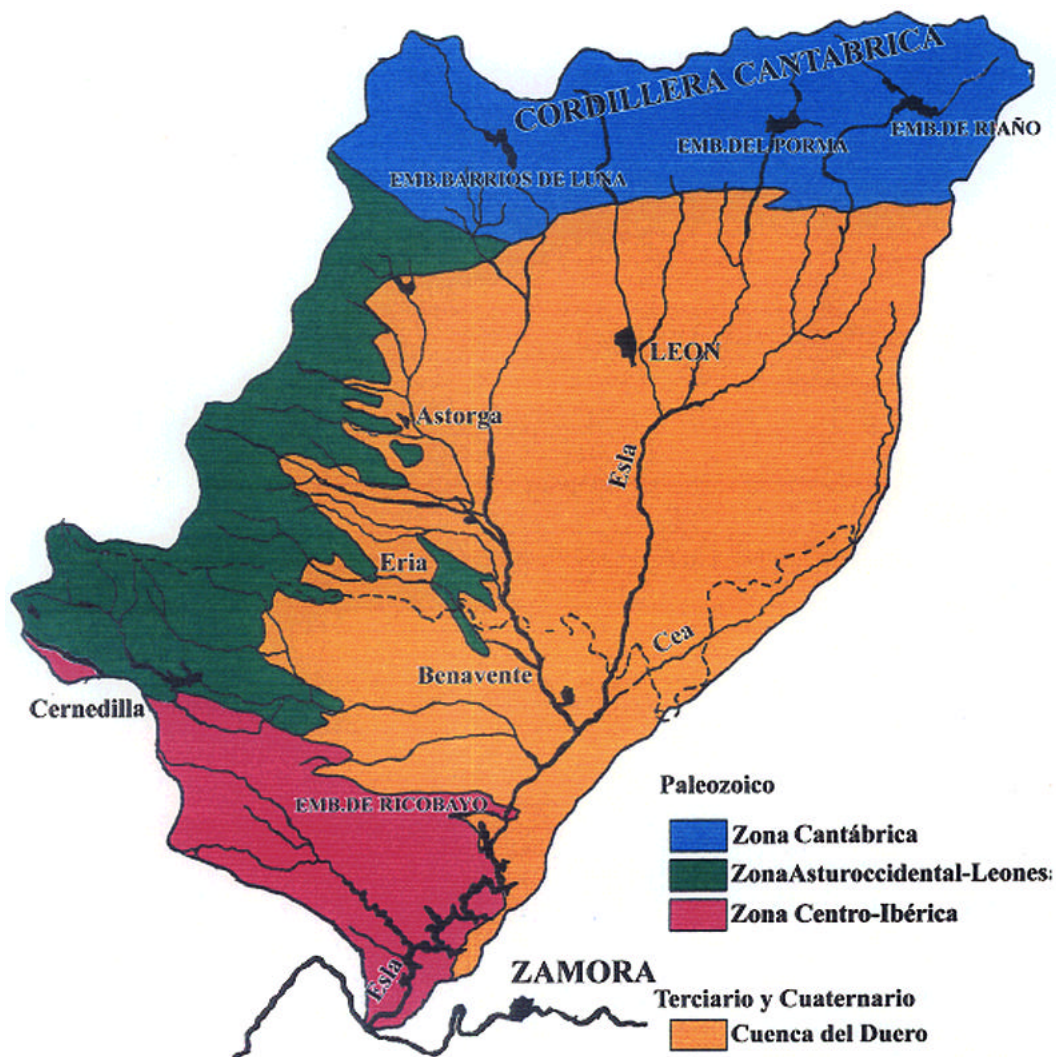


Fig. 1. Esquema geológico de la cuenca del Esla.

II. 3. BIOCLIMATOLOGIA DE LA ZONA

La cuenca del Esla, siguiendo los criterios bioclimáticos de RIVAS-MARTÍNEZ (1995) discurre entre el piso bioclimático alpino hasta el piso supramediterráneo inferior, si bien la zona de estudio está situada entre los pisos bioclimáticos euromontano y supramediterráneo inferior.

Existen, por tanto, dos tipos de bioclimas en el territorio: Templado Oceánico y Mediterráneo Pluriestacional Oceánico. El primero de ellos, con límite en la localidad de Boñar, ligeramente superior al límite de muestreo, por lo que podemos considerar la totalidad de la zona de estudio incluíble en el segundo de los bioclimas indicados. La Figura 3 muestra los diagramas ombrotérmicos correspondientes a tres de los puntos coincidentes con las estaciones de muestreo. También refleja el correspondiente al límite del clima templado oceánico, perteneciente a la localidad anteriormente mencionada. Las fichas con los datos correspondientes a los diagramas ombrotérmicos representados se incluyen en el Anexo I.

La pluviosidad de las partes montanas influye decisivamente en la hidrología de toda la zona con valores medios anuales de 1009 mm y un mínimo de 410 en las zonas más secas y sureñas de la cuenca.

Desde el punto de vista zoogeográfico, en razón de los criterios de BANARESCU (1992), la zona de estudio pertenece a la subregión euromediterránea.

II. 4. RED HIDROGRAFICA

Los puntos de muestreo se distribuyen en los ríos: Esla, Porma y su afluente río Moro, Órbigo y sus afluentes Tuerto, Jamuz y Eria, Cea, Tera y sus afluentes Arroyos de La Almucera, El Castrón, Retuerta, Regato y Bonul.

Todos pertenecen a la cuenca del Esla en su recorrido por las provincias de León y Zamora. De todos ellos sólo los arroyos nombrados y los ríos Cea, Eria y Moro, permanecen sin regular y el Esla está regulado en cabecera desde el año 1988, fecha posterior al periodo de muestreo por el embalse de Riaño de 664 Hm³ y en la parte baja por el embalse mesotrófico de Ricobayo (1184 Hm³).

El Esla es el río más caudaloso de los afluentes del Duero, desemboca por su margen derecha con una descarga de 5.113 Hm³ superando el propio caudal del río principal. Su cuenca representa una superficie de 16.081 Km².

De los ríos incluidos en este estudio el Porma es el primero que se une al Esla por su margen derecha, está regulado por el embalse del mismo nombre de 317 Hm³ de capacidad y la cuenca es de 1042 Km².

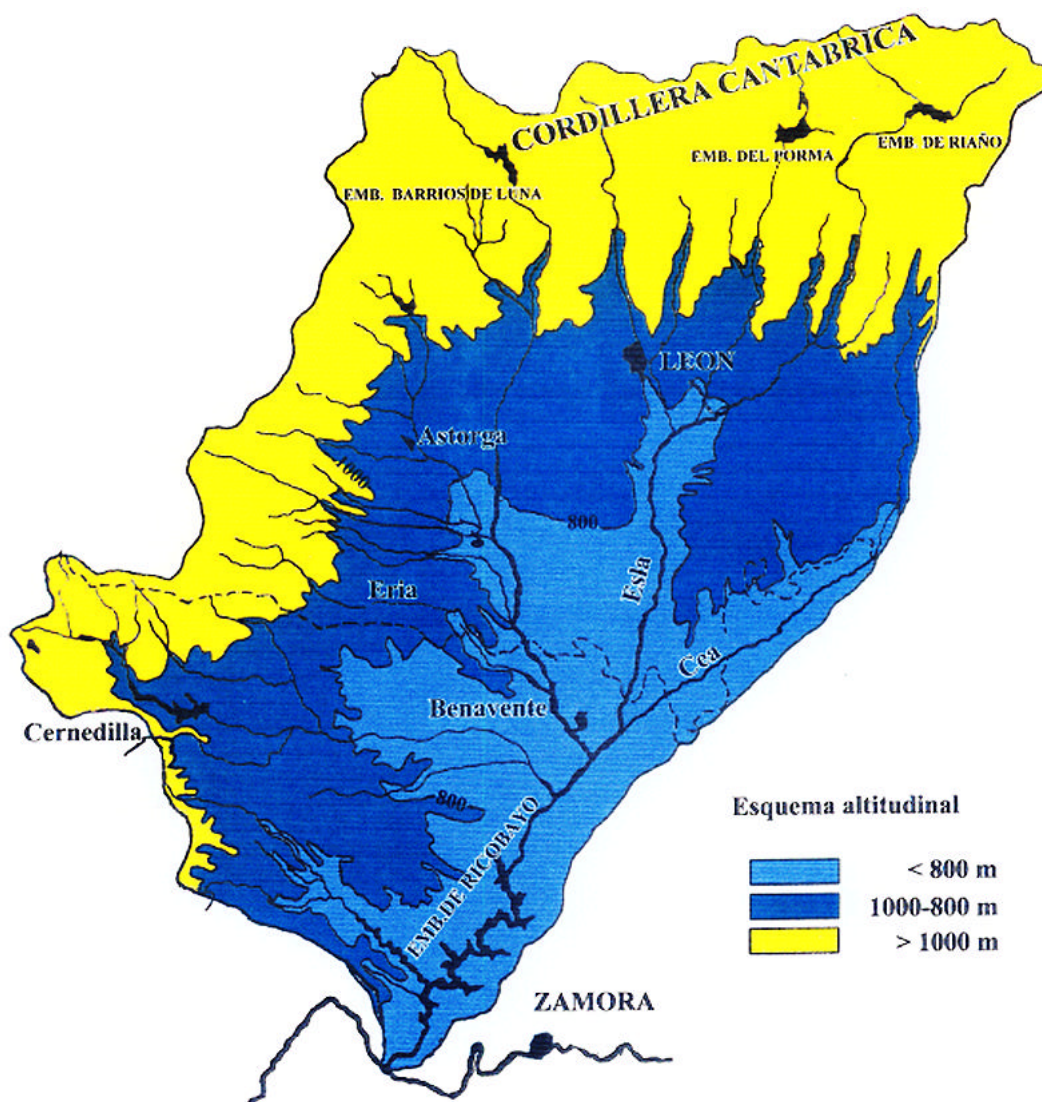


Fig. 2. Esquema altitudinal de la cuenca del Esla

Por la margen contraria lo hace aguas abajo el Cea a la altura de Castrogonzalo ya en la provincia de Zamora, si bien no está regulado por embalse propio recibe aguas del Esla a través del canal de Los Payuelos, aunque en el momento de la recogida de datos no existiendo el embalse de Riaño tampoco existía el trasvase.

Los ríos Eria y Órbigo se unen antes de su confluencia con el Esla en Villabrázaro. El segundo río está regulado por el embalse de Barrios de Luna (308 Hm³) y posee un cuenca de 4.972 Km².

El río Tera es, de los principales, el último que se incorpora por la margen derecha, también posee embalses en cabecera, Cernadilla (255 Hm³) y Valparaiso (260 Hm³).

La importancia de la variación de los caudales se demuestra en la biología del lucio por su sintonía con las crecidas y variaciones de caudal.

Para la caracterización hidrológica de la zona de estudio se han seleccionado los datos de cuatro estaciones de aforo de la red del M.O.P.U. Las Figuras 4,5,6 y 7 muestran las variaciones de caudal y temperatura del agua que se produjeron durante los años 1982 a 1987, coincidentes con el periodo de muestreo. La situación de las estaciones de aforo se muestran en la Figura 3

Las aguas del tramo medio del Esla así como las de los tramos medio y bajo del Porma, Órbigo y sus afluentes tienen una mineralización moderada y alta productividad con conductividades entre 80 y 200 $\mu\text{S}/\text{cm}$ y dureza entre 40 y 110 mg/l de carbonato cálcico. En el tramo más bajo del Esla abandonada la provincia de León, las aguas se mineralizan más (22 a 400 $\mu\text{S}/\text{cm}$) y adquieren mayor dureza 110 a 200 mg/l de carbonato cálcico.

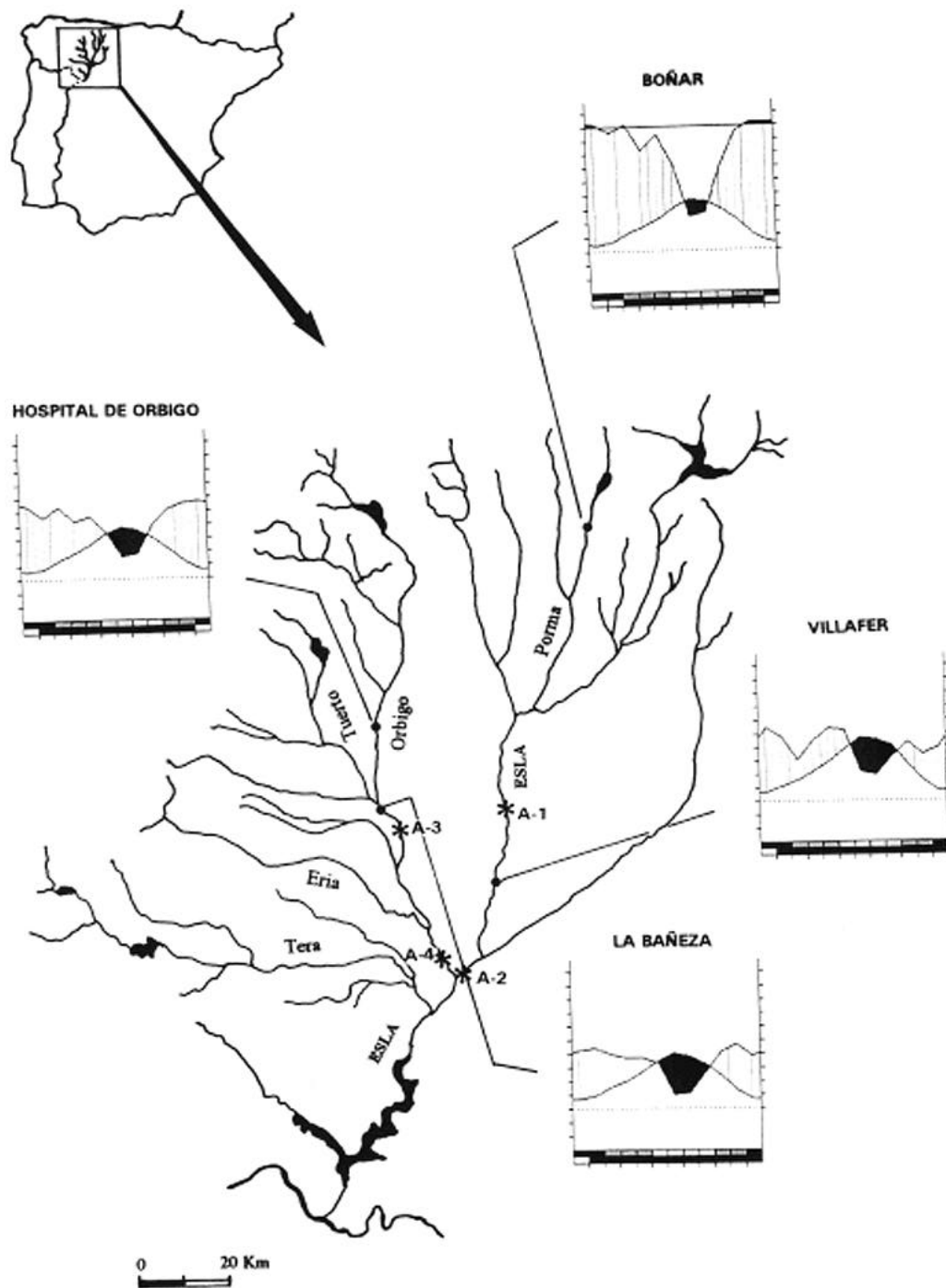


Fig. 3. Red hidrográfica de la zona de muestreo en la que se incluyen los diagramas ombrotermicos de puntos indicativos de la cuenca del Esla y la localización (asteriscos) de las estaciones de aforo.

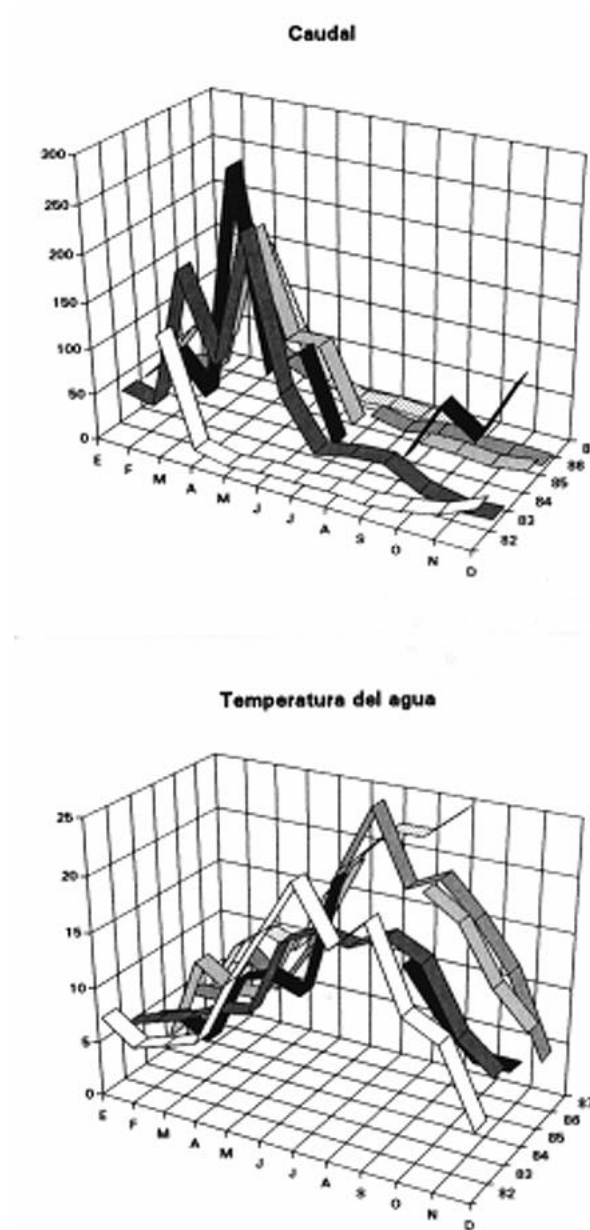


Fig. 4. Variaciones mensuales del caudal y la temperatura del río Esla. Estación A-1: Valencia de Don Juan (1982-1987)

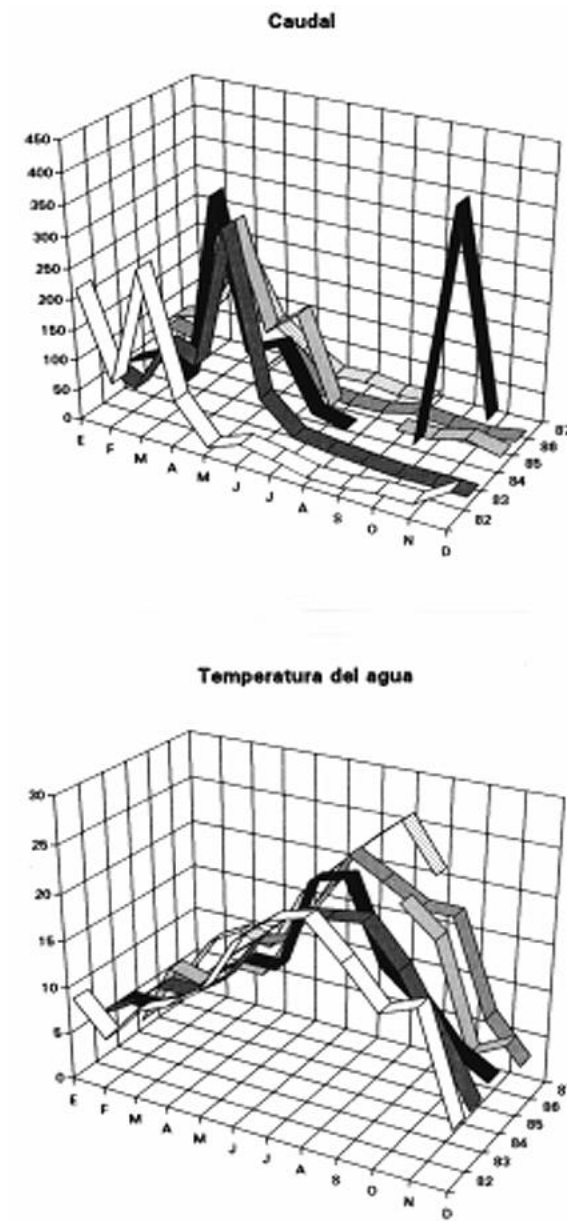


Fig. 5. Variaciones mensuales del caudal y la temperatura del río Esla. Estación A-2: Castropepe (1982-1987).

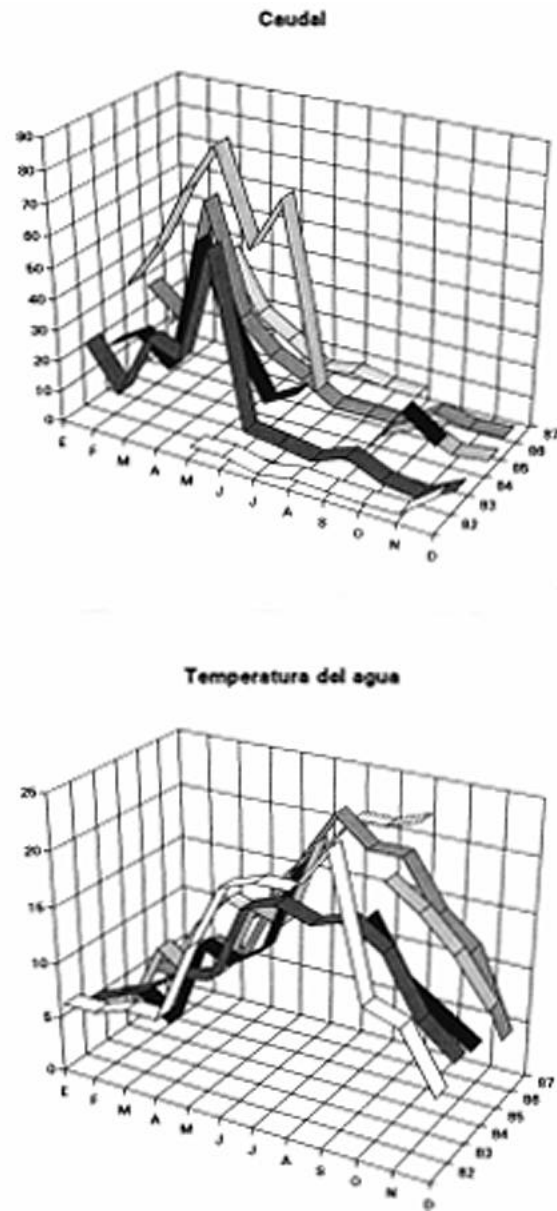


Fig. 6. Variaciones mensuales del caudal y la temperatura del río Orbigo. Estación A-3: Cebrones del Río (1982-1987).

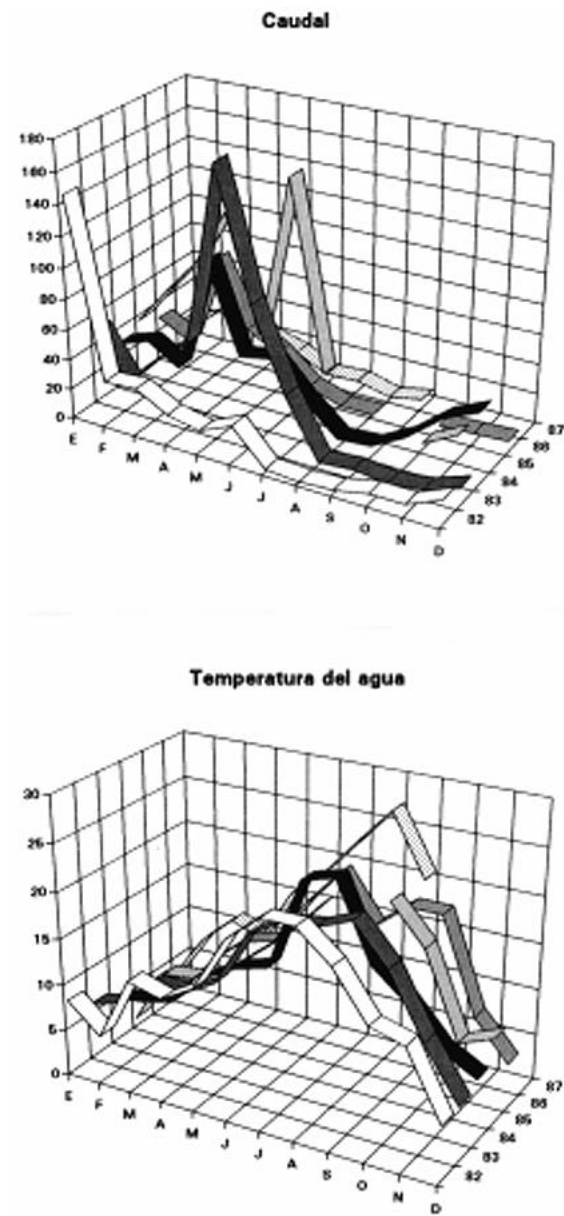


Fig. 7. Variaciones mensuales del caudal y la temperatura del río Orbigo. Estación A-4: Manganeses de la Polvorosa (1982-1987)

II. 5. ZONACION

En base a la distribución espacial de las especies ícticas más abundantes y a las características físico-químicas de las aguas y siguiendo la zonación del ecosistema lótico de ILLIES Y BOTOSANEANU (1963) incluye los puntos del área considerada dentro de zonas:

Hiporitron . Se puede situar su límite inferior para el río Esla en Valencia de Don Juan.

En el Órbigo en Requejo.

En el río Tera en Mozar.

Epipotamon. Desde el punto anteriormente señalado hasta Bretó en el Esla.

Tramos bajos del Órbigo y Tera así como del Cea.

La zonación antes indicada puede ser asimilada a la zonación íctica de HUET (1949, 1959) con la siguiente denominación: Hiporitron - Zona de transición , Epipotamon- Zona de barbo. Según esto se distinguirán zonas de transición del Esla (incluyendo el propio Esla y los afluentes Porma y Moro), transición del Órbigo (incluyendo Órbigo y Tuerto) , Tera y sus afluentes Arroyos del Castrón, Almucera, y zona de barbo (Esla aguas abajo de Valencia de Don Juan), Órbigo por debajo de La Bañeza hasta su confluencia con el Esla, Jamuz en la proximidad de la confluencia con el Órbigo y las mismas zonas del Eria y del Tera aguas abajo de Mozar hasta la confluencia con el Esla.

La relación de localidades de muestreo, con indicación del tramo en que se han incluido, se reflejan en el Anexo II. La Figura 8 muestra la distribución de los puntos de muestreo, y el perfil altitudinal de los mismos se refleja en la Figura 9.

II. 6. VEGETACION ACUATICA

El lucio tiene un comportamiento muy particular cazando a la espera disimulado entre troncos de árboles, sus raíces y vegetación acuática de lugares preferentemente de corriente lenta por lo cual la cobertura vegetal es muy importante y caracteriza las zonas eminentemente esocícolas. Por otra parte los hábitos caníbales de los adultos sobre los jóvenes como se demuestra en el capítulo de alimentación del lucio, hacen peligrar el reclutamiento si no existe una adecuada vegetación que proteja a los juveniles. En base al grado de incidencia de actividades humanas y a las características físico-químicas de las aguas así como las características litológicas de la cuenca drenada quedan determinadas las comunidades de macrófitos de una cuenca.

En el Hiporitron del río Órbigo, las especies presentes de hidrófitos son ocas (*Ranunculus penicillatus*), sustituida en el Eria y Tuerto por *R. peltatus*, es la especie dominante, abundando también *Polygonum persicaria* y *P. lapathifolium* así como hierbas de agua (*Potamogetum crispus*, *P. pectinatus*) y mil hojas (*Myriophyllum spicatum*). En algunos puntos remansados también aparecen formaciones de carrizos (*Phalaris arundinacea* y *Sparganium erectum*) (FERNÁNDEZ *et al.*, 1988, 1990).

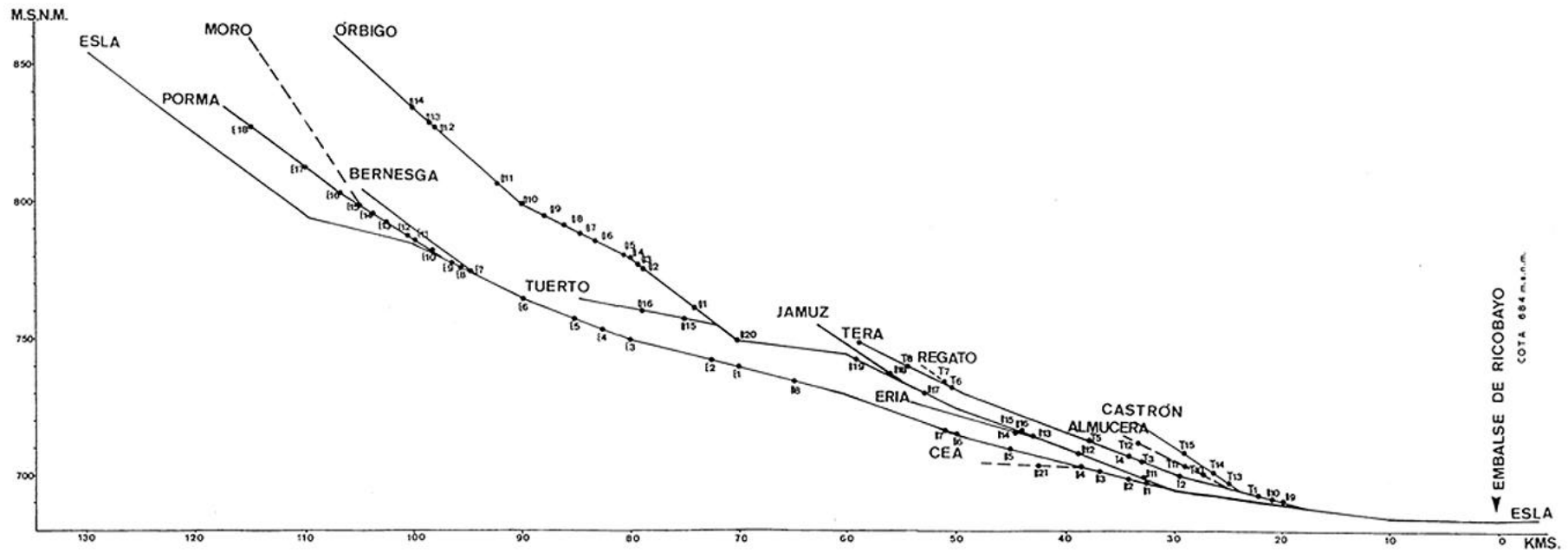


Fig. 9. Perfil de los puntos de muestreo. En ordenadas metros sobre el nivel del mar y en abscissas distancia al embalse de Ricobayo. En línea continúa se representan los afluentes de la margen derecha, en trazos los de la izquierda.

En la misma zona del Esla también denominada aquí de transición la variedad de vegetación acuática es más elevada, el río posee zonas remansadas en las que dominan una panoplia de especies del cañaveral como son hierba de San Antonio (*Epibolium hirsutum*), hierba cinta (*Phalaris arundinacea*), junco (*Scirpus lacustris*), platanaria (*Sparganium erectum*), y espadañas (*Typha angustifolia* y *T. latifolia*) y las dos especies que no fueron encontradas en los demás puntos de muestreo: llantén acuático (*Alisma plantago-aquatica*) y el lirio amarillo (*Iris pseudacorus*), característico de los tramos medio-altos. A ello se unen las hidrófitas ya citadas *Ranunculus penicillatus*, *Potamogeton pectinatus*, y *Myriophyllum spicatum*. La condición de río no regulado que poseía el Esla en el momento del muestreo permitía esta variedad de ambientes si bien zonas tan características como las mangas de Villafruela, las de Marne y Villaroañe sobre el río Porma, regulado también son caracterizadas por su abundante vegetación acuática que ofrece buen refugio a los lucios y donde la freza de los mismos es muy importante (FERNÁNDEZ *et al.* 1993).

En la zona considerada de transición del Tera la vegetación está representada por cañaverales compuestos de juncos (*Scirpus lacustris*), espadaña (*Typha latifolia*) platanaria (*Sparganium erectum*) abundantes en el Arroyo de La Almucera y escasos en los del Castrón, Retuerta, Bonul, El Regato y el propio río Tera, en este en un sólo punto se registró *Phragmites australis*. Los hidrófitos encontrados fueron *Ceratophyllum demersum* y *Ranunculus penicillatus* dominantes en La Almucera y escasos o ausentes en el resto de los cursos de la cuenca. *Potamogeton crispus* y *Lemna minor* sólo en los puntos de los Arroyos Bonul y El Regato (HERNÁNDEZ, 1987).

La zona del barbo o Epipotamon incorpora a los densos cañaverales *Phragmites australis*, junto con las ya nombradas *Phalaris arundinacea*, *Scirpus lacustris*, *Sparganium erectum* y *Typha latifolia*. Los hidrófitos de la zona son también característicos de zona baja y de aguas quietas como *Potamogeton crispus* y *Myriophyllum spicatum* además de *Ranunculus penicillatus*.

En los tramos bajos del Duerna, Jamúz y Eria es también frecuente el *Eleocharis palustris*.

II. 7. FAUNA ICTICA ACOMPAÑANTE

En la Tabla I se muestran las especies que se capturaron en las mismas operaciones de muestreo del lucio y aquellas que se encontraron en el interior de los estómagos, salvo el carpín y en algunas zonas la carpa, gambusia y black-bass en los lugares en que se capturaron también aparecieron en los estómagos.

Por el contrario algunas especies sólo se encontraron en los estómagos y no en las pescas, tal es el caso del escallo en el Tera o de la trucha en la zona del barbo, esto es debido al pequeño número de ejemplares en esas zonas y de distribución muy puntual.

ESP. PECES	BARBO		ESLA		ORBIGO		TERA	
	Medio	Dieta	Medio	Dieta	Medio	Dieta	Medio	Dieta
Trucha arco-iris							*	+
Trucha		+	*	+	*	+	*	+
Lucio	*	+	*	+	*	+	*	+
Barbo	*	+	*	+	*	+	*	+
Carpín			*					
Carpa	*	+	*	+	*		*	
Boga	*	+	*	+	*	+	*	+
Gobio	*	+	*	+	*	+	*	+
Escallo	*	+	*	+	*	+		+
Bermejuela	*	+	*	+	*	+	*	+
Tenca	*		*	+	*	+	*	+
Colmilleja	*	+	*	+	*	+		
Gambusia	*		*		*	+	*	+
Black-bass	*	+	*	+			*	

Tabla. I. Especies de peces detectadas en la zona de estudio.

III. MATERIAL Y METODOS

III.1. CAPTURA DE LOS EJEMPLARES

El periodo de muestreo se extiende desde 1982 a 1987, si bien la mayor parte de los ejemplares corresponden al periodo comprendido entre febrero de 1986 y septiembre de 1987. Los muestreos efectuados durante los años 1982 a 1985 se efectuaron en desarrollo del proyecto de investigación de la CAYCIT nº 2396-83 "Inventariación de poblaciones animales en paisajes seleccionados de la Península Ibérica", investigador principal Dr. Purroy de la Universidad de León. En los dos últimos años, 1986-87 los ejemplares capturados durante el periodo reproductor proceden de las campañas de control de lucio realizadas por los Servicios de Medio Ambiente de Zamora y León en ambas provincias y coordinados por el Dr. Pena de la Universidad de León.

La captura de los ejemplares se realizó por varios métodos. La mayor parte de los mismos fueron capturados con pesca eléctrica, con voltajes dependientes de la conductividad del agua en cada punto y un amperaje siempre comprendido entre 1 y 1,5 A. Durante la época de freza entre los meses de febrero y mayo se dispusieron trampas de reproductores en arroyos y accesos a lagunas y brazos muertos de río (Arroyo de la Almucera, Aº del Castrón, Hospital de Orbigo, Marne, La Nora, Puente Villarente-río Moro y Villafruela).

La trampa de reproductores consistía en una empalizada de varillas de hierro, tetracero, de 5 mm de diámetro y separadas 5 cm descrita por PENA *et al.* (1991). En esta empalizada estaban situadas dos nasas, con abertura posterior tipo Bertroll (MELCON, 1964). Los ejemplares que se introducían por dichas nasas quedaban retenidos en un recinto posterior de 18 a 30 m de longitud de arroyo que estaba cerrado posteriormente por otra empalizada posterior y red de tela metálica de 5 cm de luz sostenida. El conjunto semeja al caneiro o parada (MELCON, 1964) (Fig. 10). Los individuos que entraban en dichas trampas eran capturados utilizando pesca eléctrica

Cuando la profundidad del curso del río no permitía la realización de pesca eléctrica se efectuaron pescas con redes (trasmallos de 3 cm de luz de malla) que eran dispuestos utilizando barcas.

En total se capturaron 4.496 ejemplares. La relación de fechas y localidades de muestreo, con indicación del número de ejemplares que se han incluido en el presente estudio se muestra en el Anexo III.

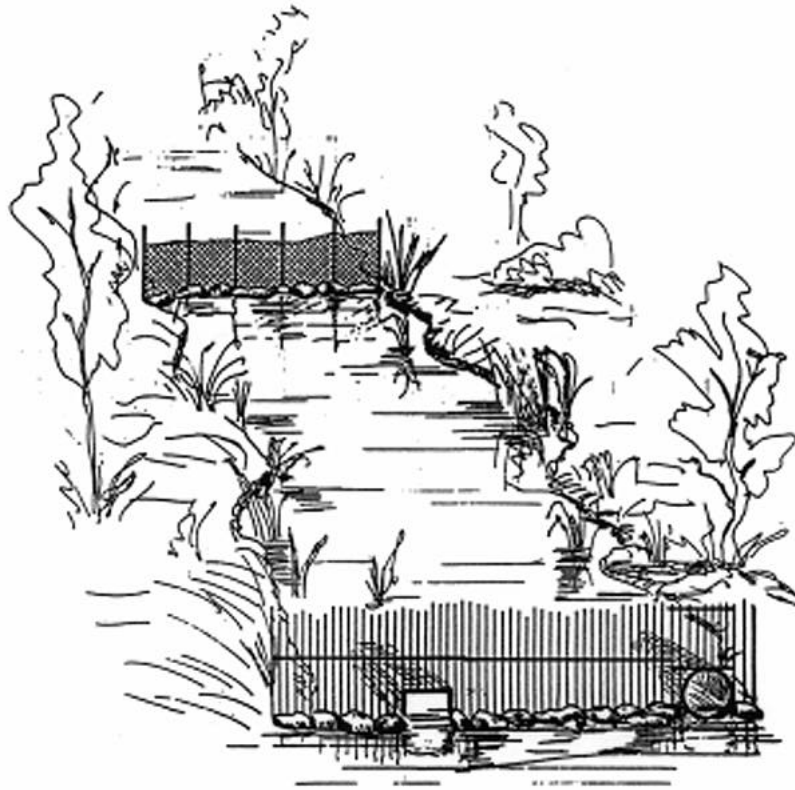


Fig. 10. Esquema de la trampa de reproducción (Diseño de J.C. Pena modificado por V. Hernández y J. Palacios)

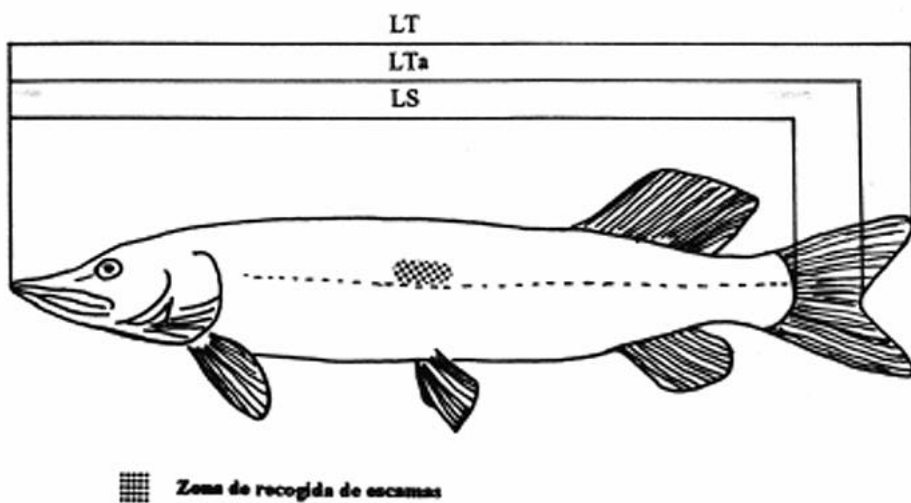


Fig. 11. Longitudes tomadas de los ejemplares (PT: longitud total, LTa: longitud ahorquillada, LS: Longitud estándar). Se señala el área de recogida de escamas.

III.2. TOMA DE DATOS

Las mediciones fueron realizadas en fresco sobre un ictiómetro estándar que permitía una aproximación al milímetro. Cuando los ejemplares medían menos de 15 cm todas las medidas fueron realizadas con calibre de aproximación a décimas de milímetro.

De cada ejemplar capturado se midió la longitud total (LT). Además, de una parte de los ejemplares capturados, fueron tomadas la longitud estándar (LS) y la longitud ahorquillada (LTa) siguiendo las definiciones propuestas por LAGLER (1956).

El peso de los ejemplares también fue tomado en fresco. Para ello se recurrió a la utilización de dinamómetros de diferentes pesos.

La determinación del sexo de los ejemplares se efectuó por examen visual de las gónadas, recurriendo a la utilización de lupa binocular cuando era necesario.

Además fueron pesadas las gónadas en una parte de los ejemplares capturados y de algunas hembras fue recogida una muestra de las mismas, para poder calcular la fecundidad.

De cada ejemplar se tomaba una muestra de escamas y se extraía el estómago, base del estudio de alimentación (Fig.11).

III.3. EDAD Y CRECIMIENTO

III.3.1. Determinación de la edad en peces

Los peces son vertebrados con crecimiento continuo, por tanto la talla del individuo aumenta durante toda su vida. Si bien este incremento va disminuyendo a medida que transcurre el tiempo, todas las edades y tallas tienen alguna capacidad inherente de crecimiento (ANDERSON & GUTREUTER, 1984).

A una edad determinada la talla puede variar considerablemente en función de la dotación genética del individuo y de las condiciones de vida: relaciones inter e intraespecíficas e influencia del medio físico. Por ello la determinación del crecimiento es un elemento para el conocimiento de biología de la especie en los lugares, ríos o tramos objeto de estudio.

Para ello se utilizan tres tipos de métodos: los empíricos, basados en observaciones directas de individuos que se mantienen confinados o individuos marcados y recapturados, los que podríamos considerar indirectos, que permiten estimar mediante métodos estadísticos la edad media de un grupo de individuos o la edad más probable de un individuo de longitud conocida y aquellos otros que permiten conocer la edad individual absoluta (JEARLD, 1984).

El primer método puede no revelar el crecimiento real en medio natural, puesto que en el caso de individuos confinados la dificultad consiste en aproximar las condiciones experimentales a la realidad del medio natural; los marcados y recapturados conllevan el mismo riesgo ya que hay individuos que no sobreviven al marcaje o éste puede condicionar su comportamiento y crecimiento (JEARLD, 1984, CASSELMAN, 1987).

Los métodos de análisis estadístico de frecuencias de longitudes tratan de detectar las modas sucesivas en la distribución de frecuencias de tallas de una muestra de la población. Estas modas se producen por la irregularidad en el reclutamiento de la población, cuando es anual representan las clases anuales y la posición de la moda en el eje de la longitud proporciona una medida aproximada del tamaño medio de la clase. Debido a las variaciones individuales del crecimiento únicamente las primeras modas pueden identificarse con nitidez, mientras las correspondientes a las clases de edad más elevadas tienden a solaparse.

Por último, la estimación del crecimiento puede realizarse calculando la talla media de cada clase de edad cuando ésta puede determinarse para cada individuo.

Como ya se ha indicado, los peces, como vertebrados poiquilotermos, tienen su tasa de crecimiento influenciada en gran medida por la temperatura ambiente. En las regiones templadas el ciclo estacional de temperaturas bien marcado y las variaciones de crecimiento consiguientes se reflejan en el tejido óseo por una alternancia de zonas anulares de crecimiento rápido y lento, que permiten estimar la edad del ejemplar.

Para conocer la edad individual se recurre entonces a la utilización de las marcas estacionales que se registran en su esqueleto y escamas, así como en otras estructuras calcificadas de crecimiento concéntrico tales como otolitos. Para que estas marcas puedan ser válidas para la determinación de la edad es suficiente con que sean reconocibles y estén relacionadas con un fenómeno de periodicidad conocida (DAGET & LE GUEN 1975).

La observación de escamas, esqueleto dérmico de los peces, ha sido la primera técnica utilizada y aún es la más frecuente (BOËT & LE LOUARN, 1985).

La facilidad para la recolección y preparación de las muestras ha decantado la elección en el presente estudio hacia esta técnica. Además JEARLD (1984) señala como estructuras válidas para la datación de la edad en lucio las escamas y los cleitros. Por otra parte las escamas han sido frecuentemente utilizadas en el estudio del crecimiento de esta especie, lo que permite realizar comparación con el crecimiento obtenido por otros autores.

En las escamas se observa una ornamentación superficial de crestas concéntricas (*circuli*) formadas por escleroblastos durante el crecimiento. Cuando éste es rápido los *circuli* aparecen espaciados, aproximándose cuando el crecimiento se ralentiza. Cuando la alternancia en el crecimiento muestra una periodicidad anual el conjunto de una zona con *circuli* espaciados y otra con ellos próximos representa un año. La interrupción del crecimiento se marca por una línea de discontinuidad denominada *annulus*.

Para el lucio FROST & KIPLING (1959) refieren que Williams (1955) demostró la periodicidad anual de dichas marcas y confirman este extremo, al igual que LAINE & MOMOT (1991). CASSELMANN (1974) relaciona la formación del *annulus*, en esta especie, con la temperatura del agua y, en los ejemplares maduros, influyen además el desarrollo de las gónadas y la freza.

El lucio posee escamas cicloideas con radios primarios s3lamente en el campo anterior (MAITLAND, 1972, ELVIRA, 1988) , lo que le confiere un aspecto trilobulado. Dichos l3bulos comienzan a aparecer cuando la escama presenta varios *circuli*. El crecimiento de la escama no es regular en todo su contorno. La parte anterior, incluida en el repliegue d3rmico muestra mayor desarrollo, mientras la posterior, externa, tiene un crecimiento menor (Fig 12). Entre ellos se disponen los campos laterales, que son definidos por BOËT & LE LOUARN (1985) como los de m3s f3cil lectura en tanto que FROST & KIPLING (1959) y JEARLD (1984) se inclinan por el campo anterior.

Si bien los *annuli* existentes son igualmente legibles en todas las escamas del individuo, hay que observar que las escamas est3n bi3n formadas desde el centro a la periferia, desechando aquellas que presenten signos de haber sido regeneradas. Cuando por una lesi3n se pierde alguna escama despu3s de la cicatrizaci3n, vuelve a formarse otra escama, pero ha perdido la informaci3n que conten3a presentando el centro un aspecto reticulado por la disposici3n desordenada de los osteoblastos, hasta que 3stos adquieren su regularidad conc3ntrica correspondiente al crecimiento despu3s de haber sido regenerada (Fig. 13).

Adem3s, y dado que la aparici3n de escamas no es simult3nea en toda la superficie del pez, deben tomarse las muestras de una zona adecuada para acotar las variaciones de tama3o de las escamas y en el 3rea donde empiezan a aparecer (BAGENAL & TESCH, 1978).

Cualquier modificaci3n del crecimiento va a quedar reflejada en la escama lo que puede originar falsos anillos, hecho 3ste a tener en cuenta en el momento de la determinaci3n de la edad del individuo. La diferenciaci3n de falsos *annuli* puede efectuarse porque no aparecen en todo el contorno de la escama.

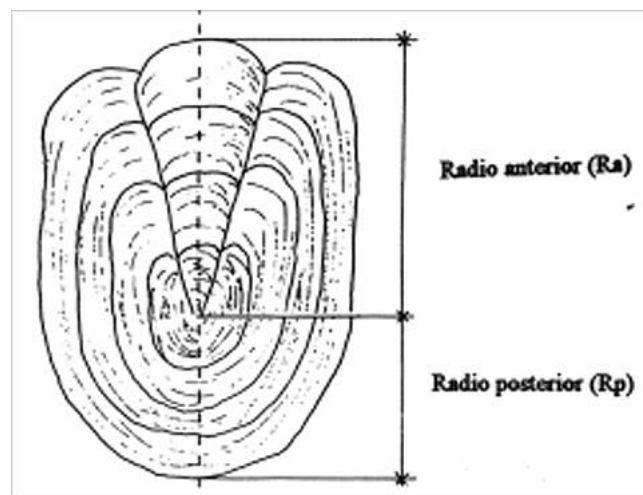


Fig 12. Ilustraci3n de una escama de lucio con la disposici3n de los radios anterior (Ra) y posterior (Rp)



Fig 13. Escama regenerada. Se observa en el centro el aspecto reticulado que presenta el área regenerada y en la parte exterior el área de crecimiento subsiguiente.

En el presente estudio las escamas fueron extraídas, con unas pinzas finas, siempre del flanco izquierdo, en la mitad del cuerpo y en las filas inmediatamente por encima de la línea lateral (BOËT & LE LOUARN, 1985). Una vez extraídas eran conservadas en seco, en sobres de papel, y etiquetadas con la referencia del ejemplar al que pertenecían.

Posteriormente fueron limpiadas por inmersión en hidróxido sódico al 4%, durante 12 horas, seleccionadas bajo lupa binocular cuatro escamas de cada ejemplar que reunieran los requisitos anteriormente expuestos. Fueron montadas, en seco, entre porta y cubre unidos mediante papel adhesivo. Estas muestras, para que sigan siendo identificables mantienen la misma referencia del ejemplar al que corresponden. La lectura de la edad y medición de los radios se efectuó con un lector de perfiles Nikon V-12 que permite una precisión de medida de 1 μ .

Para reducir la subjetividad en la lectura se ha recurrido a examinar sistemáticamente varias escamas de cada ejemplar y contar aquellas marcas que ocupan la misma posición relativa en todas ellas. Se efectuaron dos lecturas de cada muestra, eliminando aquellas en que se obtenían diferentes resultados, como aconsejan BOËT & LE LOUARN (1985).

Utilizando técnicas de determinación individual de la edad se puede calcular la talla media de cada clase de edad a partir de la longitud observada en el momento de la captura de los ejemplares de cada una de las edades. Pero si tratamos de estimar el crecimiento anual debemos conocer la talla media de los individuos de cada edad en un momento concreto: aquél en que se forma el *annulus* correspondiente.

III.3.2. Preparación de los ejemplares para detectar la aparición de las escamas

Para establecer la talla de aparición de escamas se estudiaron los ejemplares más pequeños capturados (longitud total inferior a 10 cm). Como durante el periodo de muestreo solamente se capturaron 40 ejemplares de estas características posteriormente se recogieron 134 ejemplares más, de tallas comprendidas entre 2 y 5 cm de longitud total, para situar, con mayor precisión, la talla de aparición de las escamas.

La técnica utilizada para la visualización de las escamas ha sido mediante tinción de la piel de los ejemplares, una vez separada y eliminados los restos de musculatura, con alizarina al 0,5% en medio alcalino previa deshidratación con H₂O₂ al 10% (FRANKLIN & SMITH, 1960). Para fijar la tinción se utilizó glicerol (MAHONEY, 1971) y se efectuó el montaje entre porta y cubre para realizar la observación bajo lupa binocular.

III.3.3. Estimación del crecimiento

Desde que en 1759 Hederström propone que las vértebras reflejan la edad y el crecimiento del lucio (CASSELMANN, 1974) numerosos trabajos se han encaminado a buscar la relación entre diferentes estructuras y el crecimiento de los peces.

A principios de siglo se demuestra que existe una relación definida entre el crecimiento en longitud de un pez y el crecimiento de sus escamas, que más tarde se amplía a otras estructuras óseas y otolitos. Las relaciones propuestas son recogidas en revisiones históricas posteriores (HILE, 1970, BAGENAL & TESCH, 1978).

Conocida la relación existente entre la longitud del radio de la escama y la longitud del pez pueden utilizarse las sucesivas marcas anuales de las escamas para determinar la longitud que cada ejemplar tenía en edades pretéritas. Es práctica habitual retrocalcular la longitud de cada ejemplar para todas las edades por las que ha pasado, de esta forma se amplía considerablemente el número de datos para cada clase de edad. Pero pueden introducirse desviaciones que separan la media de longitud estimada mediante retrocálculo, de aquella que aportarían los individuos capturados con la misma edad.

Como en este estudio el número de ejemplares sobre los que se efectúa la determinación de la edad es considerablemente elevado, sólomente fueron medidos los respectivos radios de sus escamas en el momento de la captura y el *annulus* correspondiente a la clase de edad a que pertenecía, para efectuar el cálculo de la longitud en ese momento. Las medias de longitud de cada clase de edad corresponderán, por tanto, con el momento en que se ha terminado de formar el anillo anual para cada clase de edad.

Con el fin de obtener dicha relación se han efectuado las mediciones de los radios anterior (Ra) y posterior (Rp) de las escamas, con la disposición del eje anteroposterior, como muestra la Figura 12, para poder utilizar el que proporcionara un ajuste más adecuado.

Para evaluar si la relación entre el radio de la escama y la longitud del ejemplar ofrecía diferencias en función del sexo de los individuos se realizó un análisis de covarianza (TABACHNICK & FIDELL, 1986).

Para estimar si existían diferencias de longitud entre sexos para cada clase de edad se realizó un análisis de varianza (STEEL & TORRIE, 1985).

El crecimiento de los peces puede ajustarse a la ecuación de una curva. De los modelos propuestos en la literatura el de uso más habitual es el propuesto por Von Bertalanffy (BAGENAL & TESCH, 1978). La expresión propuesta tiene la forma:

$$l_t = L_T (1 - e^{-k(t-t_0)})$$

donde L_T es la asíntota matemática de la curva y representa la talla máxima teórica, K es la constante de crecimiento y mide la proporción a la cual la curva se aproxima a la asíntota, y t_0 el punto de corte de la curva con el eje de las abscisas, que carece de sentido biológico.

Para efectuar el cálculo de los parámetros que describen esta ecuación se ha utilizado el programa para ordenador personal L.F.S.A. de SPARRE (1987) donde las estimas de L_T , K y t_0 se realizan minimizando la suma de cuadrados de las desviaciones de los datos observados a la curva de crecimiento mediante un procedimiento iterativo.

Para evaluar si existían diferencias entre sexos para las curvas de Von Bertalanffy calculadas se realizó el análisis de la suma de cuadrados de los residuales según modelo propuesto por Ratkowsky para modelos no lineales (CHEN *et al.*, 1992). La ecuación propuesta es:

$$F = \frac{\frac{SCR_t - SCR_p}{3(k-1)}}{\frac{SCR_p}{N-3k}}$$

donde SCR_t es la suma de cuadrados de los residuales de la curva calculada para todos los datos, SCR_p es la suma de la suma de cuadrados de los residuales de las ecuaciones de crecimiento de cada uno de los sexos, k es el número de muestras en comparación (en este caso dos, ambos sexos), N es el número total de ejemplares. El valor de la F calculada se comparó con el valor crítico de la F con grados de libertad del numerador y denominador, equivalentes a $3(k-1)$ y $N-3k$ respectivamente, considerando un nivel de significación del 99%.

Teniendo en cuenta que la población está segregada en tallas a lo largo del curso del río, como se describió al comentar la estructura de las tallas de los tramos estudiados, se realiza el estudio de la edad sobre una muestra del conjunto total para disponer de información de todas las tallas capturadas.

Para la determinación de la edad y evaluación del crecimiento se efectuó la lectura y medición de escamas de un total de 1.658 lucios seleccionados de entre el total de los utilizados en el estudio. Las muestras totales fueron distribuidas por clases de talla de 10 cm,

sobre cada una de ellas se seleccionaron un número de muestras de escamas para ser leídas, con un mínimo del 25% del número total de ejemplares que correspondían a cada clase de talla y siempre aumentando la proporción en las clases que estaban menos representadas, de forma que en aquellas en que el número de ejemplares no llegaban a la decena se leyó el 100% y en los menores de 50 se leyó el 50%. En todo caso se comprobó que la muestra seleccionada para cada rango de talla no presentara un coeficiente de variación, respecto de la edad leída, superior al 2%.

La longitud del ejemplar más pequeño ha sido 73 mm, presentando su cuerpo totalmente cubierto de escamas. Solo se han utilizado ejemplares que pudieron ser sexados.

III.3.4. Relación longitud - peso y coeficientes de condición

La relación longitud - peso se expresa por la ecuación:

$$W = a \cdot L^b$$

donde W es el peso, expresado en gramos, L la longitud en centímetros, y a y b son constantes. Esta última ha sido denominada coeficiente de alometría y, con variaciones específicas, se aproxima al valor teórico de tres, dado que cuando el peso específico medio de un teleosteo es próximo a la unidad, su peso y su volumen deben ser proporcionales al cubo de cualquier dimensión lineal, durante todo el crecimiento mientras no se produzca cambio de forma (BAUCHOT & BAUCHOT, 1978).

En general valores inferiores al teórico indican que disminuye el incremento de peso cuando se incrementa la longitud, los superiores representarían un aumento de peso en función de la talla y el valor tres supone un crecimiento isométrico del peso respecto de la longitud (ANDERSON & GUTREUTER, 1984).

Pueden existir, sin embargo, variaciones estacionales o individuales, según la disponibilidad de alimento o el estado de maduración de las gónadas (BAUCHOT & BAUCHOT, 1978). También el medio puede influir en esta relación (COSTA & GONVEIA, 1979).

La transformación logarítmica da lugar una relación lineal que toma la expresión:

$$\text{Log } W = \text{Log } a + b \text{ Log } L$$

Para efectuar el análisis de la relación longitud - peso se disponía de información de 4.369 ejemplares que pudieron ser sexados. La longitud utilizada ha sido la total (LT).

En la estimación de $\text{Log } a$ y b se ha utilizado la regresión por mínimos cuadrados, que ha sido comunmente utilizada en la bibliografía (BAGENAL & TESCH, 1978). Para detectar la variación debida al sexo y al mes de captura de los ejemplares se empleó el análisis de covarianza; cuando existía más de una variable estas se recodificaban para proceder a un análisis de una sola vía (TABACHNICK & FIDELL, 1986). Se consideró un nivel de significación superior al 99%.

El coeficiente de condición o factor de condición de Fulton (WEATHERLEY, 1972) viene expresado por la ecuación:

$$K = 100 (W / L^3)$$

donde W es el peso en gramos y L la longitud en cm. En este estudio la longitud utilizada ha sido la longitud total (LT).

Representa el peso por unidad de longitud cuando el crecimiento en peso es isométrico. Ha sido calculado para cada individuo. Con el fin de comparar las variaciones en función de los meses se calcularon las medias de los ejemplares de cada mes. También se ha estimado la relación del índice con la longitud de los ejemplares.

El coeficiente de condición relativa descrito por Le Cren (WEATHERLEY, 1972) es la relación entre el peso observado y el calculado mediante la ecuación que relaciona la longitud y el peso, viene dado por la expresión:

$$K_n = W / a L^b$$

donde W es el peso de cada individuo, L la longitud y a y b las constantes calculadas a partir de la relación peso - longitud.

III.4. REPRODUCCION Y CICLO GONADAL

Para conocer el desarrollo de las gónadas es frecuente la utilización del índice gonadosomático. Expresa el peso de las gónadas como porcentaje del peso total del ejemplar. Se disponía del peso de las gónadas de un total de 2677 ejemplares, 1428 hembras y 1249 machos.

La fecundidad ha sido definida como el número de huevos maduros que tiene una hembra antes de la reproducción (BAGENAL, 1978). La fecundidad relativa se expresa como el número de huevos por unidad de peso del ejemplar (SNYDER, 1984).

Ha sido estimada sobre un número de 193 hembras capturadas durante los meses de marzo y abril, antes de que hubieran iniciado la reproducción. De cada gónada se separó una muestra, de peso conocido, y fué conservada en líquido de Gilson (según la composición facilitada por BAGENAL & BRAUM, 1978). En el momento de la determinación la muestra fue lavada y secada en una estufa a 45°C durante 6 horas para obtener el peso seco. Para cada ejemplar se obtuvo el peso de tres submuestras de 200 huevos cada una. A partir del peso medio calculado de las tres submuestras se estimó el número total de huevos contenido en las gónadas de cada ejemplar. Para el cálculo de la fecundidad relativa basta dividir el número de huevos calculados por el peso de cada ejemplar.

III.5. ALIMENTACION

Los estudios de alimentación se efectúan sobre la totalidad o parte del aparato digestivo, siempre refiriéndose a una unidad anatómica concreta. En este caso se ha utilizado el estómago, como es habitual (WOOTTON, 1990), para evitar desviaciones en la cuantificación de los resultados hacia aquellos restos más difícilmente digeribles (HUNT & CARBINE (1951), que serían los únicos que se podrían identificar en el intestino.

III.5.1. Preparación y conservación de estómagos

Los estómagos fueron extraídos de los ejemplares inmediatamente después de la captura, para evitar en lo posible que continuara la digestión de las presas (WINDELL & BOWEN, 1978). Cuando esto no era factible se desechaba su utilización, así como en los casos en que se apreciaban signos de regurgitación, siguiendo las recomendaciones propuestas por TREASURER (1988). No obstante se comprobó que esto sucedía con escasa frecuencia. La utilización de la pesca eléctrica para la captura de los ejemplares ha sido considerada como técnica satisfactoria para evitar regurgitación (WINDEL & BOWEN, 1978). Así pues el número de ejemplares que se ha utilizado para el análisis de la dieta es 4.362.

Una vez extraído cada estómago, por abertura de la cavidad abdominal, fue etiquetado con la misma referencia que el ejemplar al que pertenecía, que incluía año, mes, día, número de orden de captura y localidad.

Como fijador y conservador se empleó formol al 8%. Esta conservación provoca un endurecimiento de los tejidos de la pared estomacal e incluso de las presas, lo que facilita las posteriores observaciones tendentes a su identificación (SORBE, 1972).

III.5.2. Análisis de los contenidos estomacales

La alimentación del lucio se puede deducir del análisis del contenido estomacal dado que las presas se identifican con relativa facilidad por no haberse producido predigestión de las mismas. En efecto, si bien el lucio dispone de una boca armada de fuertes dientes éstos son utilizados para retener las presas que han capturado así como para ayudar en su ingestión, pero no para triturarlas. Los huesos palatal y marginal forman un ángulo que sólo permite a las presas desplazarse hacia el interior de la garganta (WOOTTON, 1990). En la determinación de las presas que forman parte de la dieta alimentaria del lucio se ha descendido al nivel taxonómico más bajo posible para obtener con la mayor fidelidad el espectro alimentario de esta especie, si bien en la expresión de los resultados se considera el nivel taxonómico más adecuado a la importancia de su representación en la dieta (BOWEN, 1984).

Dividiremos este apartado en :

A). Examen del contenido estomacal

Los estómagos fueron separados del intestino y sumergidos en agua durante 24 horas para eliminar el exceso de formol, posteriormente fueron abiertos y vaciado su contenido sobre placas de Petri. Para evitar la rápida deshidratación de las presas se cubren con alcohol al 70% (BOWEN, 1984).

Bajo lupa binocular se ha procedido a la determinación de los restos y contado el número de individuos de cada tipo de presa. La identificación se complica cuando aparecen muy fragmentadas. Si aún estando la presa disgregada puede identificarse, el conteo se realiza sobre partes del cuerpo identificables o características (cápsulas cefálicas, élitros, apéndices típicos, dientes faríngeos, etc) (BOWEN, 1984). Cuando la determinación de restos resulta imposible se incluyen en el apartado "materia animal no identificable".

Para la identificación de las presas se han utilizado claves de determinación para los diferentes grupos animales o restos reconocibles (MACAN, 1959; HYNES, 1976, 1977; PAULIAN, 1971; MAITLAND, 1972; QUIGLEY, 1977; VERA, 1978; WHEELER, 1978; MCCAFFERTY & PROVONSHA, 1981; ELVIRA, 1988; SANSONI, 1988; DOADRIO *et al.*, 1991).

Los aspectos relativos a los ciclos biológicos de los diferentes grupos de macroinvertebrados acuáticos, que implican consideraciones generales sobre número de generaciones anuales, periodo de eclosión y comportamiento de estos grupos que pudiera mostrar relación con su aparición en la dieta del lucio, han sido contrastadas con los resultados obtenidos por los siguientes autores: BONNER (1965), MURPHY (1968), STEARNS (1976), BARCLAY & GREGORY (1981), DENNO & DINGLE (1981), BERVEN & GILL (1983), ROSE (1983), LUCKINBILL (1984) y TAYLOR & KARBAN (1986).

Las presas encontradas en cada uno de los estómagos fueron anotadas en la ficha correspondiente al ejemplar del que procedía. Los datos de estas fichas fueron posteriormente mecanizados utilizando una base de datos.

Además de los tipos de presas se han tenido en cuenta los siguientes apartados:

- Materia animal inidentificable, que abarca los fragmentos de presas que no se pudieron reconocer.

- Materia vegetal. En ocasiones se han encontrado fragmentos de algas u otros vegetales que en su conjunto han sido considerados cómo una presa única.

- Materia mineral. Se incluyen aquí pequeñas piedrecitas encontradas en el interior del estómago

B). Expresión de los resultados

Son numerosos los métodos de análisis de contenidos estomacales existentes. De las revisiones críticas de HYNES (1950), PILLAY (1952) y HYSLOP (1980) destacan cómo métodos más usuales los siguientes:

- * Método de frecuencia.

- * Método numérico.
- * Métodos volumétrico y gravimétrico.
- * Método de puntos.
- * Método estimativo del grado de llenado.

Para tener una visión a la vez lo más completa y objetiva posible existe la tendencia a emplear a la vez métodos de análisis cualitativos y cuantitativos. Por ello hemos preferido, en la realización de este trabajo, emplear un método mixto que contempla simultáneamente el número y frecuencia de aparición de los diferentes tipos de presas ingeridas.

Desechamos el método de puntos y el estimativo del grado de llenado por considerarlos menos objetivos, coincidiendo con las apreciaciones de WINDEL & BOWEN (1978). Tampoco hemos utilizado los volumétrico y gravimétrico pues al tratarse de un tipo de dieta, en buena parte, ictiófaga y encontrar presas en diferente estado de digestión obligaba a realizar previamente un estudio para correlacionar el tamaño de las partes duras, normalmente menos digeridas, con el peso/volumen del ejemplar completo. Esto no siempre era posible. Por lo que se refiere al método propuesto por HELLAWEEL & ABEL (1971) añade a las dificultades expuestas anteriormente las peculiaridades de su aplicación, que lo hacen inviable, desde nuestro punto de vista, para un elevado número de muestras.

Dado que cuando no se efectúan estudios de valor energético o nutricional es suficiente con comparar abundancias relativas (WINDELL & BOWEN, 1978), se combinan en este trabajo los siguientes métodos:

I. Método de presencia: indica el número de estómagos que contienen una presa determinada expresando el resultado en porcentaje del número total de individuos que contienen algún tipo de presa (WINDELL & BOWEN, 1978). Este método no aporta ninguna indicación sobre la importancia relativa de las diferentes presas en la composición global de la dieta, aún cuando permite conocer las preferencias alimenticias de la especie considerada.

II. Número de individuos de cada presa. Los valores se expresan como porcentaje del número total de individuos capturados.

Si bien el método numérico (porcentaje del número de individuos) enfatiza la importancia de las presas pequeñas y numerosas (WOOTTON, 1990), también es cierto que el conocimiento de los diferentes taxones-presa pondera esas diferencias.

III.5.3. Tratamiento de datos

Para evaluar la importancia de cada presa en la dieta del lucio utilizando conjuntamente los dos descriptores (frecuencia y numérico), se ha utilizado el método gráfico propuesto por COSTELLO (1990) y para la interpretación de la estrategia alimentaria en base a este análisis gráfico se ha seguido a TOKESHI (1991).

Cómo complemento al método de frecuencia y siguiendo a SORBE (1972) denominamos las presas como:

Preferenciales: Frecuencia de aparición mayor del 50%

Secundarias: Frecuencia comprendida entre el 10 y el 50%.

Accidentales: Frecuencia menor del 10%.

Además se ha estimado la variación estacional y en función de la talla de la aparición de estómagos vacíos.

La diversidad de la dieta se calculó de acuerdo con la expresión de Shannon (SHANNON & WEAVER, 1949):

$$H' = - \sum_{i=1}^s p_i \log_2 p_i$$

donde p_i es la abundancia relativa de cada taxón, s es la riqueza o número de taxones presentes. A partir del valor de la diversidad se estimó la uniformidad (PIELOU, 1966) como expresión del valor relativo respecto a la diversidad máxima posible para una misma abundancia y riqueza de taxones.

Para el cálculo de la heterogeneidad se aplicó una modificación de la fórmula de MARGALEF (1972):

$$\text{Heterogeneidad} = H' - \frac{H'}{n}$$

siendo H' la diversidad de la dieta para el total de los ejemplares y H' la diversidad de la dieta de cada uno de los tramos de río considerados, siendo n el número de tramos estudiados.

El cálculo de la afinidad entre las dietas de los diferentes tramos estudiados fue estimada mediante el índice de SORENSEN (1948). Con los resultados de éste índice se elaboró el dendrograma de afinidad según el método UPGMA (SNEATH & SOKAL, 1973).

Cuantitativamente la relación entre las dietas de los diferentes tramos, tallas y meses se evaluó utilizando el coeficiente de correlación de Pearson (SOKAL & ROHLF, 1981); previamente se realizó la prueba de normalidad mediante el test rápido de DAVID *et al.* (1954).

La dependencia o correspondencia entre los tramos estudiados y las presas ingeridas se estudió mediante un análisis factorial de correspondencias. Este análisis es esencialmente descriptivo y permite resumir la información contenida en una tabla de datos de forma simplificada gráficamente (DERVIN, 1988; WEBER, 1991). Los ejes de la figura obtenida explican una parte de la varianza, medida en porcentaje de inercia. La participación de los

datos a la inercia de cada eje viene dada por la contribución de cada uno de ellos (DESELLE, 1990). El AFC ha sido efectuado con el programa estadístico BIOMEKO realizado en el CNRS de Montpellier por los autores J.D. Lebreton, M. Roux, G. Banco y A.M. Bancou.

Para la estimación de diferencias en la evolución temporal y espacial de estómagos con contenido y de la composición de la dieta en los diferentes tramos se ha utilizado el estadístico F^2 (STEEL & TORRIE, 1985).

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

IV. RESULTADOS Y DISCUSION

IV 1. ANALISIS DE LA POBLACION

IV.1.1. Ritmo de colonización

En la Figura.14 se detalla el avance del lucio a lo largo de la cuenca marcando determinadas estaciones de muestreo donde la presencia del lucio fue comprobada por nuestras pescas o bien por las realizadas por los Servicios Territoriales de Pesca de León y Zamora. La primera fecha comprobada en que se detecta el lucio en la cuenca del Esla es en 1964 a partir de esa fecha la velocidad de ascenso por los ríos fue determinado en 6,3 Km/año hasta 1985 (PENA, 1986), como es lógico el proceso expansivo se ha ralentizado a medida que se ascendía por cada curso fluvial y hoy se puede establecer para los ríos Órbigo y Esla en unos 4 - 4,5 Km/año en treinta años. En ese mismo tiempo ha llegado a colonizar de 450 a 500 km de cursos fluviales lo que sitúa la cifra anterior para el total de la cuenca del Esla en más de 15 Km nuevos por año. Se han incluido fechas posteriores a la captura de los ejemplares tratados en este trabajo con el fin de informar claramente de la situación actual.

La última fecha comprobada de primera captura corresponde a los ríos Luna y Esla en 1992 y Porma en 1993. Existen informaciones que sitúan al lucio en lugares algo más elevados en la cuenca de los que se señalan en la figura. Sin embargo esas citas aun no han podido ser verificadas por capturas y por tanto son sólo indicativas, por lo que se ha preferido no incluirlas en dicho gráfico.

El ritmo de expansión determinó en todo caso la captura y el número de muestras, pues no es preciso añadir, que es necesario que transcurra un tiempo entre la aparición de un grupo colonizador y la detección del mismo en un lugar dado, a pesar de que el lucio por sus especiales características es más evidente que otras especies.

IV.1.2. Relación entre las tres longitudes usualmente empleadas

En el estudio de las poblaciones el término longitud de los ejemplares, en esta memoria, alude siempre a la longitud total (con notación LT), pero en numerosos trabajos de

Las regresiones han sido efectuadas para calcular la LTa y la LS en función de la LT sobre un total de 1.930 muestras y se exponen en las Figuras 15 y 16. Las dimensiones de los ejemplares utilizados oscilaron entre 55 y 1003 mm. FRANKLIN & SMITH (1960 a) describen como se estabiliza la proporción que representa la aleta caudal en el total del cuerpo en el rango de longitudes de 55 a 65 mm, mientras en los individuos más pequeños el crecimiento era alométrico, siendo superior el crecimiento de la aleta caudal que el correspondiente al cuerpo.

IV.1.3. Estructura de la población

Los histogramas de frecuencia de las tallas se representan por tramo de río en que se ha dividido la zona de estudio. De esta forma es posible comparar la estructura de las subpoblaciones diferenciadas por sexos. Todo ello se expone gráficamente en las Figuras 17, 18, 19 y 20, en ellas se observa el porcentaje de individuos incluidos en clases de tallas de 10 mm. de rango. Las barras alcanzan valores mínimos debido a la selección de un rango de talla tan bajo pero ello permite la comparación por clases de talla y por sexo dentro de cada una de ellas de una forma más precisa.

En una publicación anterior DOMÍNGUEZ *et al.* (1989) estudiando 2.951 ejemplares de las campañas de 1986 y 1987 en época de freza (de febrero a mayo), se encontró una tendencia a la disminución de la talla aguas arriba en el río Porma y mucho más claro en el río Órbigo.

Los resultados que aquí se muestran sobre un total de 4.496 ejemplares considerando la cuenca en su conjunto, confirman lo apuntado en el trabajo citado.

El número de ejemplares estudiados es suficientemente representativo :

TRAMO	Machos	Hembras	Hermafroditas	Indiferenciados	Sin sexar	TOTAL
Barbo	209	187		4		400
Esla	608	400	14	50	25	1097
Órbigo	668	498	4	7	3	1180
Tera	806	1008	5			1819

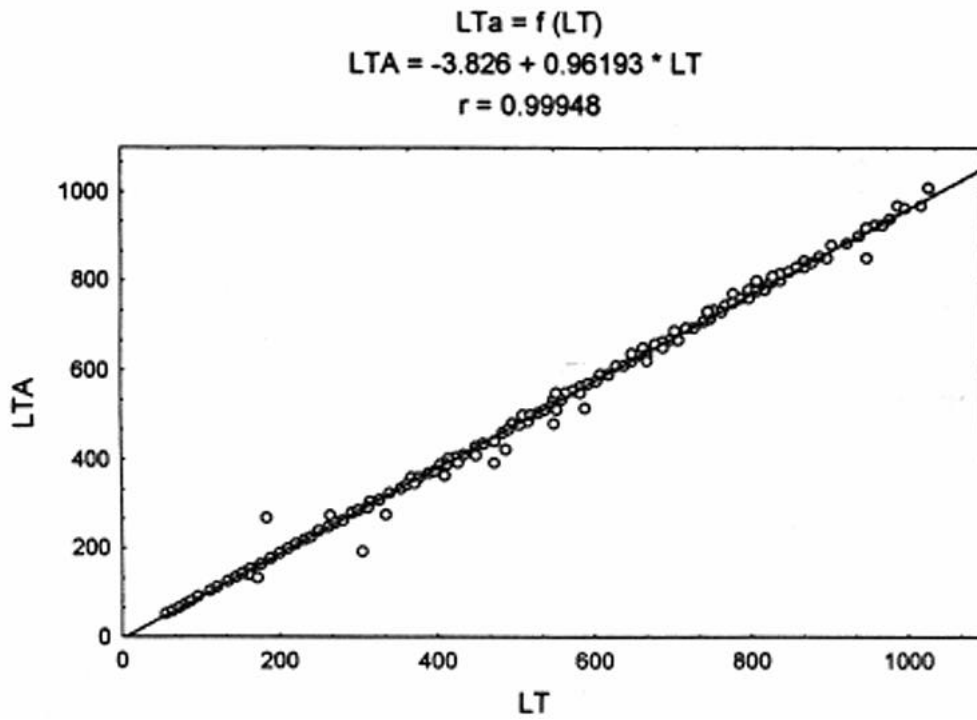


Fig. 15. Ecuación y recta de regresión de la longitud ahorquillada (LTA) en función de la longitud total (LT).

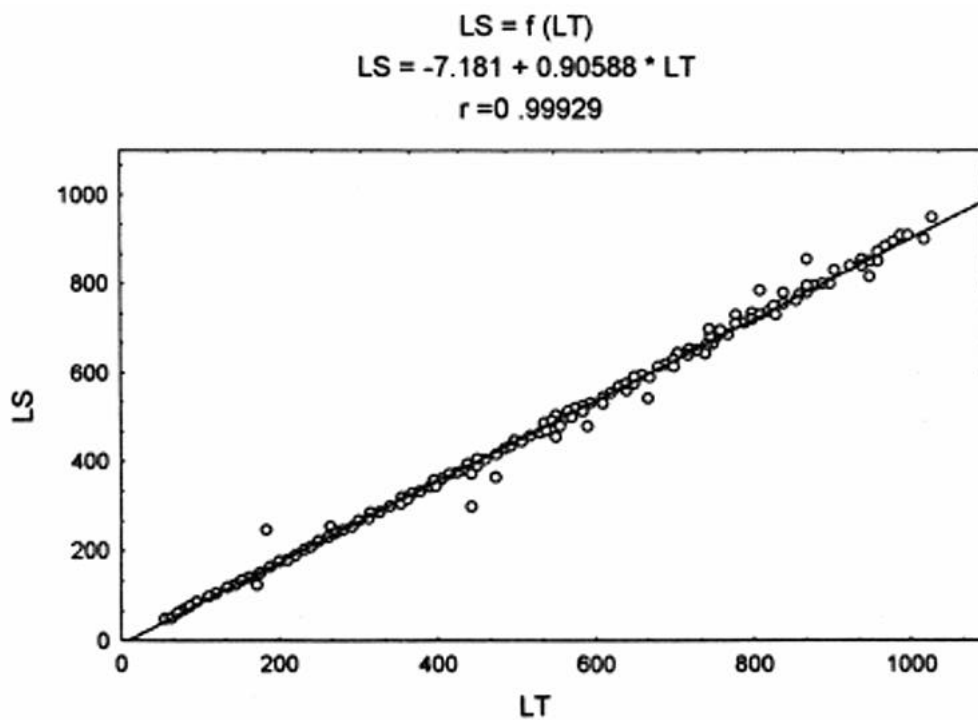


Fig. 16. Ecuación y recta de regresión de la longitud estándar (LS) en función de la longitud total (LT).

Las Figuras 17, 18, 19 y 20 son muy significativas en cuanto a la diferente distribución de las tallas en los dos sexos, para estas representaciones obviamente sólo se tuvieron en cuenta los ejemplares cuyo sexo pudo ser determinado con claridad.

La zona de transición Esla y transición Órbigo alcanza los máximos valores en porcentaje de entre 100 y 300 mm. en la primera población y entre 200 y 400 mm. en la segunda. Sin embargo la talla máxima es más elevada en el Esla que en el Órbigo.

Los tramos Tera y Barbo son asimismo comparables entre ellos pues los máximos se registran en tallas entre 450 y 650 mm., evidenciando que son poblaciones dominadas por reproductores. En el primero de los casos sin duda influenciado por el método de muestreo, ya que la mitad de los ejemplares se capturaron en la trampa para reproductores.

La zona de Barbo muestra desviación de las tallas hacia valores altos aun cuando las frecuencias de las clases para machos son más bajas que para hembras. En este tramo se capturó el mayor ejemplar, y que corresponde a una hembra de 103 centímetros.

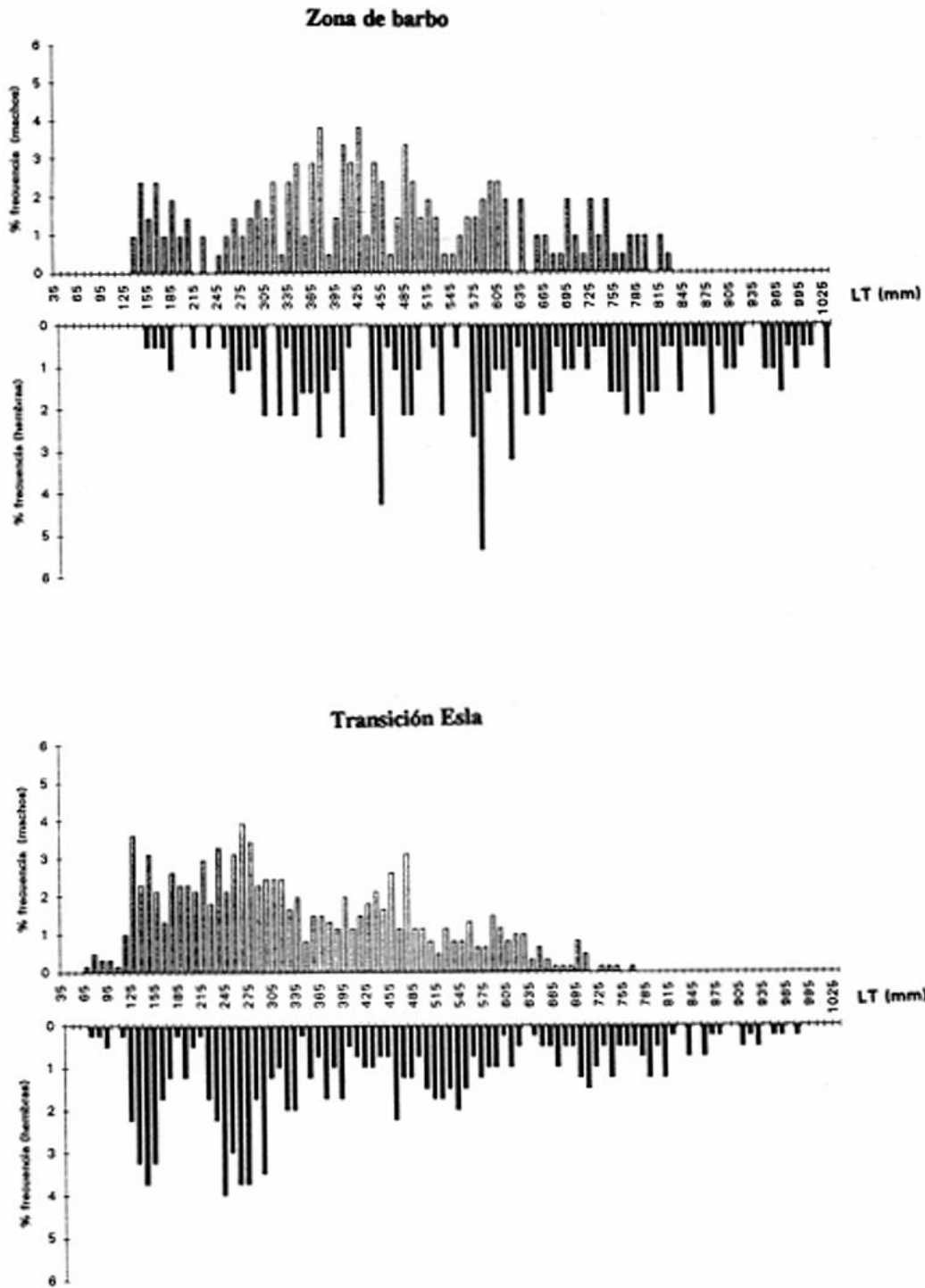
Se puede ver en todas las figuras que son raros los machos que superan los 80 cm. de longitud total.

En la zona Esla y Órbigo el desplazamiento tiene el sentido contrario con dominancia de las clases de talla más bajas, en particular en la primera de estas dos. Sin embargo las hembras se extienden desde las clases más bajas a las más altas dominando las primeras. La hembra más grande del Esla supera en diez centímetros a la mayor del Órbigo.

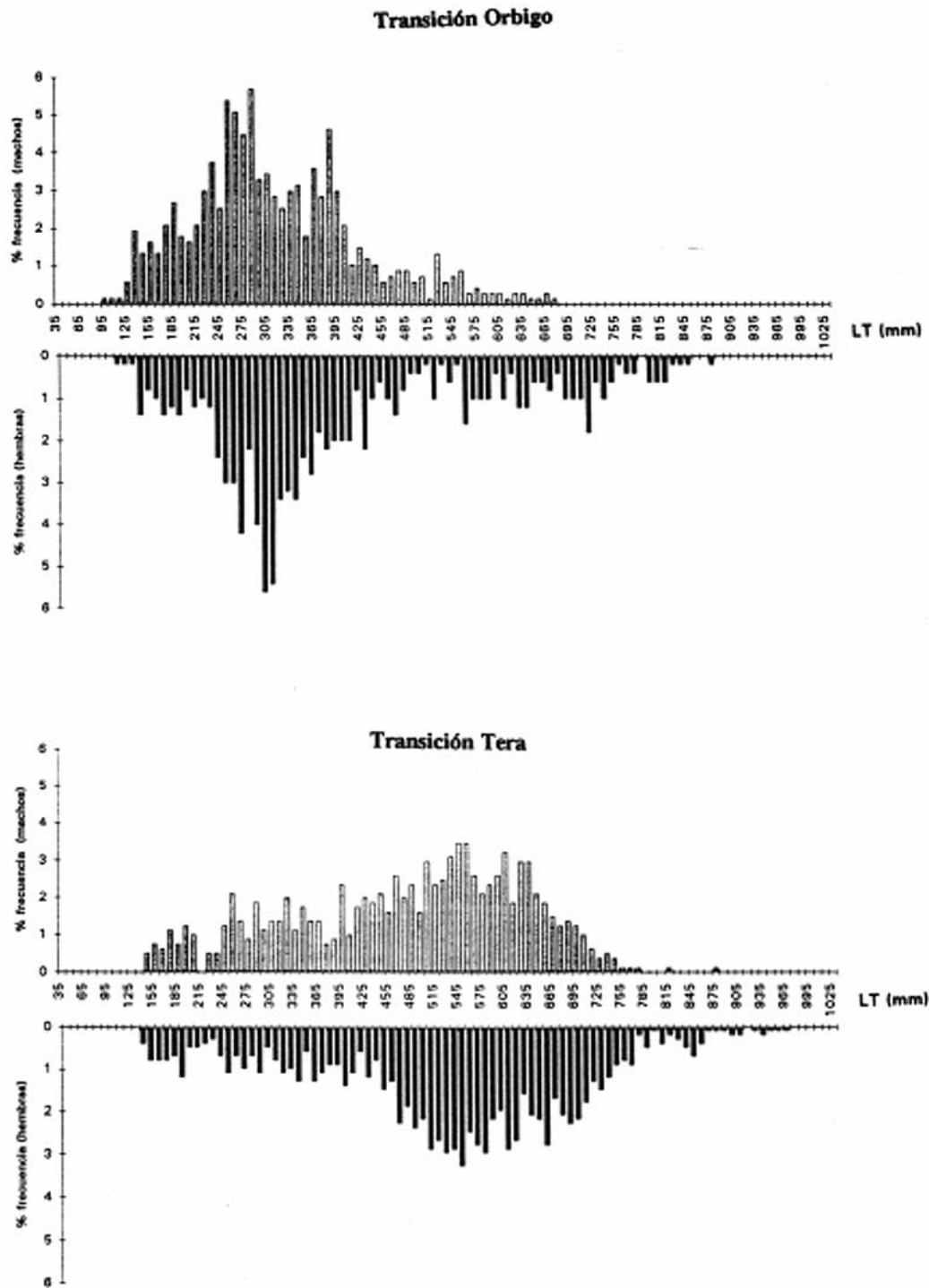
Por último en el Tera el agrupamiento sobre las clases de talla entre 45 y 75 cm. desvelan los reproductores que han sido capturados en lugares de freza como son el tramo del Tera y en particular los arroyos tributarios.

El análisis de la estructura por tallas permite observar pues subpoblaciones más establecidas y maduras en los tramos Transición del Tera y Zona de Barbo, en tanto que las Zonas Esla-Porma y Órbigo presentan dominancia de los individuos jóvenes. En ellas se pueden diferenciar individuos colonizadores e individuos jóvenes descendientes.

Para determinar la situación es oportuno examinar la estructura de las capturas dentro de cada tramo en años sucesivos (Figs. 21, 22, 23 y 24). Los ejemplares capturados se incrementan en el transcurso de los años de muestreo en todos los tramos excepto en el del Barbo; esto es debido a que el muestreo se convirtió en un seguimiento del proceso de expansión de la especie el cual se seguía en los muestreos. Por otra parte en las campañas de 1986 y 1987 se dispusieron trampas para reproductores como ya se indicó en una publicación previa DOMINGUEZ *et al.* (1988), con resultado desigual pero que sí supusieron un importante incremento de las capturas especialmente en el Tera y en el Esla.



Figs. 17-18. Histogramas de frecuencia de las capturas separadas por sexo. Zona de barbo (arriba), Transición Esla (abajo). Las clases de talla son de 10 mm y se denominan por el punto medio de cada una.



Figs. 19-20. Histogramas de frecuencia de las capturas separadas por sexo. Transición Orbigo (arriba), Transición Tera (abajo). Las clases de talla son de 10 mm y se denominan por el punto medio de cada una

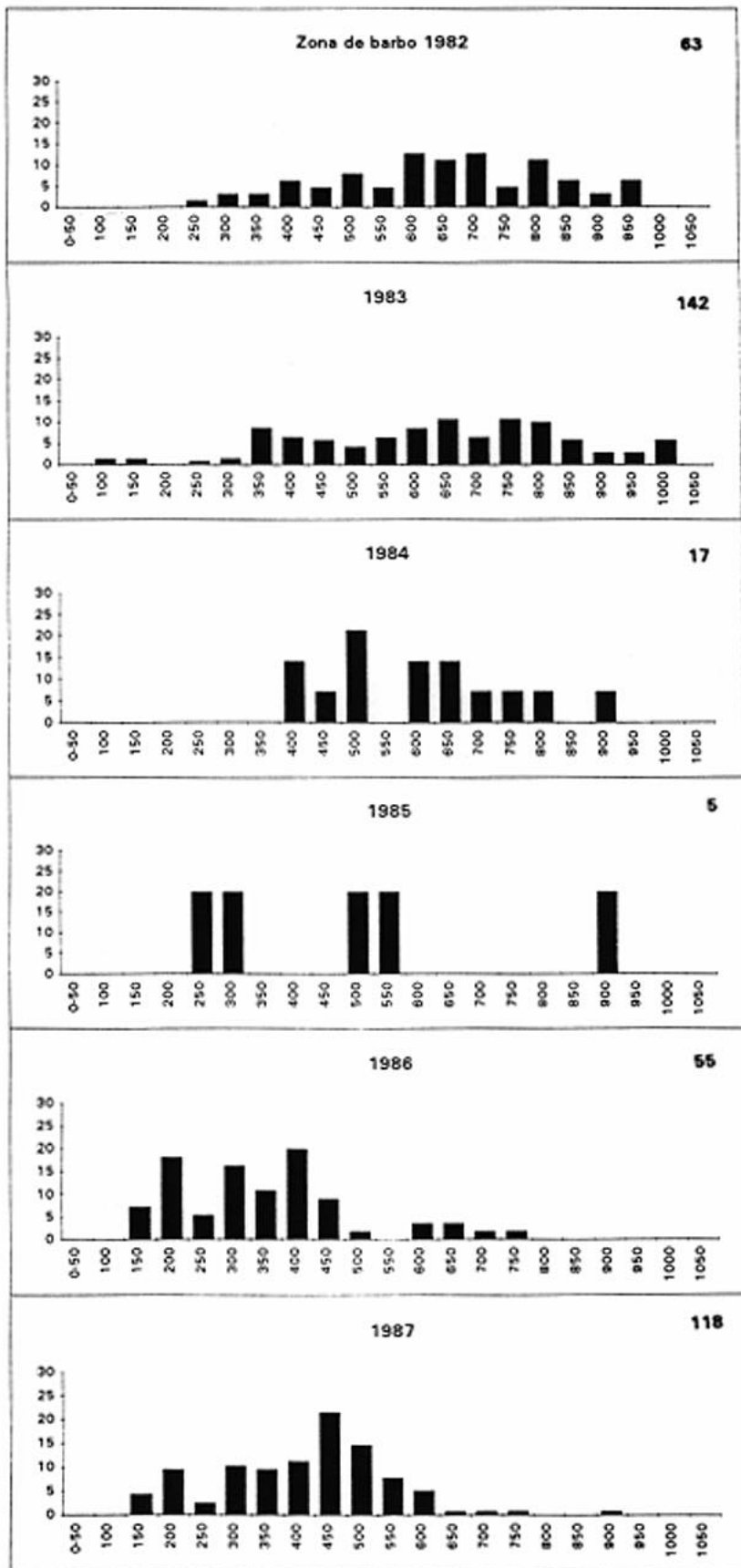


Fig. 21. Porcentaje de frecuencia de cada clase de talla (rangos de 50 mm) de los ejemplares capturados en los sucesivos años de muestreo. Se indica el número de ejemplares considerado en cada caso.

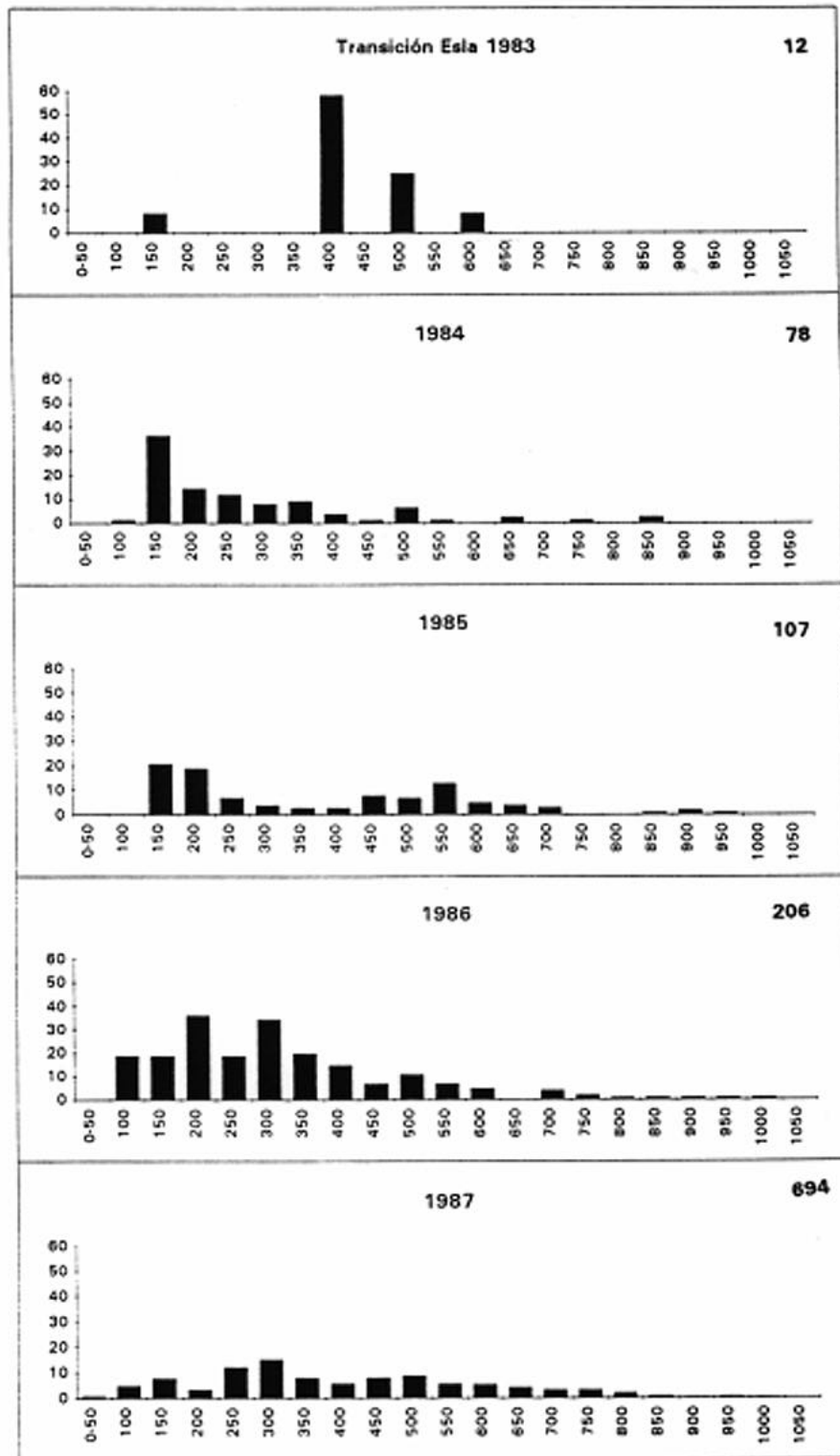


Fig. 22. Porcentaje de frecuencia de cada clase de talla (rangos de 50 mm) de los ejemplares capturados en los sucesivos años de muestreo. Se indica el número de ejemplares considerado en cada caso.

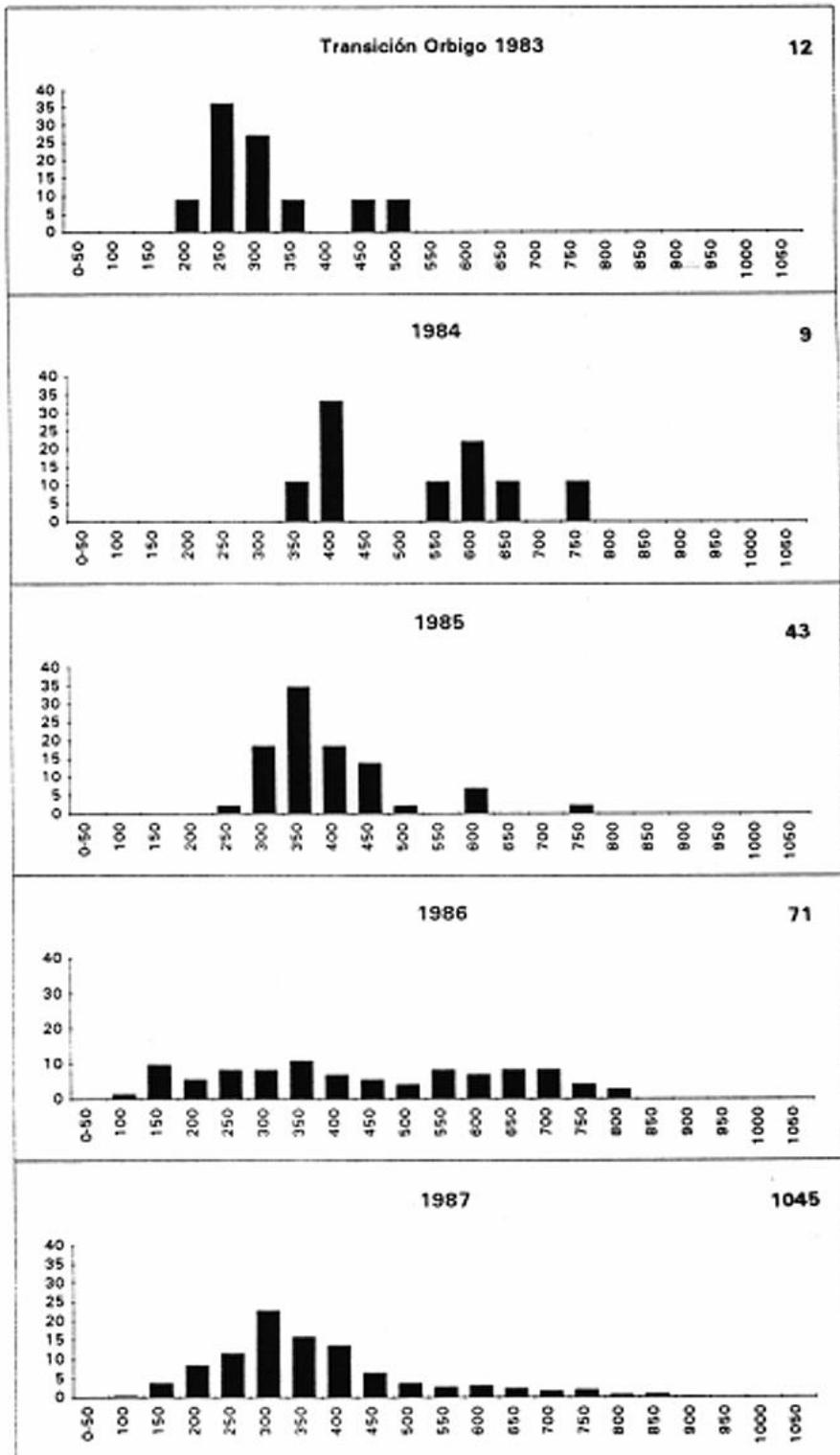


Fig. 23. Porcentaje de frecuencia de cada clase de talla (rangos de 50 mm) de los ejemplares capturados en los sucesivos años de muestreo. Se indica el número de ejemplares considerado en cada caso.

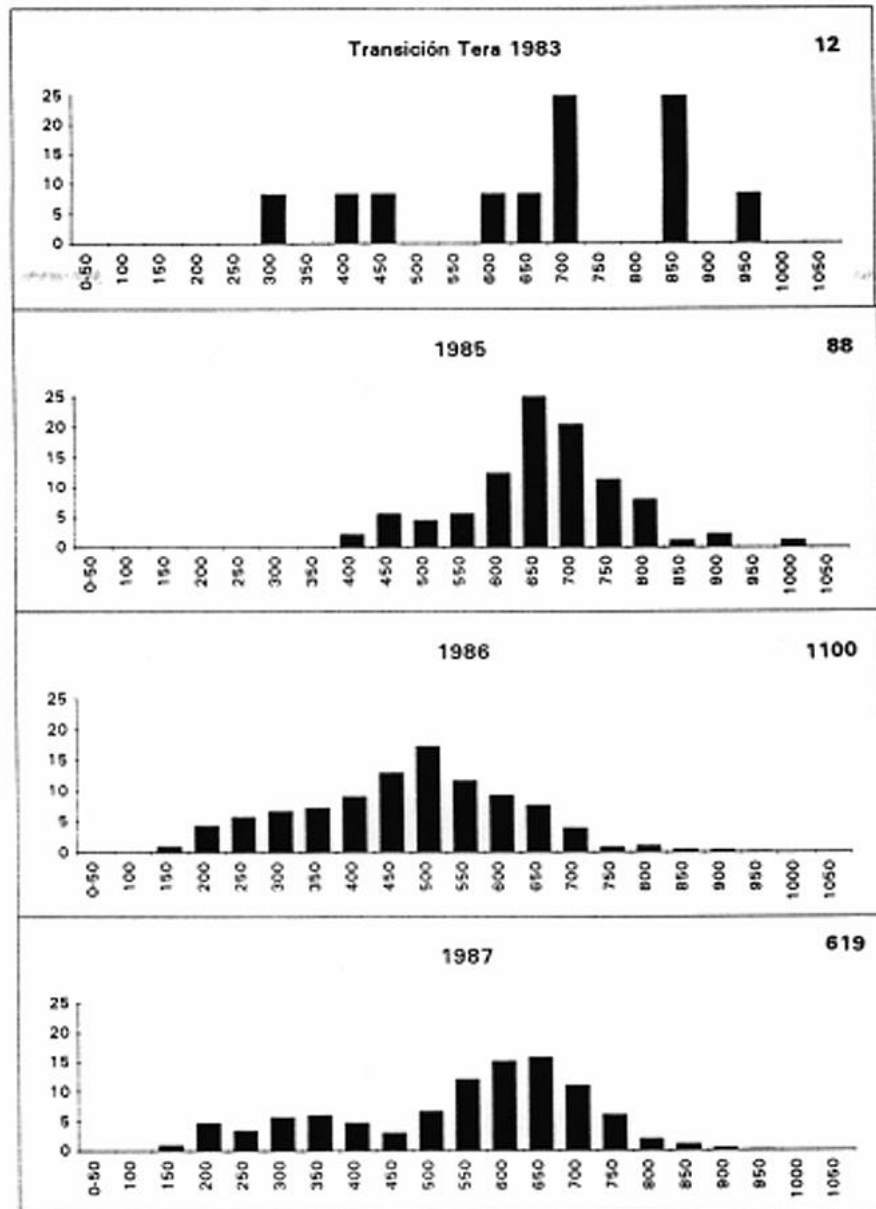


Fig. 24. Porcentaje de frecuencia de cada clase de talla (rangos de 50 mm) de los ejemplares capturados en los sucesivos años de muestreo. Se indica el número de ejemplares considerado en cada caso.

La zona de Barbo es en la que menos diferencias se observan a lo largo del periodo 82 - 87 ya que se partía de una población estable. En todo caso los años 84 y 85 son escasamente representativos por el número tan pequeño de ejemplares. Pese a todo se observa que la estructura de los dos últimos años contemplados en esta memoria desplaza la dominancia de las tallas a valores más bajos, es decir de individuos más jóvenes.

Los tramos denominados transición Esla y Órbigo pueden ser tratados paralelamente. Los años 83 del Esla y 83 y 84 del Órbigo son asimismo poco representativos por el mismo motivo apuntado anteriormente, si bien en este caso se debe al propio ritmo de expansión de

la especie por estos dos tramos, que permitía la captura en esos lugares a medida que llegaban individuos colonizadores o los juveniles que estos podían producir. Hay que tener en cuenta, como ejemplo, que los primeros ejemplares detectados en el Órbigo medio -a la altura de Benavides de Órbigo- lo fueron en 1982, punto y fecha que aparecen señalados en la Figura 14.

IV.1.4. Discusión

Los resultados en primer lugar confirman el movimiento expansivo de la población aguas arriba, una parte de la población original de un punto inferior de la cuenca se desplaza hacia cotas más elevadas. Este hecho ya constatado por PENA (1986) para esta misma cuenca fue registrado en otras áreas geográficas por SNOW (1974), VOSTRADOVSKY (1977) y KIPLING (1983).

El caso es semejante al que refieren GRIMM & BACKX (1990) que estudian la recuperación de una población madura de individuos de rango entre 15 y 70 cm. cuya clase dominante de 48 cm. no alcanzaba los 14 ejemplares. Después de una mortandad invernal (1978-79) la población recuperada a partir de los supervivientes mostraba un rango de tallas de 10 a 70 cm., pero las clases dominantes se situaban entre los 16 y los 20 cm. con 74 individuos.

Esto es lo que se aprecia con claridad en Esla y Órbigo. Individuos pertenecientes a subpoblaciones asentadas, escalonadamente a lo largo del curso, sirven como colonizadores de nuevos tramos de río aguas arriba. Esto es, un reducido número de adultos reproductores colonizan una nueva zona originando en ella una estructura desplazada hacia tallas pequeñas por efecto del reclutamiento. Quedando las partes más bajas de la cuenca para individuos más grandes, que son los que tienen capacidad para defender sus territorios y forzar la migración de los jóvenes. Este hecho también se revela en la dispersión en talla que presentan las poblaciones colonizadoras. Cuando la población envejece se produce una homogeneización de las clases de tallas.

IV.2. EDAD Y CRECIMIENTO

IV.2.1. Talla de aparición de las escamas

Los ejemplares más pequeños en los que se pudieron apreciar la presencia de escamas fueron uno de 33,2 mm en el que aparecía sólo parte de una fila en el flanco izquierdo y dos de 33,7 mm que presentaron también media fila de escamas en ambos lados del cuerpo. Otros cuatro ejemplares, también observados, de tallas comprendidas entre 33 y 33,9 mm no presentaban escamas.

Los ejemplares de 34 a 35,9 mm estudiados fueron 15. En siete de ellos ya apuntan el inicio de formación de escamas. Dos de ellos presentaban disposición asimétrica, mostrando, respectivamente, media y una fila de escamas en el flanco izquierdo. Cuando el rango de longitudes considerado fue de 36 a 37,9 mm (29 individuos) aparecieron escamas en el 82,8% de los mismos, con un número variable de filas, de media a cinco. La asimetría alcanzó el 37% de los ejemplares que presentaron escamas.

A partir de 38 mm todos los ejemplares mostraron escamas. Entre 38 y 46,9 mm se estudiaron 68 individuos. La cobertura de escamas en los ejemplares aquí incluidos oscila entre los que no llegaban a completar una fila y aquellos que presentaron hasta 10 filas completas. El 40% mostraron una disposición asimétrica del número de filas a uno y otro lado del cuerpo.

El ejemplar más pequeño que se encontró ya completamente cubierto de escamas tenía una longitud de 51 mm. Por encima de ésta talla solo se observó un ejemplar de 56 mm que no estaba totalmente cubierto. A partir de 59 mm los ejemplares considerados (37) estaban totalmente cubiertos de escamas.

Las primeras escamas que se forman aparecen en la posición de la línea lateral, en la mitad del cuerpo y por delante de la aleta dorsal. A partir de aquí se extienden tanto hacia la parte anterior como posterior. Este podría ser el foco de inicio en la mayoría de los ejemplares, si bien en dos de ellos la aparición de escamas comienza en la parte anterior del cuerpo. Una vez formada la primera fila las siguientes aparecen alternativamente por debajo y por encima de ésta, como puede advertirse, según la diferencia de tamaños en la Figura 25.

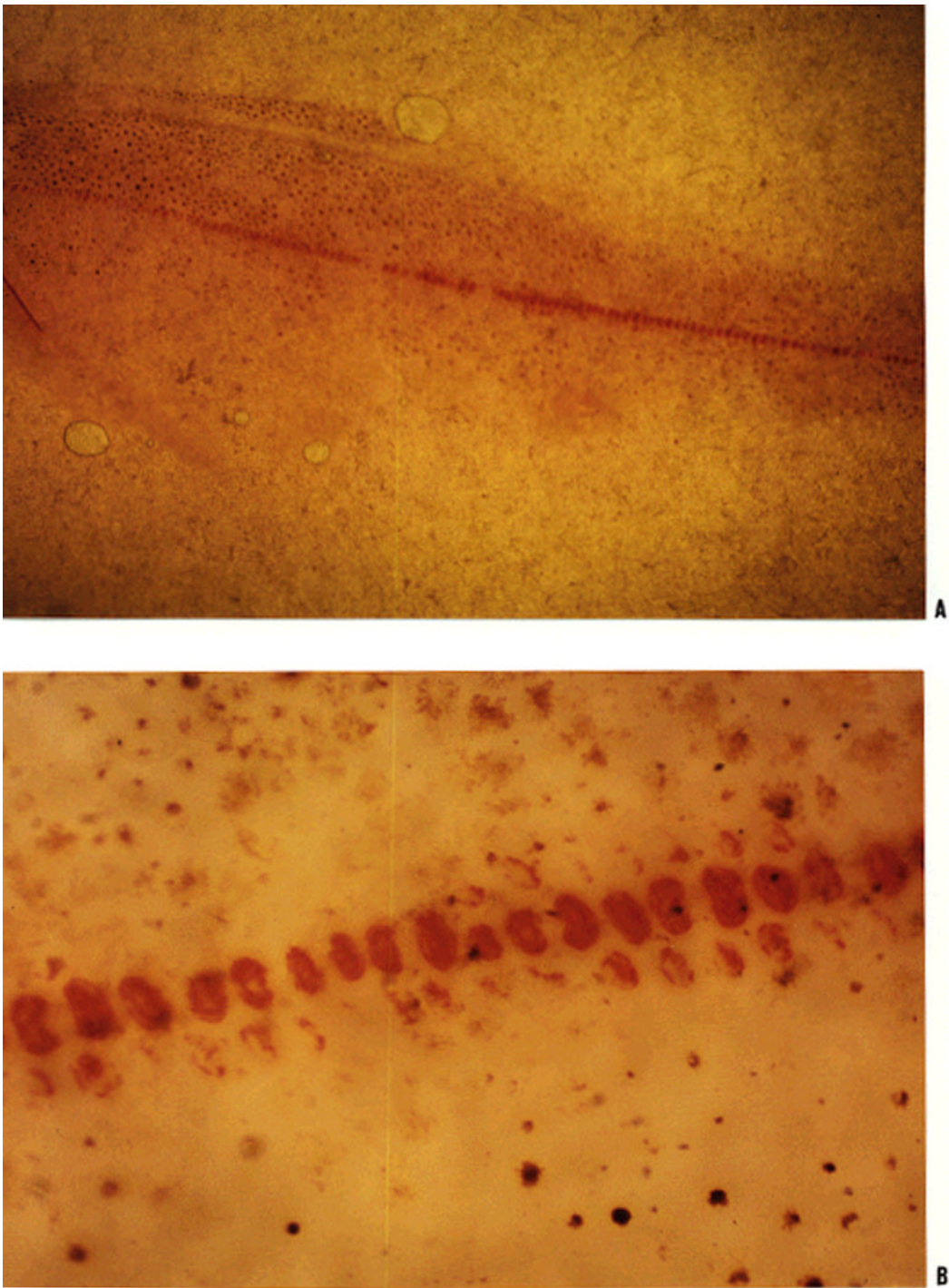


Fig. 25. Aparición de las primeras escamas sobre un ejemplar de 35. **A** (x 10) flanco izquierdo y **B** (x 5) detalle del mismo.

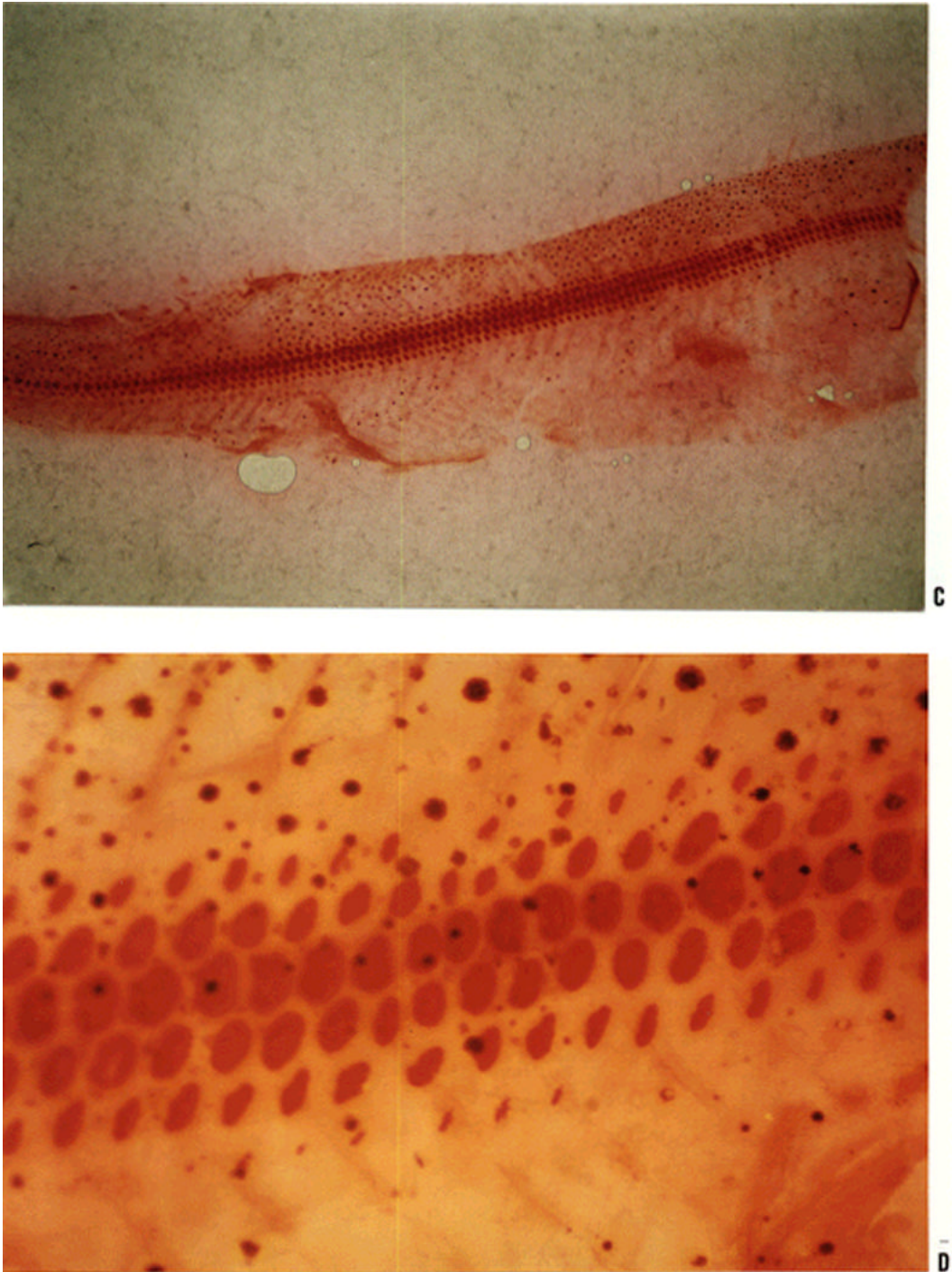


Fig. 25. C (x 10) flanco izquierdo y D (x 5) detalle del mismo.

Antes de que los ejemplares estén completamente cubiertos de escamas ya han aparecido anillos de crecimiento en las primeras formadas. Es por ello que debe delimitarse la zona de recogida de muestras para el estudio del crecimiento a una zona lo más restringida posible, para evitar la diferencia de tamaños que podrían ocasionar variaciones en la estimación del crecimiento a partir de las dimensiones de la escama.

IV.2.2. Determinación de la edad

Se han encontrado algunas dificultades en la lectura de las escamas. En ocasiones no era posible establecer claramente la edad de los individuos porque en las muestras de escamas preparadas a tal efecto no todas mostraban un mismo patrón de distribución de las marcas anuales de crecimiento. Otras veces la determinación en las dos lecturas efectuadas no era coincidente. En conjunto han ofrecido dificultades 79 muestras, que han sido desechadas. Sobre el total de las estudiadas esto ha representado el 4,76%. Dado que los *annuli* aparecen con periodicidad anual el conteo de los mismos aporta la edad en años de cada ejemplar.

El momento de formación de cada *annulus* puede establecerse, para la zona de estudio, en los meses de febrero y marzo. La totalidad de los ejemplares de enero presentaban aún plus de crecimiento, es decir crecimiento de la escama después de la formación del último *annulus*, mientras en febrero casi todos ellos presentaron el *annulus* en proceso de formación, solamente el 0,69% tenían aún plus de crecimiento. En el mes de marzo solo se ha reanudado el crecimiento en el 12,48% de las muestras examinadas pues ya presentaban un aparente plus de crecimiento. Durante el mes de abril en el 89,8% de las escamas examinadas se advertía plus de crecimiento, mientras en mayo lo fueron el 98,8%. En el resto de los meses del año todas las escamas examinadas presentaban plus de crecimiento en el borde, exterior al último *annulus* formado. Puede apreciarse claramente en la Figura 26 (A y C).

La Figura 27 muestra el crecimiento del radio anterior para los diferentes meses del año en ejemplares de 0 a 2 años de edad. La dimensión del plus de crecimiento se reduce, como puede advertirse de año en año, si bien la variabilidad se incrementa. Los ejemplares que aún no han finalizado su primer periodo de crecimiento, y no se ha formado el primer *annulus*, se incluyeron en la clase denominada 0+, desde que han finalizado el primero hasta que se inicia el segundo se utiliza la notación 1+ para su denominación y así sucesivamente.

Puede advertirse que, en líneas generales, el mayor crecimiento se produce desde el mes de abril hasta octubre, mientras que en los meses siguientes, hasta la formación del nuevo *annuli* se produce una ralentización del mismo. En las escamas esto se traduce en una aproximación de los *circuli*, como se observa en la Figura 26 (B). El mismo comportamiento se advierte en las variaciones de la longitud de los ejemplares durante el primer año de vida (0+), cuando su crecimiento es más elevado. La Figura 28 muestra como se incrementa la longitud desde el mes de mayo a septiembre, produciéndose una estabilización hasta el mes de noviembre seguida de una ligera recuperación en el mes de diciembre. Para la clase de edad 1+ se advierte la misma tendencia con variaciones más acentuadas a partir de finales del verano.

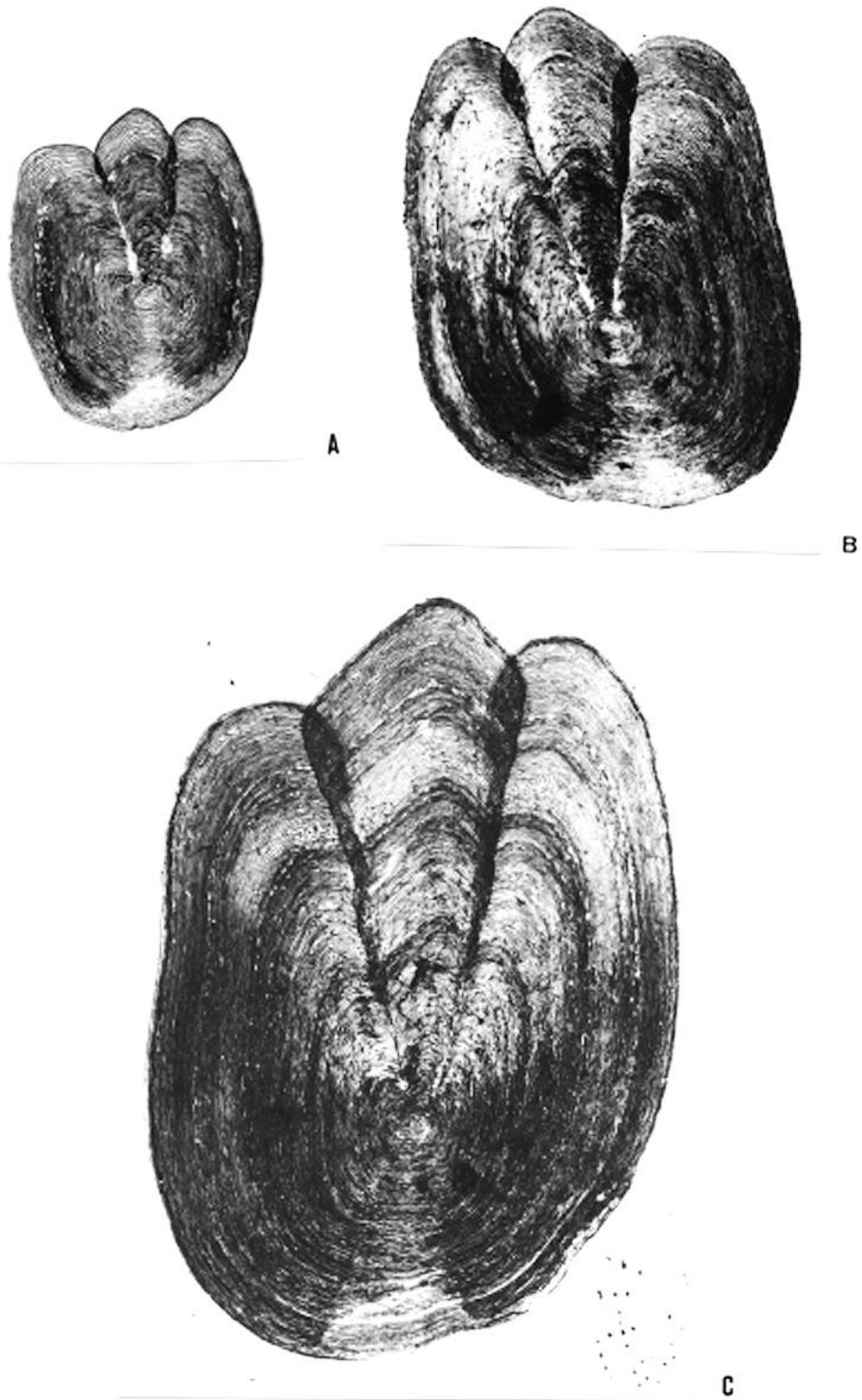


Fig. 26. A. Escama de un ejemplar de un año (x20) que muestra claramente la marca anual de crecimiento y el plus de crecimiento en el borde exterior. Corresponde a una hembra de 16,5 cm. capturada en el mes de mayo. B. Escama perteneciente a una hembra de dos años y 24,9 cm capturada en el mes de octubre (x20). En el borde de la escama puede apreciarse cómo se aproximan los últimos *circuli* formados. C. Escama de un ejemplar de 40,3 cm (hembra) capturado en el mes de marzo (x20). Se cuentan cuatro annuli, el cuarto se sitúa en el extremo de la escama.

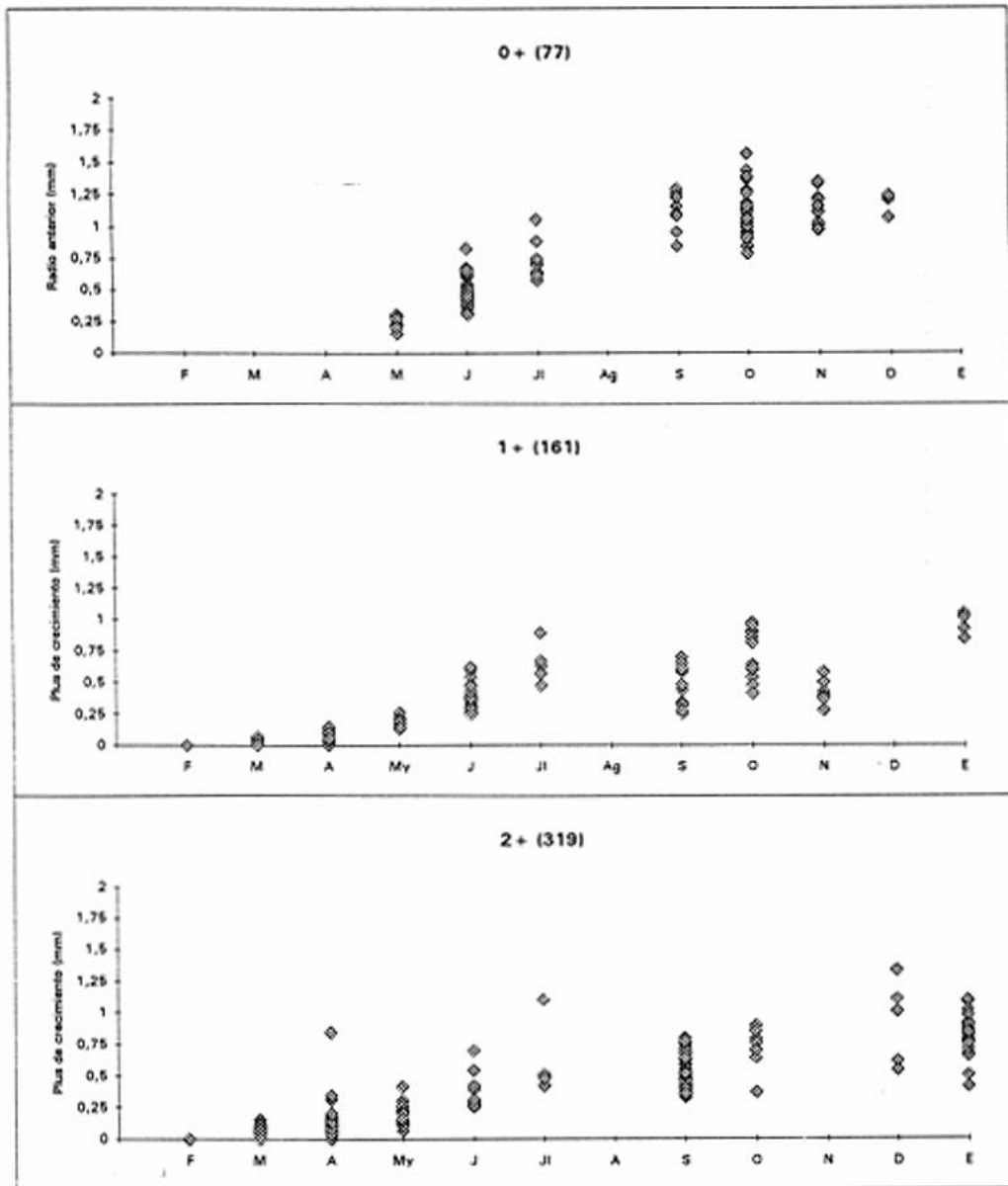


Fig. 27. Variaciones mensuales del plus de crecimiento en lucios de clases de edad 0+, 1+ y 2+. En el vaso de clase 0+ se representa la dimensión del radio anterior desde el centro de la escama. Entre paréntesis el número de ejemplares considerados en cada caso.

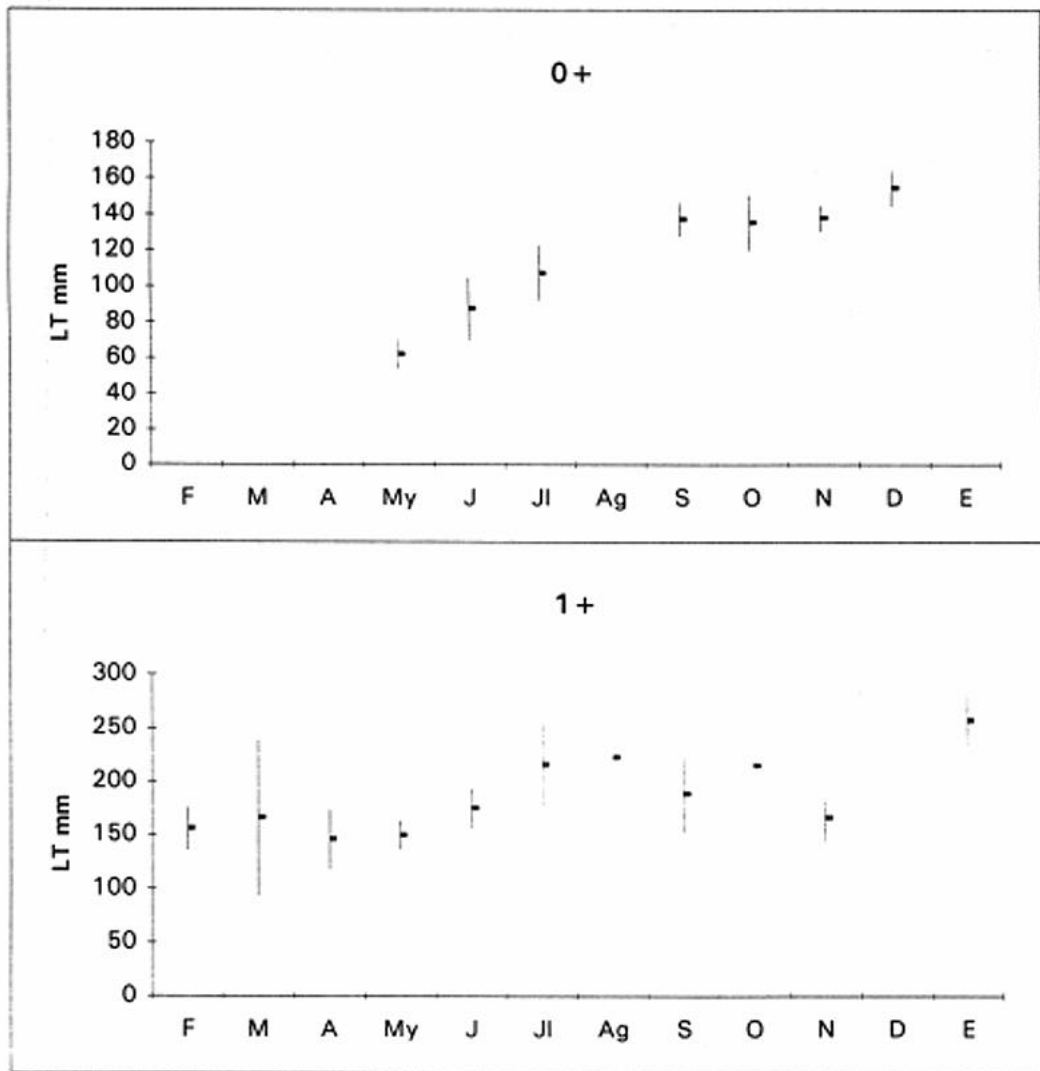


Fig. 28. Variaciones mensuales de la longitud total (media y desviación estándar) de las clases de edad 0+ y 1+.

Esto podría estar relacionado con la ingestión de alimento, con el desarrollo de las gónadas y con la disminución de la temperatura.

El hecho de que en la zona de estudio los anillos de crecimiento se formen durante los meses de febrero y marzo supone que los individuos nacidos el año anterior no hayan cumplido aún un año de vida cuando han finalizado el primer periodo de crecimiento. Cada ejemplar ha sido incluido en la clase correspondiente al número de *annuli* que presentaba.

Una vez determinada la edad a partir de las escamas y para el total de los ejemplares de la cuenca se obtuvo la estructura por clases de edad que se presenta en la Figura 29 diferenciadas para cada sexo.

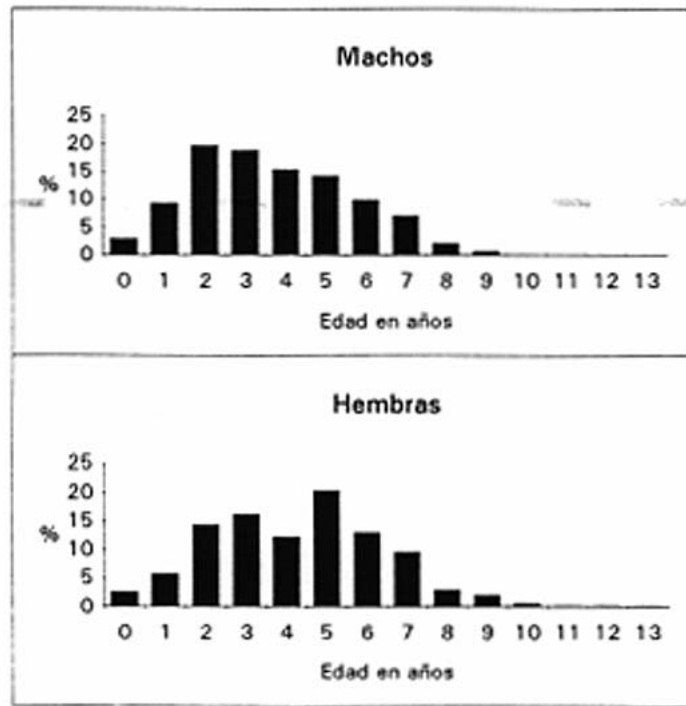


Fig. 29. Histograma de frecuencia de cada clase de edad para el total de ejemplares, separados por sexo.

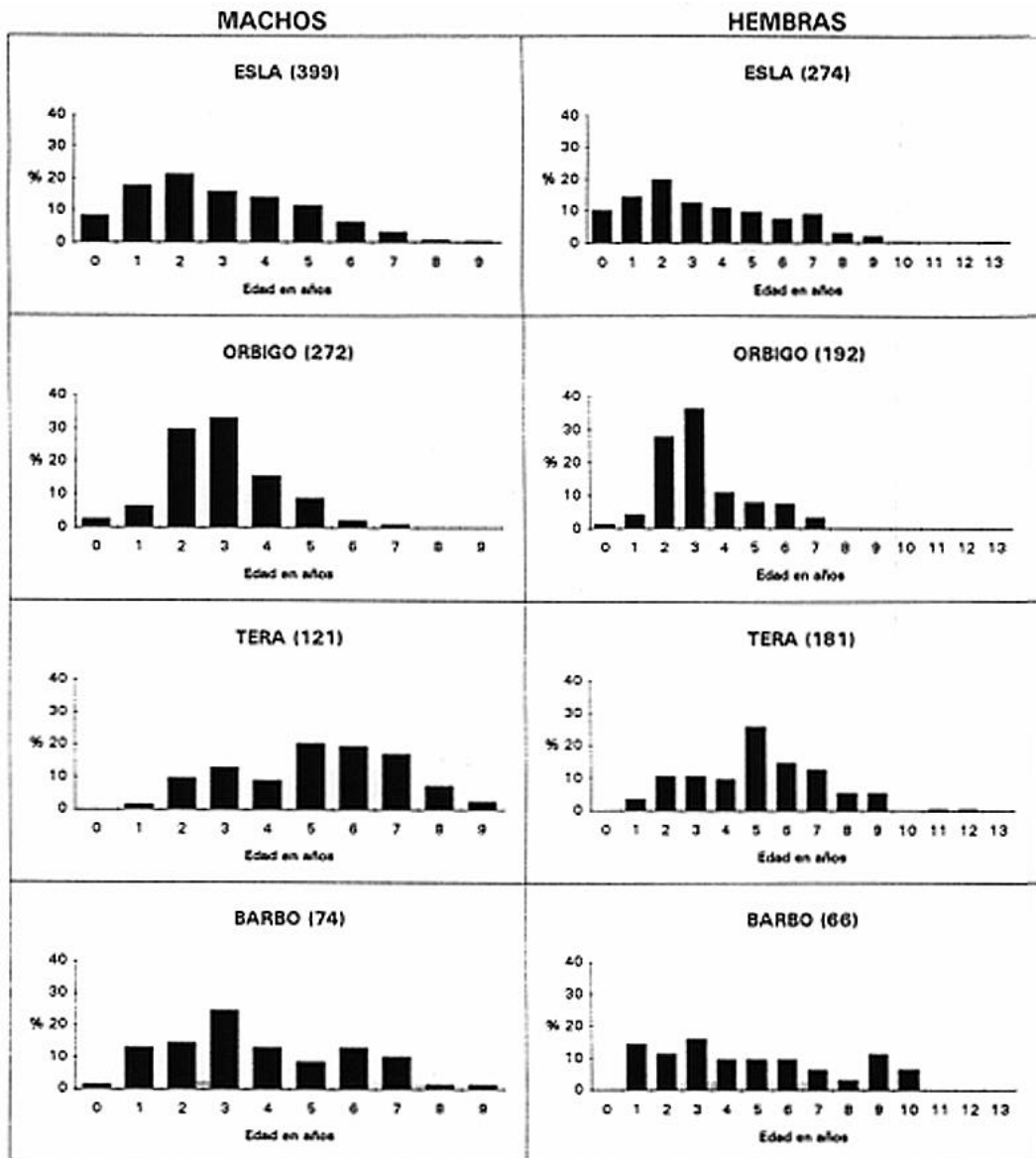


Fig. 30. Histogramas de frecuencia de edad de cada uno de los tramos en que se dividió la zona de estudio. Entre paréntesis el número de ejemplares de los que, en cada caso, se determinó la edad.

Se analizaron los histogramas de frecuencia de edad para cada tramo en que se dividió la zona de estudio (Fig. 30). Se advierte la escasa representación de las clases de edad 0 y 1 debido al sesgo producido por la procedencia de los datos. Como se ha dicho los ejemplares capturados proceden, en su mayor parte, de sucesivas campañas de control de los efectivos de la población de lucio estudiada. Por ello muchos de los ejemplares fueron capturados durante el periodo reproductor y por tanto se encuentran fundamentalmente representados individuos reproductores.

En la representación correspondiente a los tramos denominados Orbigo y Esla dominan los ejemplares jóvenes, de dos o tres años, lo que puede explicarse como consecuencia del proceso colonizador en que se encontraba la población en el momento del estudio. Las representaciones correspondientes a Tera y zona de barbo están mejor representadas las clases de edad superiores, correspondiendo a la estructura esperable en tramos en que la especie se estableció con anterioridad.

En el caso del Tera la marcada desviación mostrada hacia edades superiores a cinco años es consecuencia del muestreo selectivo mediante trampas de reproductores, de las que proceden la mayor parte de las capturas.

Por otra parte se observa que las hembras presentan una mayor longevidad que los machos.

IV.2.3. Crecimiento en longitud

Con el fin de establecer la relación entre el tamaño de la escama y la longitud del ejemplar del que procedía, se realizaron mediciones de dos radios de la escama, el anterior y el posterior, con la disposición descrita en material y métodos.

Para realizar la exploración de la relación entre cada uno de los radios de las escamas y la longitud de los ejemplares se procedió a la representación gráfica de los valores individuales como muestran las Figuras 31 y 32, para los radios anterior y posterior respectivamente. Se comprueba que el radio posterior presenta una distribución similar a la que correspondería a una curva, lo que revelaría un crecimiento alométrico respecto de la longitud, mientras que el radio anterior se aproxima más a una recta mostrando un crecimiento isométrico respecto a la longitud de los individuos. Por ello se eligió este último para realizar la regresión que permitiera posteriormente efectuar la estimación de las longitudes pretéritas.

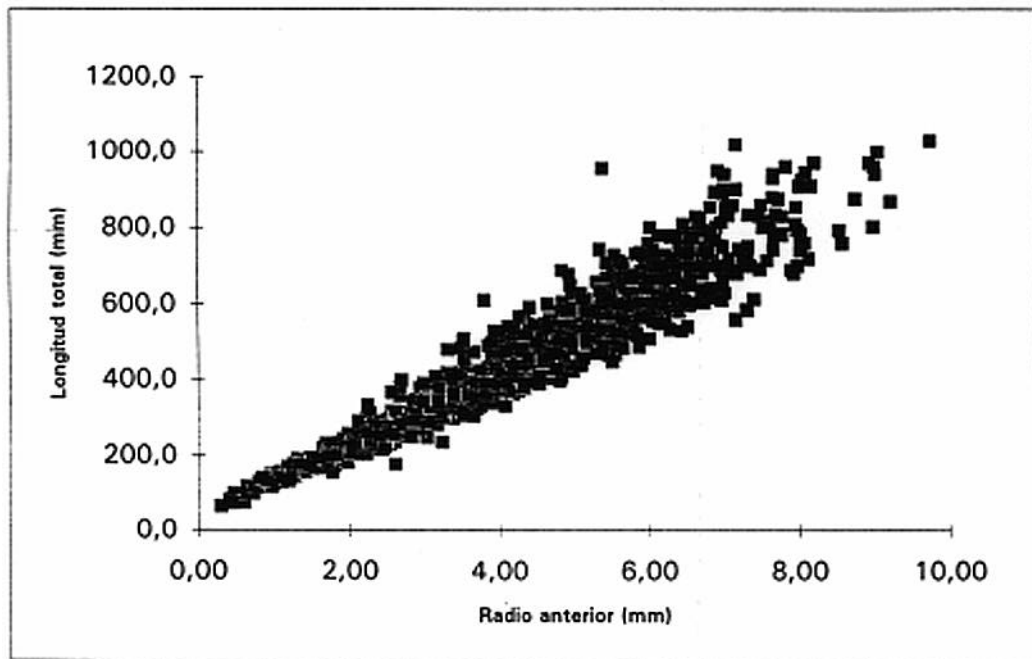


Figura 31. Relación entre el radio anterior de la escama (Ra) y la longitud de los ejemplares (LT). La regresión lineal mostró un $r^2 = 0,95$.

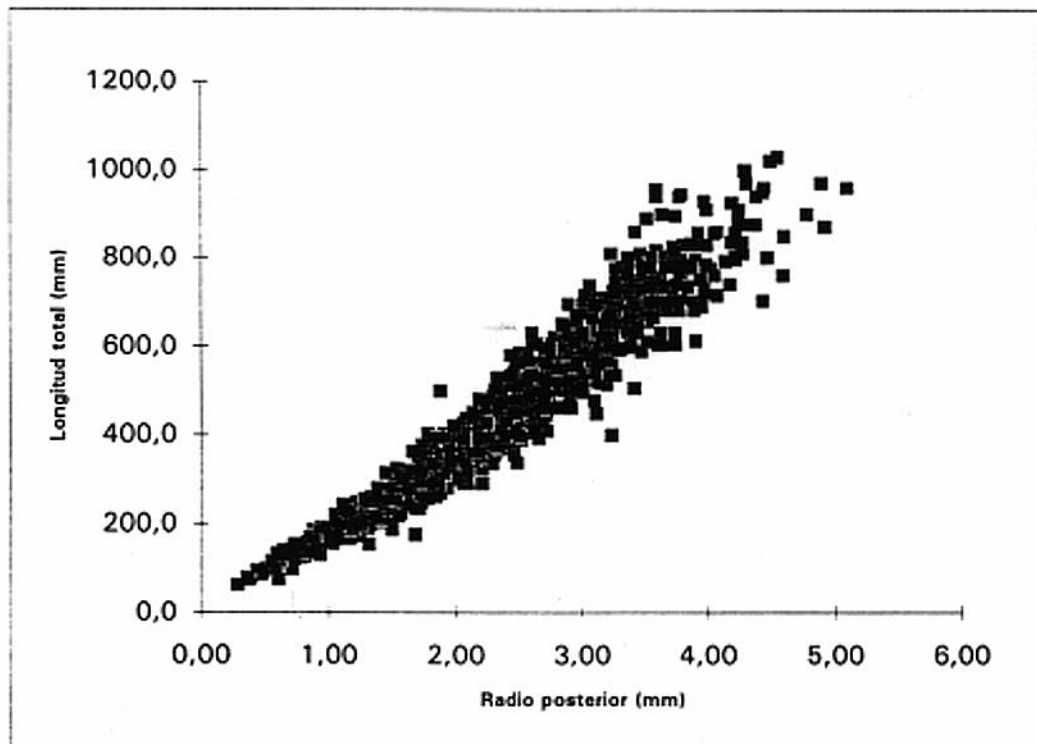


Figura 32. Relación entre el radio posterior de la escama (Rp) y la longitud de los ejemplares. La regresión lineal mostró un $r^2 = 0,95$.

En la Tabla II se representa el análisis de covarianza de la longitud total en función del radio anterior de la escama y el sexo. Se comprueba la existencia de diferencias entre sexos, por lo que se procedió a calcular las rectas de regresión, para cada uno de ellos, por separado.

Tabla II . Resultados del análisis de covarianza de la longitud total en función del radio anterior de la escama (Ra) y el sexo ($r^2 = 0,945$).

Fuentes	Grados de libertad	Suma de cuadrados	F	p
Ra	1	53062521	99999,99	0,0001
Sexo	1	307505	1548,96	0,0001
Ra * sexo	1	332822	1676,48	0,0001
Error	1575	312674		
Total	1578	54015522		

Las ecuaciones propuestas son:

$$\text{HEMBRAS } LT = 7,94 + 107,72 Ra \quad r = 0,969 \quad N = 713$$

$$\text{MACHOS } LT = 39,53 + 91,61 Ra \quad r = 0,974 \quad N = 866$$

Como puede advertirse los puntos de corte con el eje de ordenadas señalan el valor teórico de la longitud que le correspondería cuando el radio anterior es cero y no coinciden con la talla de aparición de escamas observada, como se puede deducir de lo descrito anteriormente. La relación entre el tamaño de las escamas y la longitud del ejemplar durante las primeras etapas de formación de éstas no ha sido considerado, por incluir en el cálculo únicamente ejemplares totalmente cubiertos de escamas

El retrocálculo de la longitud de cada ejemplar se efectúa para el momento de formación del último *annulus* y así se asignará a cada ejemplar la edad que le corresponda por el número de *annuli*. La notación utilizada ha sido en números arábigos.

Los valores medios de la longitud total para cada clase de edad y sexo se muestran en la Tabla III.

Tabla III. Valor de la longitud media y desviación estándar (DE) para cada clase de edad y sexo.

EDAD	n°	Machos		Hembras		
		MEDIA	DE	N°	MEDIA	DE
1	104	146,79	23,98	57	137,3	28,7
2	179	233,95	42,41	140	242,06	47,2
3	176	323,2	40,72	131	343,48	46,94
4	128	406,56	50,6	81	440,11	50,57
5	102	494,28	41,68	98	536,83	59,29
6	64	562,55	56,62	62	626,6	75,96
7	45	616,33	59,03	61	696,71	59,96
8	18	687,31	56,32	23	756,06	55,45
9	6	708,89	72,69	20	828,73	94,88
10				4	893,67	92,09
11				1	891,55	
12				1	978,49	
13				1	972,03	

El análisis de varianza realizado muestra que las longitudes medias calculadas para cada edad comienzan a diferenciarse significativamente entre sexos ($p < 0,01$) a partir del tercer año. Los resultados se presentan en el Anexo IV.

Además se efectuaron análisis de la varianza para determinar si las longitudes medias de cada clase de edad para cada sexo eran diferentes en función de la procedencia de los ejemplares de cada tramo en que se dividió el área de estudio. Únicamente se encontraron diferencias significativas ($p < 0,01$) para los machos de 3 y 4 años y en el caso de las hembras a los 8 años. Dado que en el resto de las ocasiones no se detectaron diferencias se consideraron estas como puntuales y no debidas a patrones de crecimiento diferenciales entre las zonas (Anexo V).

Por lo anteriormente expuesto se realiza el estudio del crecimiento sobre el conjunto total de las muestras para cada uno de los sexos.

El incremento anual en longitud (también denominado tasa de crecimiento anual) viene dado por la diferencia entre la longitud media a una edad determinada y aquella a la edad anterior. La Figura 33 muestra las longitudes medias de cada clase de edad y sus respectivos incrementos, para machos y hembras por separado. Hay que señalar que en el caso de hembras de más de 10 años los valores representados no se corresponden con valores medios, sino con las longitudes de los únicos individuos de los que se poseían datos.

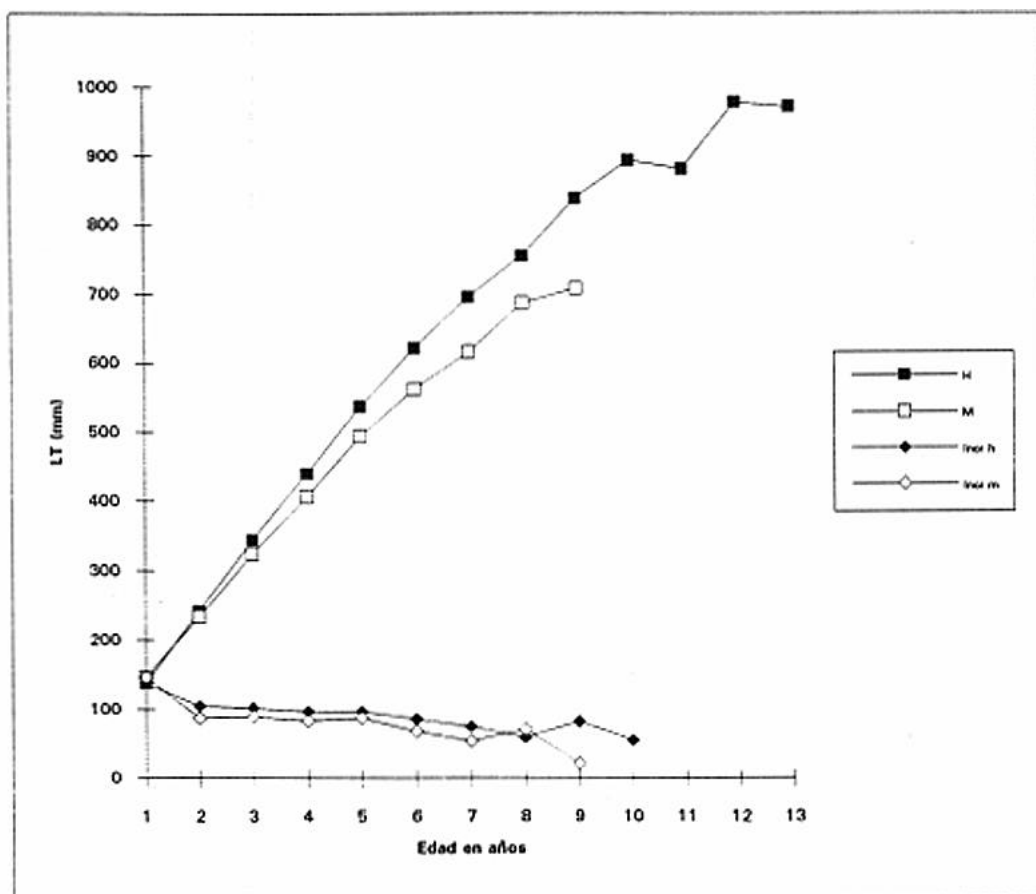


Fig. 33.- Longitudes medias de cada clase de edad (H= gembras, M= Machos) y sus respectivos incrementos de longitud (Incr h = incremento hembras, Incr m = incremento machos).

Para el primer año los machos alcanzan una talla superior a la de hembras, a partir del segundo año las tallas medias de cada clase de edad siempre serán superiores en las hembras. El descenso en la tasa de crecimiento es mínimo desde el segundo al quinto año, a partir de este momento el efecto se hace más patente, con oscilaciones en las edades más elevadas. Esta variación puede estar ocasionada por la amplia desviación de las longitudes individuales a la media de las clases de edad más alta, donde, además, el número de muestras es reducido. Es un hecho normal que cuando aumenta la edad las variaciones individuales en el crecimiento se acentúen. Pese a todo el crecimiento se mantiene elevado para todas las clases de edad.

Se encontraron diferencias significativas entre las ecuaciones de crecimiento calculadas para los dos sexos, por ello las constantes de la ecuación de Von Bertalanffy que describe el crecimiento teórico en longitud se han calculado por separado para cada sexo obteniendo los siguientes valores:

	Media	Desv. estándar	Límites de confianza	
MACHOS				
L	1438,39	129,36	1148,93	1691,85
K	0,077	0,009	0,057	0,095
t ₀	-0,412	0,074	-0,557	-0,266
HEMBRAS				
L	1583,52	114,38	1359,32	1807,71
k	0,081	0,008	0,064	0,098
t ₀	-0,066	0,073	-0,213	-0,073

IV.2.4. Relación peso-longitud y coeficientes de condición

Los resultados del análisis de covarianza realizado para detectar la influencia del sexo sobre el crecimiento en peso se muestran en la Tabla.IV.

Tabla.IV. Análisis de covarianza del peso en función de la longitud y sexo de los ejemplares ($r^2 = 0,985$).

FUENTES	Grados de libertad	Suma de cuadrados	F	p
Log LT	1	1787,2875	99999,99	0,0001
Sexo	1	0,3200	52,11	0,0001
Log LT * Sexo	1	0,4194	68,31	0,0001
Error	4365	26,8027		
Total	4368	1814,8296		

Como puede observarse la longitud, que fue considerada como covariable, explica la mayor parte del crecimiento en peso. No obstante las diferencias entre los sexos son significativas tanto para los puntos de corte (sexo) como para las pendientes (Log LT * sexo). Por se estimaron las rectas para cada sexo:

$$\text{Machos: } \log W = -2,181 + 3,015 \log LT$$

$$\text{Hembras: } \log W = -2,316 + 3,111 \log LT$$

El análisis del índice gonadosomático, como se verá en el capítulo correspondiente a reproducción, ha mostrado que las gónadas pueden representar, en las hembras, un valor medio que supone hasta el 20 % del peso corporal en el mes de febrero, cuando aún no han iniciado la freza mientras se mantiene en valores por debajo del 3 % desde que ésta ha concluido (mayo) hasta que vuelve a incrementarse el volumen ovárico (octubre). Por su parte los machos no han mostrado medias superiores al 3 % a lo largo del año. Por ello las diferencias debidas al sexo son fácilmente explicables, al menos durante el periodo de máxima gravidez de las hembras.

Para constatar si las diferencias detectadas se mantenían a lo largo del año se realizó un nuevo análisis de covarianza incluyendo el factor meses. Los resultados se muestran en la Tabla V.

Tabla V. Análisis de covarianza de la relación peso longitud en función del sexo y el mes ($r^2 = 0,987$).

FUENTES	Grados de libertad	Suma de cuadrados	F	p
Log LT	1	1787,2875	99999,99	0,0001
Sexo * mes	23	2,9236	23,06	0,0001
Log LT * sexo * mes	23	0,7961	6,28	0,0001
Error	4321	23,8224		
Total	4368	1814,8296		

Como puede observarse existen diferencias significativas tanto para la variación de los puntos de corte (sexo*mes) como para la de las pendientes (Log LT*sexo*mes) por lo que se procedió a calcular las constantes de la ecuación, separadamente para cada sexo y mes (Tabla VI).

La Figura 34 muestra la variación, para los distintos meses y sexos, de la pendiente estimada. En los dos sexos las variaciones parecen estar relacionadas con el periodo de máximo desarrollo gonadal, fundamentalmente, si bien la inflexión producida en agosto podría estar más relacionada con una disminución en la alimentación; de hecho en ese mes la tasa de estómagos con alimento descende. Las diferencias entre los sexos se acentúan en aquellos meses en que el desarrollo de las gónadas es mayor.

A la vista de los resultados obtenidos parece claro que la relación longitud - peso está influenciada por el estado gonadal, debido al desarrollo diferencial de las gónadas en cada sexo, y dado que este sufre considerables variaciones a lo largo del periodo anual.

Para poder comparar con los resultados aportados por otros autores se han estimado las ecuaciones para las longitudes ahorquillada (LTa) y la longitud estándar (LS). Estas son:

MACHOS

$$\text{Log } W = -2,051 + 2,974 \text{ LTa} \quad (r^2 = 0,985)$$

$$\text{Log } W = -1,892 + 2,932 \text{ LS} \quad (r^2 = 0,985)$$

Tabla VI. Valores de las constantes de la ecuación de regresión $\text{Log } W = \text{Log } a + b \text{ Log } L_t$ separadamente para cada sexo y mes.

	MACHOS		HEMBRAS	
	Log a	b	Log a	b
Enero	-2,375	3,153	-2,76	3,413
Febrero	-2,104	2,986	-2,357	3,152
Marzo	-2,241	3,042	-2,354	3,123
Abril	-2,122	2,973	-2,283	3,084
Mayo	-2,149	3,003	-2,243	3,085
Junio	-2,234	3,055	-2,249	3,079
Julio	-2,233	3,093	-2,233	3,09
Agosto	-2,082	2,983	-2,102	2,994
Septiembre	-2,378	3,173	-2,334	3,136
Octubre	-2,426	3,181	-2,44	3,19
Noviembre	-2,254	3,082	-2,347	3,148
Diciembre	-2,419	3,163	-2,649	3,328

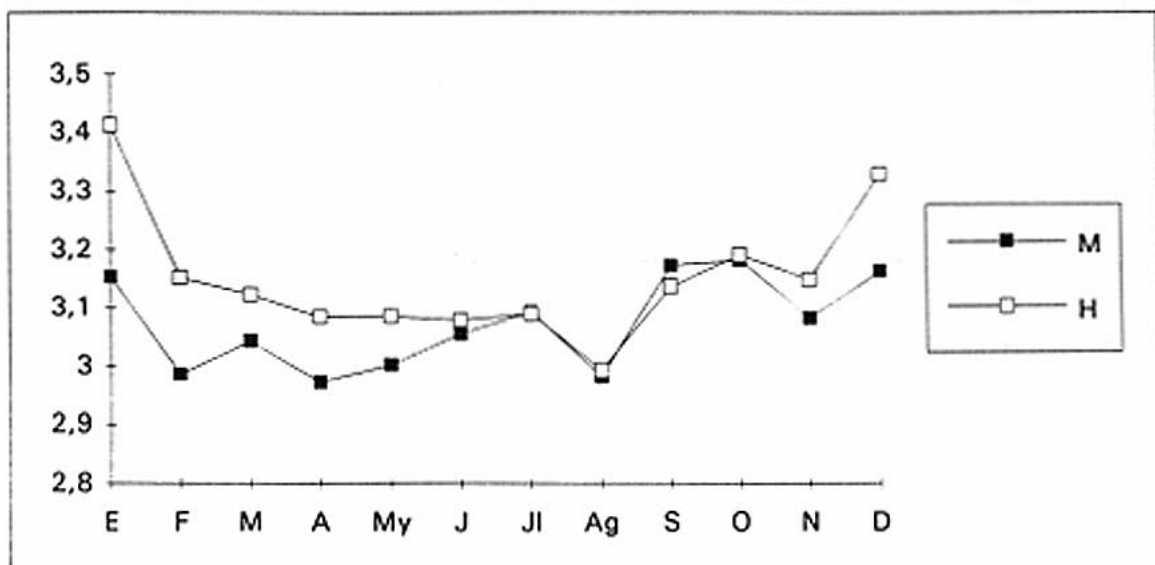


Fig. 34. Variación del coeficiente de alometría (b) pendiente de la regresión de la ecuación $\text{Log } W = \text{Log } a + b \text{ Log } L_t$, en los diferentes meses del año, separadamente para machos y hembras

HEMBRAS

$$\text{Log W} = -2,187 + 3,073 \text{ LTa} \quad (r^2 = 0,984)$$

$$\text{Log W} = -2,036 + 3,036 \text{ LS} \quad (r^2 = 0,984)$$

Por lo que se refiere al coeficiente de condición la Figura 35 (A) muestra la variación de la media en los diferentes meses. En líneas generales son inferiores los correspondientes a machos y la distancia entre las medias de cada mes se acentúa durante el periodo en que las gónadas están maduras. A partir del momento en que ha finalizado la freza (abril) se observa una recuperación del coeficiente de condición, que podría estar relacionada con la mayor ingesta de alimento que se produce durante esos meses (en términos de mayor proporción de estómagos con contenido) hasta el mes de agosto.

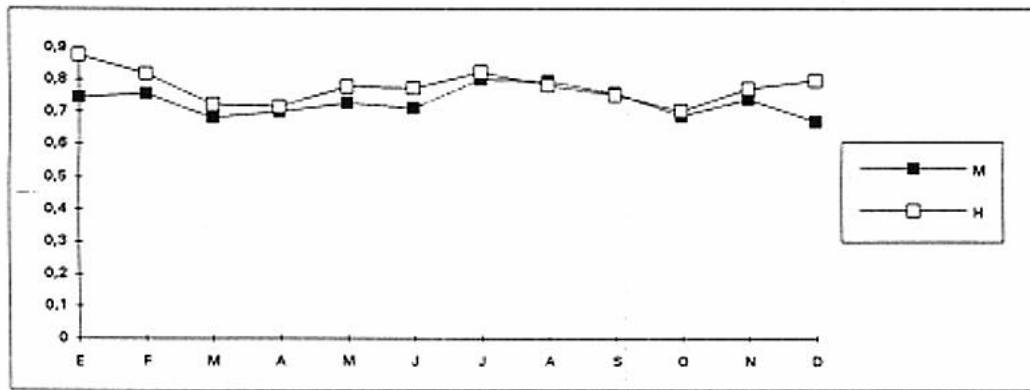
La variación del índice en función de las tallas de los ejemplares, separadamente para machos y hembras, se pueden observar en la Figura 35 (B). En los dos casos se advierte una tendencia a aumentar a la vez que lo hace la talla. En las hembras no deja de estar relacionado con el incremento en peso de las gónadas. Para éstas la relación entre el valor del coeficiente de condición y la longitud ha mostrado una relación positiva y significativa ($p < 0,01$), por lo que puede establecerse la ecuación de regresión:

$$K = 0,6514 + 0,0002 \text{ LT} \quad (r^2 = 0,123)$$

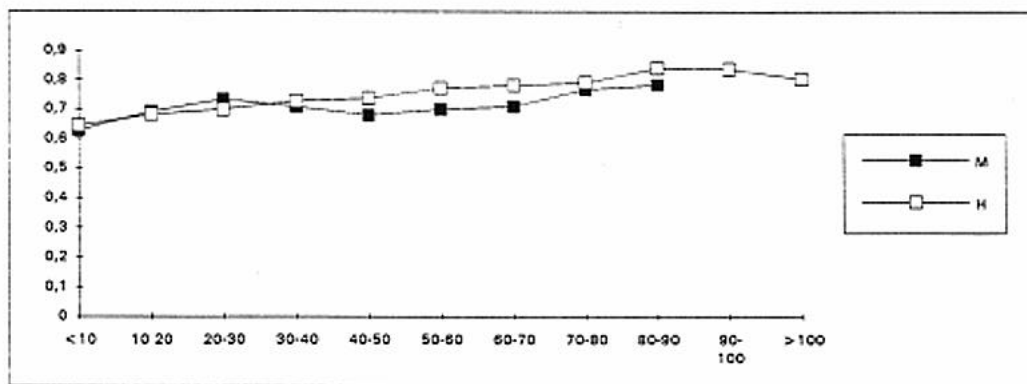
Los valores medios del índice y su desviación estándar, para cada mes y talla considerados se incluyen en el Anexo VI.

Calculado el coeficiente de condición para aquellos ejemplares que no tenían el suficiente desarrollo gonadal como para ser sexados (indiferenciados) se obtuvo un valor medio de 0,66 ($\pm 0,2$), inferior a los valores mostrados por machos y por hembras).

El coeficiente de condición relativa fue calculado para cada individuo en función del mes en que había sido capturado, pues la relación longitud - peso mostró diferencias entre meses, como se ha descrito. Calculados los valores medios para los diferentes meses y para las diferentes clases de talla establecidas se comprueba que obtiene valores próximos a la unidad. Los valores medios y las desviaciones, para cada caso se incluyen en el Anexo VII.



A



B

Fig 35 A. Variación mensual de la media del coeficiente de condición separadamente para cada sexo. **B.** Variación del coeficiente de condición en función de la talla. Se representan los valores medios para cada clase de talla considerada y sexo.

IV.2.5. Discusión

MOMENTO DE APARICION DE ESCAMAS

Por lo que se refiere a la talla de aparición de las primeras escamas es algo más tardía para los ejemplares estudiados (33,2 mm el más pequeño) que la mostrada por FRANKLIN & SMITH (1960) para los lucios de un lago de Minnesota. Estos autores encuentran las primeras escamas a los 30,5 mm. Sin embargo los ejemplares analizados en este estudio están totalmente cubiertos de escamas cuando su longitud alcanza los 59 mm, inferior a la mencionada por los autores referidos, quienes establecen en 66,5 mm la talla en que las escamas han terminado de revestir la totalidad del cuerpo. Más próxima a los resultados de este estudio es la descrita por HOLCIK (1968), 32 mm, para un embalse de la República Checa hallando ejemplares de 32 mm ya con las primeras escamas. Y algo más elevadas, 35 y 36 mm, son las tallas registradas por POUPE (1974) para el río Labe (República Checa) y FROST & KIPLING (1959) para el lago Windermere (Inglaterra), respectivamente. Por ello los resultados

encontrados en el área de estudio se sitúan entre los descritos previamente, aunque todos ellos proceden de zonas con una mayor latitud. En todo caso no superan un 10% lo que hace mínimas las variaciones

PATRON DE CRECIMIENTO ESTACIONAL

En lo que concierne al momento de formación del annulus FROST & KIPLING (1959) refieren que los annuli están formados en casi todos los individuos del lago Windermere entre finales de abril y principios de mayo, estas autoras refieren que Williams (1955) establece como periodo de formación del annuli, para el sur de Michigan desde principios de marzo a principios de junio, y en el centro y norte del mismo estado, desde finales de marzo a finales de junio. BRACKEN & CHAMP (1971) en un lago de Irlanda indican que las escamas no presentan plus de crecimiento desde febrero hasta la primera mitad del mes de abril, MANN (1976) define el periodo de formación correspondiente desde la última semana de abril a la primera de mayo y establece, como periodo de crecimiento más rápido, desde mayo a septiembre y VOSTRADOVSKY (1977) lo establece totalmente formado en el mes de mayo en un embalse de la República Checa. Por su parte ALESSIO (1983) en la cuenca alta del Po (zona septentrional de Italia), advierte la formación del annulus en los meses de enero y febrero. Es el más próximo a los resultados obtenidos para la cuenca del Esla, donde se sitúa en los meses de febrero y marzo.

En lo que se refiere al periodo de crecimiento evidenciado en las escamas el máximo se extendería entre los meses de abril a octubre. La correspondencia con la longitud de los ejemplares es muy patente para la clase de edad 0+, mostrando mayor variabilidad para los ejemplares de un año. Este tipo de comportamiento del desarrollo está de acuerdo con lo publicado por FROST & KIPLING (1968), MANN (1976) y ALESSIO (1983). Sin embargo una situación totalmente contraria es la revelada por NEUMAN *et al.* (1994) que afirma que el crecimiento es mayor en los lucios del lago glacial por ellos estudiado en la época en que están cubiertos por el hielo.

CRECIMIENTO. LONGITUD DE CADA CLASE DE EDAD

Con objeto de facilitar la comparación de los resultados obtenidos con los de trabajos realizados en otros lugares se han elaborado las Figuras 36 a 44. En cada una de ellas se exponen las longitudes medias de cada clase de edad para machos y hembras y aquellas reflejadas por los diferentes autores, referenciados en cada pié de figura. En la elaboración de cada representación se han adaptado los resultados de este trabajo a las respectivas longitudes (LT: longitud total, LTa: longitud ahorquillada o LS: longitud estándar) utilizadas en los trabajos citados.

Es pauta habitual que las hembras alcancen longitudes mayores que los machos para la misma clase de edad. Estas diferencias, cuando existen, son mínimas en las primeras edades y se acentúan a medida que transcurre el tiempo. Así puede advertirse en lo referenciado por MUNRO (1957), BUSS & MILLER (1961), FROST & KIPLING (1959, 1967), CALDERONI (1965), BRACKEN & CHAMP (1971), PRIEGEL & KROHN (1975), MANN (1976), WOLFERT & MILLER (1978), CRAIG & SMILEY (1986) y WRIGHT (1990) .

Los resultados obtenidos en el presente estudio muestran que en el primer año la talla media de los machos es ligeramente superior a la de las hembras, mientras para las siguientes clases de edad fueron siempre mayores los valores medios alcanzados por éstas, hecho coincidente con lo afirmado por CALDERONI (1965), WOLFERT & MILLER (1978), CRAIG & SMILEY (1986) y WRIGHT (1990).

Las diferencias de las medias de longitud para cada clase de edad son significativas a partir del tercer año. Las situaciones que revelan otros trabajos, a este respecto, son diversas. Así TREASURER *et al.* (1992) no encuentran diferencias entre sexos, en uno de los lagos estudiados, mientras en el otro comienzan a diferenciarse a partir del tercer año. ALESSIO (1983), concluye que los machos superan la longitud alcanzada por las hembras hasta los cinco años, momento en que la situación se invierte, aún cuando las diferencias solo alcanzan significación en el tercer y cuarto años.

De forma general cabe señalar que, en los resultados que se exponen, los individuos de uno y dos años de edad presentaron longitudes medias inferiores a las obtenidas por otros autores. Sin embargo revelan un crecimiento superior en las edades siguientes, lo que hace que, en ocasiones, no solo alcancen sino que sobrepasen los valores aportados por las referencias citadas.

Si observamos las tallas alcanzadas por los lucios de la cuenca del Esla solo superaron, para todas y cada una de las edades, las descritas por MUNRO (1957) para un lago escocés (Fig. 37). Son, sin embargo, muy próximos a los descritos por ALESSIO (1975 b) (Fig 43) para la cuenca alta del Po (Italia) y ligeramente inferiores a los mostrados por CALDERONI (1965) en el lago Trasimeno (Italia) (Fig. 44).

Esto puede evidenciar una estrecha relación entre la alimentación del lucio y su crecimiento. MUNRO (1957) y ALESSIO (1975 b), como se en el apartado correspondiente a alimentación, advierten la elevada presencia de invertebrados en la dieta de sus ejemplares. En la zona objeto del presente estudio éstos son presa dominante hasta los 40 cm de longitud. A partir de esta talla los peces comienzan a destacar en importancia en la dieta; correspondería a los cuatro años de edad (40,6 y 44 cm de longitud media, para machos y hembras respectivamente).

De esta forma, cuando el aporte de los vertebrados aumenta les permite incrementar su crecimiento y pueden aproximarse a las tallas registradas por otros autores. En el momento en que la dieta se hace totalmente ictiófaga (60 cm que correspondería a seis años en las hembras

y siete en los machos) pueden seguir sosteniendo incrementos anuales de longitud importantes. A este respecto DIANA (1987) observa que la inclusión de peces en la dieta eleva el rendimiento energético del alimento y por tanto puede tener un significativo efecto en el crecimiento y PROKES (1993) refiere que debido al elevado gasto energético que supone la captura de pequeñas presas (invertebrados) los alevines de lucio recurren al canibalismo y a la predación sobre otras especies de peces .

El hecho de que la zona de estudio haya sido recientemente colonizada por esta especie y aún continúen en expansión, la disponibilidad de una comunidad de peces en la que todas las especies presentes están incluidas en su espectro alimentario, la escasa incidencia de depredadores y la moderada presión pesquera posibilitan que la población de lucio estudiada pueda seguir manteniendo un elevado crecimiento a edades avanzadas.

Así, cuando alcanzan los tres años, las tallas medias para los dos sexos, superan las aportadas por PENZACK *et al.* (1986) (Fig. 44) en un estudio sobre dos ríos de Polonia. A partir de los cuatro años han rebasado las longitudes mostradas por SNOW & BEARD (1972) en un lago de Wisconsin (Fig. 36) y se aproximan a los aportados por LE LOUARN & BAGLINIERE (1985) (Fig. 42) para el curso alto del río Scorf, en Francia y a aquellos que refiere WRIGHT (1990) para el lago Main (Inglaterra) (Fig. 40).

A partir de los cinco años revelan un crecimiento que les lleva a superar las tallas que CRAIG & SMILEY (1986) hallaron en los tres lagos canadienses de su estudio (Fig. 41). A los seis y siete años su longitud es similar a la que DAUBA (1981) (Fig. 38) encontrara en Francia en el embalse de Luzech. Los machos de 8 y 9 años se aproximan a los de la misma edad de PRIEGEL & KROHN (1975) correspondientes a varios lagos de Wisconsin (Fig. 36).

En el extremo opuesto a los resultados expuestos, con crecimientos muy altos en las primeras clases de edad, cabe señalar que, cuando los autores estudian simultáneamente la composición de la dieta, coincide con aquellos casos en que la ictiofagia es precoz. Así FROST (1954) denota la alimentación basada en carpa desde las tallas más pequeñas (35 mm) en el lago Windermere, donde se han realizado los estudios posteriores (FROST & KIPLING (1959, 1967) (Fig. 39). PRIEGEL & KROHN (1975) advierten el piscivorismo desde los 50 mm, MANN (1976) (Fig. 42) refleja la presencia de invertebrados hasta tallas elevadas, pero con abundancia únicamente estacional y WOLFERT & MILLER (1978) (Fig. 37) y LE LOUARN & BAGLINIERE (1985) encuentran peces como alimento exclusivo.

Pero en cualquier caso el crecimiento del lucio muestra una enorme variabilidad. Así FROST & KIPLING (1967) encuentran cambios en el crecimiento cuando la población ha sido sometida durante 20 años a sobrepescas que afectan fundamentalmente a grandes ejemplares. Se produce un incremento del crecimiento, que es mayor para los de mayor edad.

Tallas muy superiores a las registradas en la cuenca del Esla son las mostrados por SNOW (1974) (Fig. 38), PARAGAMIAN (1976) (Fig. 43), VOSTRADOWSKY (1977) (Fig. 44), KEMPINGER & CARLINE (1978) (Fig. 36), PIVNICA (1991) (Fig. 44) y NEUMANN *et al* (1994)

(Fig. 37). También superiores, pero con menor distancia los aportados por GEE (1978) (Fig. 39), OLIVA & NAIKSATAM (1979) (Fig. 42), quienes también encuentran crecimientos altos en las clases de edad más elevadas y CERNY (1992) (Fig. 44).

No obstante el crecimiento del lucio en los lagos y embalses que han sido objeto de estudio revela un mayor crecimiento del lucio que el que alcanza en los ríos, como ya señalara BRACKEN (1973) y, a excepción de los casos señalados y ya citados.

No se puede obviar la comparación con los resultados mostrados por GUTIÉRREZ - CALDERÓN (1951), que ofrece las longitudes máximas alcanzadas por los primeros ejemplares nacidos de los huevos embrionados introducidos. Así este autor refiere como en el Estanque de los Chinescos (Aranjuez), que sirvió de centro de eclosión a los primeros huevos embrionados introducidos y mantenimiento posterior de los ejemplares que se utilizarían como reproductores, a partir de los cuales se produciría semilla para traslocar a diferentes lugares de la geografía española, alcanzaron los 12 cm de longitud en menos de dos meses (a los 50 días). Como contraste en la cuenca del Esla ejemplares de dos meses mostraron tallas de 5,5 cm (AGÚNDEZ, 1986).

Un trabajo posterior del mismo autor (GUTIÉRREZ-CALDERÓN, 1954) describe tallas, en el estanque mencionado, de 45 cm al año de su introducción y 70 cm cuando tienen dos años. Pero se trata de ejemplares que están sometidos a condiciones de cultivo intensivo. El mismo autor refiere que el estanque fue acondicionado y abonado previamente, para que existiera abundante alimento para los juveniles y como fueron alimentados conforme a su desarrollo con presas adecuadas. A los seis meses alcanzaron tallas que oscilaban entre 20 y 50 cm. Sobre los ejemplares que conservó en el estanque citado obtuvo medias de longitudes de 45 cm al año, 70 cm a los dos años, superando los 80 cm en el tercero y a los cuatro años alcanzaron los 90 cm.

El mismo autor (GUTIÉRREZ-CALDERÓN, 1969) indica las longitudes que han alcanzado en algunas de las masas de agua en que fueron introducidos y así refiere como a los 7 meses en el embalse Valungo (Badajoz) se capturó un ejemplar de 53 cm. A los 11 meses de su introducción se capturó un ejemplar de 54 cm en el Guadalquivir. En una charca de Cáceres un individuo con dos años midió 65 cm, en el Lago Bañolas (Gerona) se pescaron dos lucios: uno con 52 cm de un año y otro de 97 cm de tres años. En el Tajo se capturaron un ejemplar de tres años con 87 cm y uno de cuatro con 95. De igual forma refiere otras capturas aisladas en diversos lugares donde fueron introducidos. Todos ellos son datos que proceden de registros aisladas, no de un seguimiento de las poblaciones en cada caso.

Ello induce a interpretar los resultados obtenidos como un efecto, en el caso de los ejemplares de Los Chinescos, de las condiciones de cultivo a que estaban sometidos aquellos ejemplares, y en el resto de las ocasiones como producto de unas condiciones puntuales y propias de cursos de agua meridionales con un grado de eutrofia que permite mantener unas presas ícticas potenciales que posibilitaron tales desarrollos.

En la misma línea MARTÍNEZ (1985) atribuye el espectacular crecimiento de los primeros años posteriores a la introducción al hecho de que fueron introducidos en masas de agua "repletas de ciprínidos que no tenían otra especie depredadora", pero también alude a que los crecimientos van disminuyendo a medida que transcurre el tiempo desde el momento de su introducción. Describe para 1970, en el embalse de Santillana tallas de 38,3, 47, 58,8 y 60,7 cm respectivamente para las edades de 1 a 4 años, lo que coincide con buen número de los trabajos referenciados de países de distribución natural de la especie. Relata como a medida que esta especie proliferaba y diezaba las poblaciones de peces que le servían de alimento se reducía su crecimiento.

La elevada similaridad con los resultados obtenidos en Italia por CALDERONI (1965) y ALESSIO (1975 b) parece evidenciar la influencia, dentro de la región Paleártica, de la proximidad latitudinal y climática. La proximidad a los datos de MUNRO (1957) es difícil de interpretar por tratarse de un lago truchero en el que esta especie desaparece después de la introducción del lucio no solo del lago sino de su río tributario. Por ello el lucio es la única especie íctica presente en el medio y el grado de canibalismo alcanzado puede indicar una elevada competencia intraespecífica.

En cuanto se refiere a la longitud teórica máxima (L), los elevados valores alcanzados no son sino un reflejo del crecimiento sostenido durante todas las clases de edad. Para hembras ha sido estimada en 158 cm y para machos en 144 (LT).

SCHINDLER (1975) considera esta longitud en 160 cm, ligeramente superior a la calculada para la cuenca del Esla. NEUMANN *et al.* (1994) calculan 147 cm la longitud máxima para las hembras del lago de Dakota del Sur, también como consecuencia de similares incrementos de longitud entre las medias de talla para cada edad, hecho que también ocurre en la cuenca del Esla.

Transformadas las longitudes totales en longitud ahorquillada, para permitir la comparación con los autores que utilizan dicha longitud, la L obtendría valores de 152 y 138 cm para hembras y machos respectivamente. Expresados en esta longitud los resultados comparables son los aportados por HEALY (1956) quien refiere 141 cm, como puede advertirse en la Figura 40, también en este caso las clases de edad más altas mantienen tasas de crecimiento elevadas. FROST & KIPLING (1967) estiman que la longitud máxima para las hembras se aproximarían a 94 y 116 cm para los dos periodos estudiados, mientras para los machos serían 69 y 77 cm.

MANN (1976) calcula longitudes de 100 y 115 cm para las hembras y 77 y 110 cm para los machos, de los ríos Stour y Frome (Inglaterra) respectivamente. Por su parte CRAIG Y SMILEY (1986) obtienen tallas máximas muy inferiores, entre 70 y 80 cm para las hembras y próximas a los 60 cm para machos, en los lagos canadienses estudiados, mientras TREASURER *et al.* (1992), en un estudio sobre dos lagos escoceses estiman que las hembras podrían superar los 110 cm mientras los machos no excederían los 60.

WRIGHT (1990) refiere que la longitud estándar de los lucios por él estudiados en el lago Main alcanzarían el crecimiento teórico máximo a los 125 y 80 cm (respectivamente para hembras y machos) y que en el lago St. Peter las tallas máximas estimadas son 73 y 69 cm. En este estudio las longitudes estándar serían 142 y 129 cm, superiores a las aportadas por dicho autor.

A la vista de estos resultados puede advertirse que las asíntotas calculadas para las curvas de crecimiento son, en términos generales, más elevadas que las referidas por los autores mencionados.

También estas longitudes distan de las tallas de los individuos más grandes capturados durante el periodo de estudio. No obstante REGUERAS (1995) en un estudio sobre capturas de pescadores profesionales en el río Esla, cita dos ejemplares de 20 y 26 Kg. A partir de la relación longitud - peso aquí elaborada, el primero de ellos tendría una longitud de 133 o 141 cm (la primera aplicando la ecuación propuesta para machos y en el segundo caso para hembras) y el ejemplar de 26 Kg podría medir, en función de la misma relación 145 o 154 cm. Paralelamente se afirma que han sido capturados lucios de hasta 150 cm pero esto debe tomarse con las debidas reservas hasta ser corroborados convenientemente. Estos hechos confirmarían las previsiones de la ecuación teórica, aún cuando deben considerarse como excepcionales.

Las constantes de las ecuaciones de crecimiento propuestas (k) son notablemente más bajas que las obtenidas por otros autores, lo que indica que los lucios de la cuenca del Esla se aproximan muy lentamente a la asíntota de la curva.

Los valores obtenidos para k han resultado ser 0,077 para los machos y 0,081 para las hembras. Los datos más bajos referidos en otros trabajos han sido los de CRAIG & SMILEY (1986) que obtiene valores de 0,16 para machos y 0,13 en hembras del lago Wolf (Canadá) y WRIGHT (1990) que estima, para el lago Main (Inglaterra) 0,21 en machos y 0,12 en hembras. Por encima de los señalados están los citados por FROST & KIPLING (1967) y MANN (1976). En todos los casos las longitudes de las primeras clases de edad son muy superiores a las calculadas para la cuenca del Esla.

Por lo que se refiere a la longevidad, FROST & KIPLING (1967) mencionan una hembra de 17 años y dos machos de 16, SNOW & BEARD (1972) encuentran el ejemplar de mayor edad con 12 años, en el extremo opuesto BRACKEN (1973) refiere como rara vez encuentra ejemplares de más de 4 años. MANN (1976) registra en el río Stour hembras de 9 años y machos con 10, mientras en el Frome las hembras más longevas alcanzaron los 12 y los machos 5. RAAT (1988) considera que las hembras viven más años, 12 o 13 como máximo, pero los machos alcanzarían su máximo en 5 o 6. WRIGHT (1990) presenta hembras de 13 años y machos de hasta 9. Idénticos a estos últimos son los resultados del presente estudio; la mayor edad alcanzada fue de 13 años por las hembras y 9 por machos.

RELACION PESO-LONGITUD Y COEFICIENTES DE CONDICION

Para comparar los valores del coeficiente de alometría (b en la ecuación que relaciona el peso y la longitud) calculados en el presente estudio con los aportados por otros autores se ha tenido en cuenta el periodo del año y el sexo de los ejemplares, cuando estos datos son señalados en los trabajos referidos. También se ha considerado la longitud utilizada.

Valores muy próximos son los mencionados por MUNRO (1957) en un lago de Escocia, HOLCICK (1978) en un embalse de Eslovaquia, MANN (1976) en un río del sur de Inglaterra, para el conjunto de machos y de hembras porque las variaciones estacionales no coinciden, LE LOUARN & BAGLINIERE (1985) en un río francés, PENCZAK *et al.* (1986) en dos ríos de Polonia y PROKES (1993) en un embalse de la Rep. Checa. También es muy coincidente con el valor del coeficiente de la ecuación standard propuesta por WILLIS (1989) realizada sobre 23 poblaciones de lucio de Estados Unidos y Canadá.

Ligeramente inferior es la constante mostrada por CALDERONI *et al.* (1980) en un lago de Italia, para los dos sexos. Por el contrario son superiores, en términos generales, los coeficientes calculados por FROST & KIPLING (1967) en un lago inglés, ALESSIO (1975) para dos cuencas fluviales de Italia, PARAGAMIAN (1976) en un río de Wisconsin, KEMPINGER Y CARLINE (1978) en un lago de Wisconsin, WRIGHT (1990) en un estudio sobre lagos ingleses y PIVNICKA (1991) en un embalse de la Rep. Checa.

No puede deducirse por ello ningún comportamiento biogeográfico.

Los resultados obtenidos en este trabajo son, para el total de los ejemplares, muy próximos al valor teórico tres, si bien, como ya se ha descrito en el apartado de resultados, las variaciones están muy influenciadas por el estado gonadal. Por ello las diferencias a lo largo del año son más acusadas en las hembras.

El coeficiente de condición es inferior al mostrado por HOLCICK (1968) en un embalse de la República Checa y superior al referido por BAUCHOT & BAUCHOT (1978).

La condición relativa, por su parte, se muestra más constante, en torno al valor 1, tanto para los meses como para las clases de talla consideradas. No ocurre así con los resultados obtenidos por MANN (1976) quien encuentra variaciones de la media a lo largo de los meses del año.

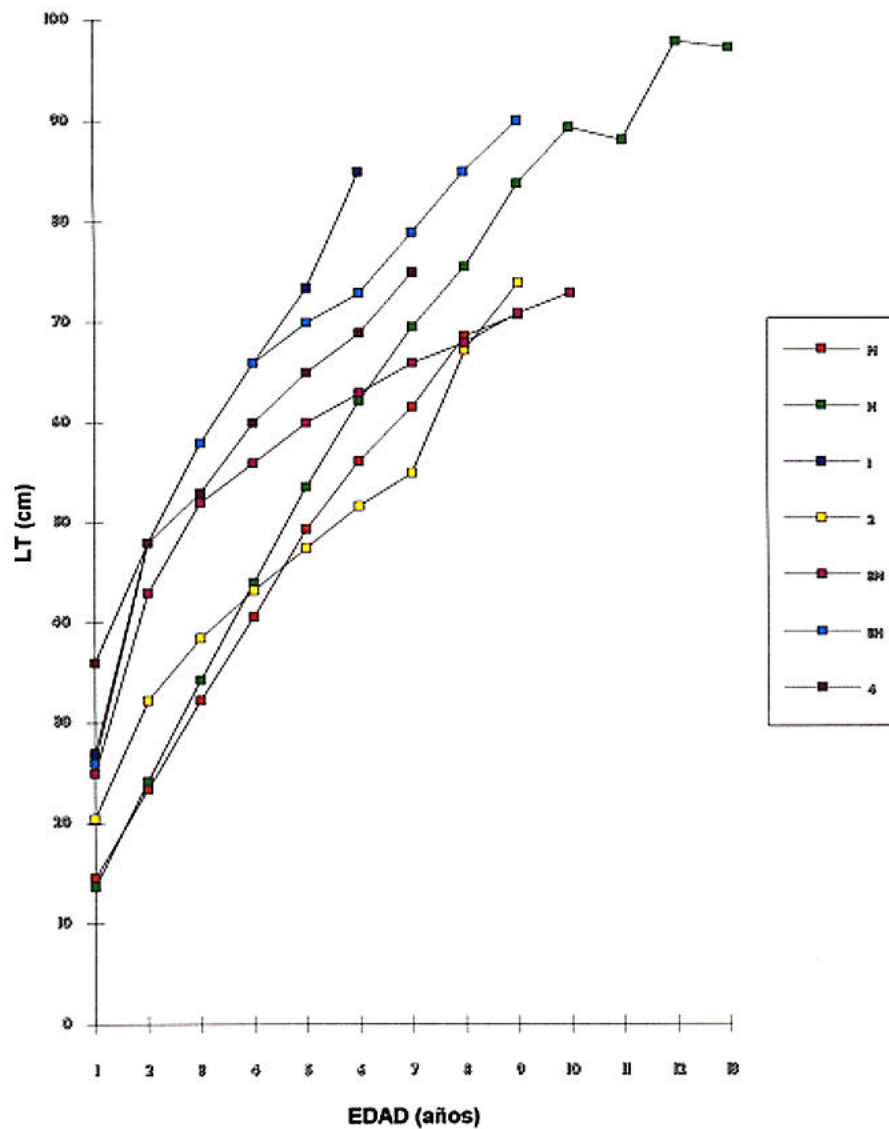


Fig 36.- Comparación de las longitudes medias obtenidas en el presente estudio (M=Machos, H=Hembras) con los resultados de diversos autores:

1. BUSS & MILLER (1961): media de cuatro lagos de Pennsylvania.
2. SNOW & BEARD (1972): Buck Lake, Wisconsin. Medias de los años 1961 a 1969
3. PRIEGEL & KROHN (1975): Lagos de Wisconsin; M=Machos y H=Hembras.
4. KEMPINGER & CARLINE (1978): Lago Escanaba, Wisconsin.

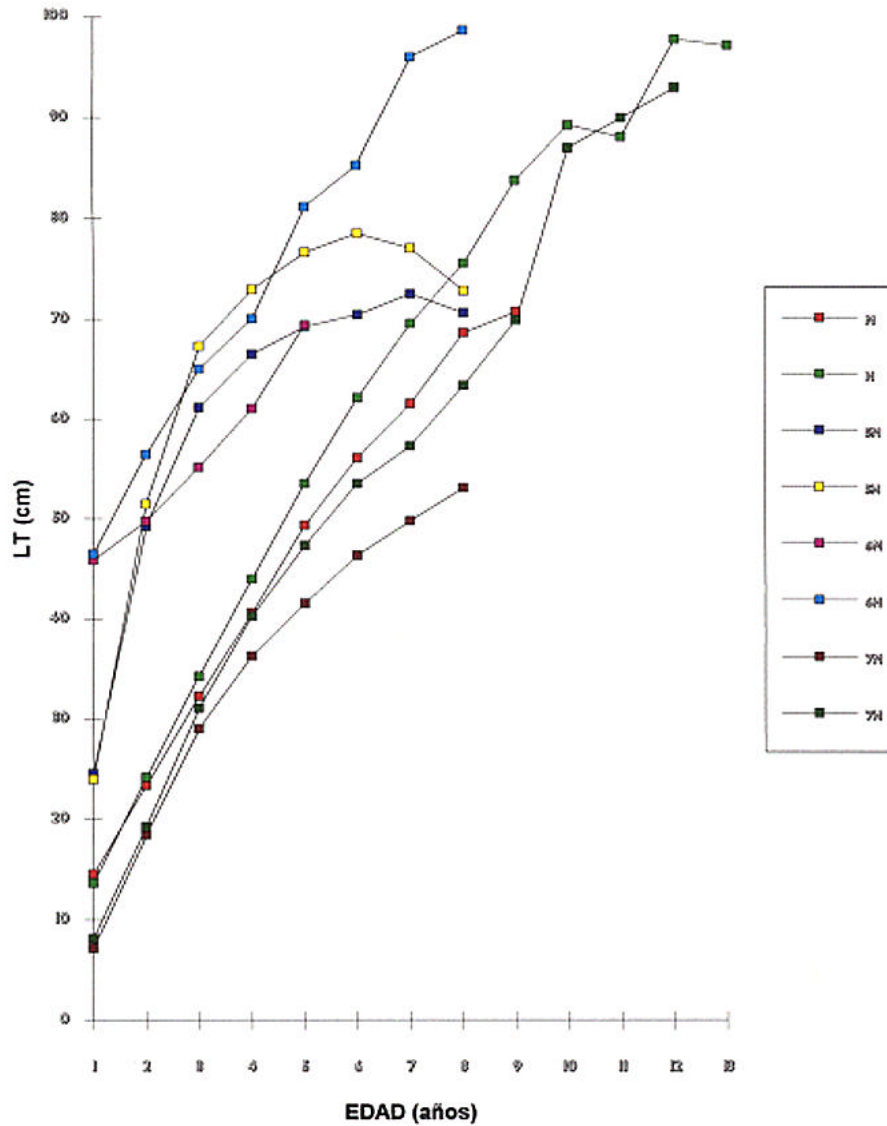


Fig 37.- Comparación de las longitudes medias obtenidas en el presente estudio (M=Machos, H=Hembras) con los resultados de diversos autores:

5. WOLFERT & MILLER (1978): Lago Ontario; M=Machos, H=Hembras.

6. NEUMANN *et al.* (1972): Lago de Dakota del Sur ; M=Machos, H=Hembras.

7. MUNRO (1957): Lago de Escocia; M=Machos y H=Hembras.

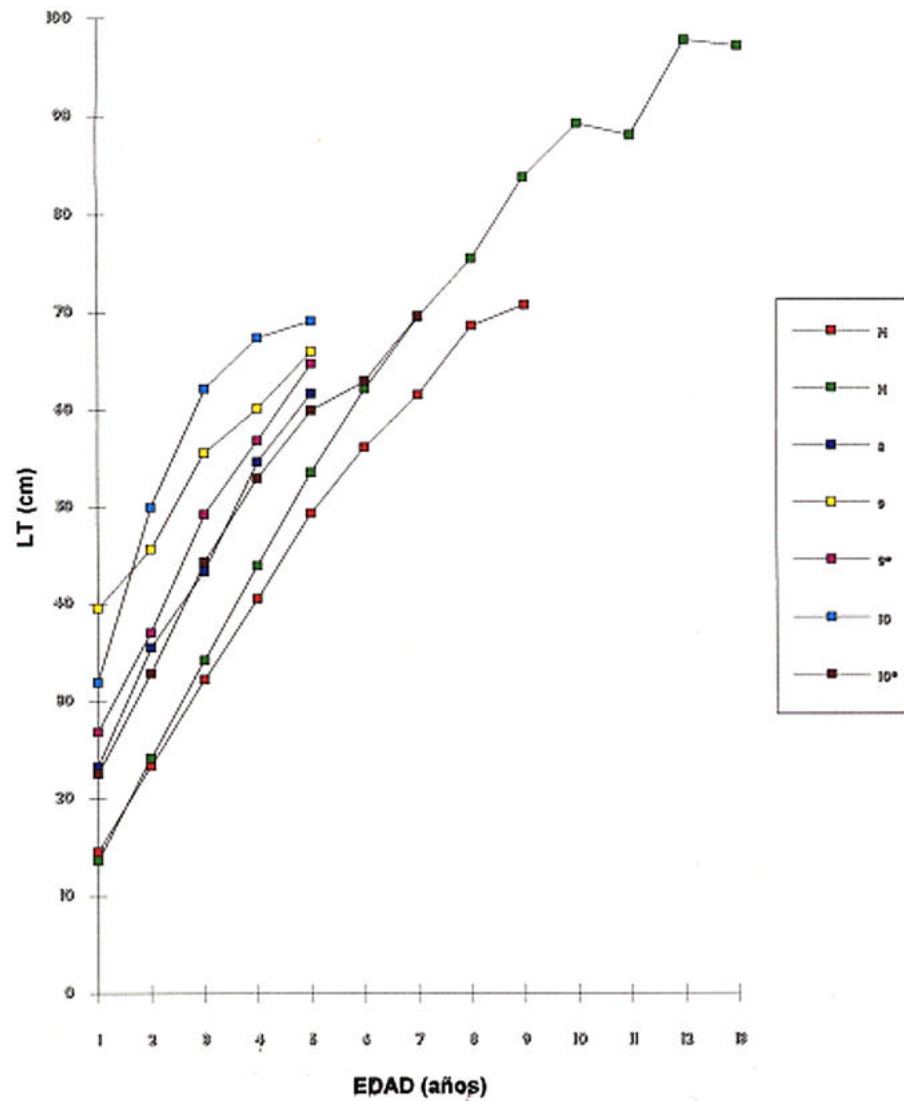


Fig 38.- Comparación de las longitudes medias obtenidas en el presente estudio (M=Machos, H=Hembras) con los resultados de diversos autores:

8. BOËT & LE LOUARN (1985): Lagos y embalses de la Bretaña Francesa

9. SNOW (1974): Embalse de Wisconsin; 9 = nativos, 9* = repoblados.

10. DAUBA (1981): Dos embalses de la Bretaña Francesa; 10=Chastang, 10* = Luzech.

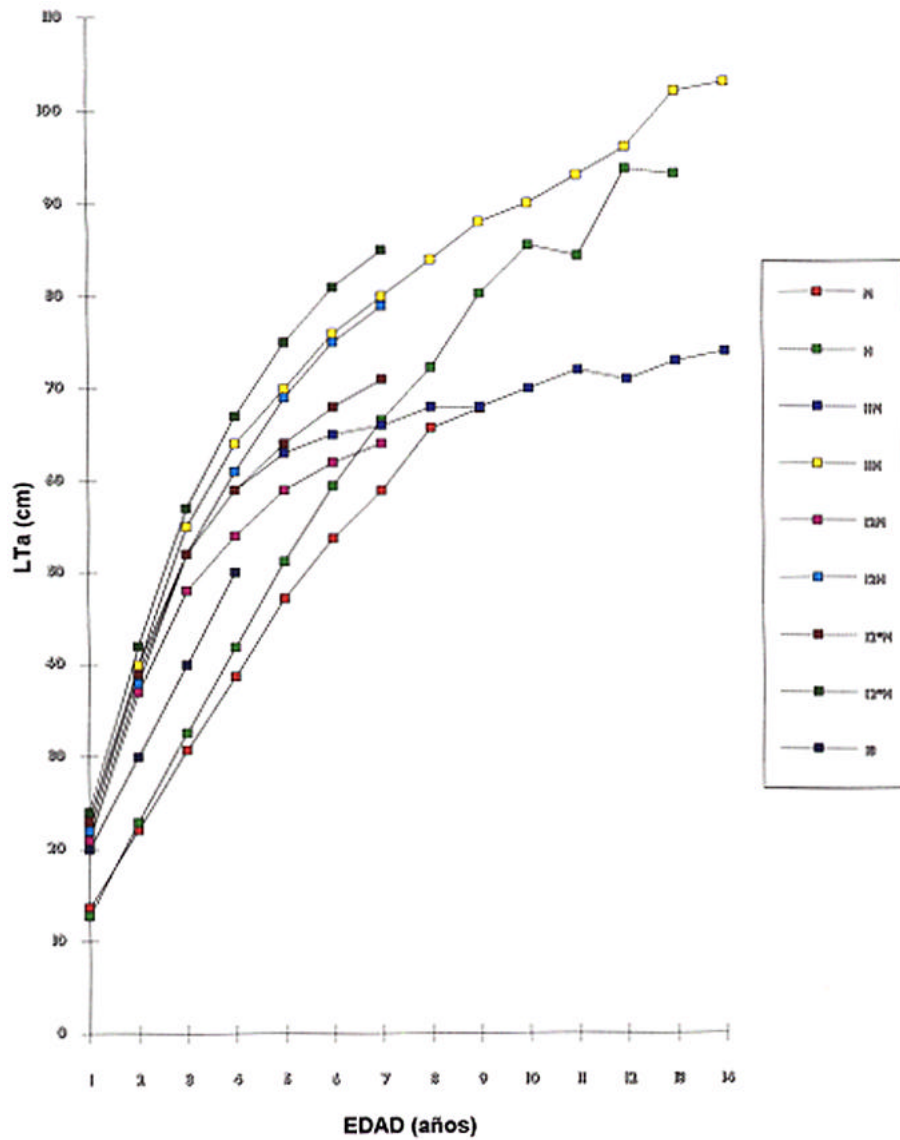


Fig 39.- Comparación de las longitudes medias obtenidas en el presente estudio (M=Machos, H=Hembras) con los resultados de diversos autores:

11. FROST & KIPLING (1959): Lago Windermere U.K. años 1946 y 47; M= Machos, H=Hembras.

12. FROST & KIPLING (1967): Lago Windermere U.K.; 12 = datos años 1930-38; 12* datos 1951-55; M= Machos, H=Hembras.

13. GEE (1978): Lagunas (graveras) S.E. Inglaterra.

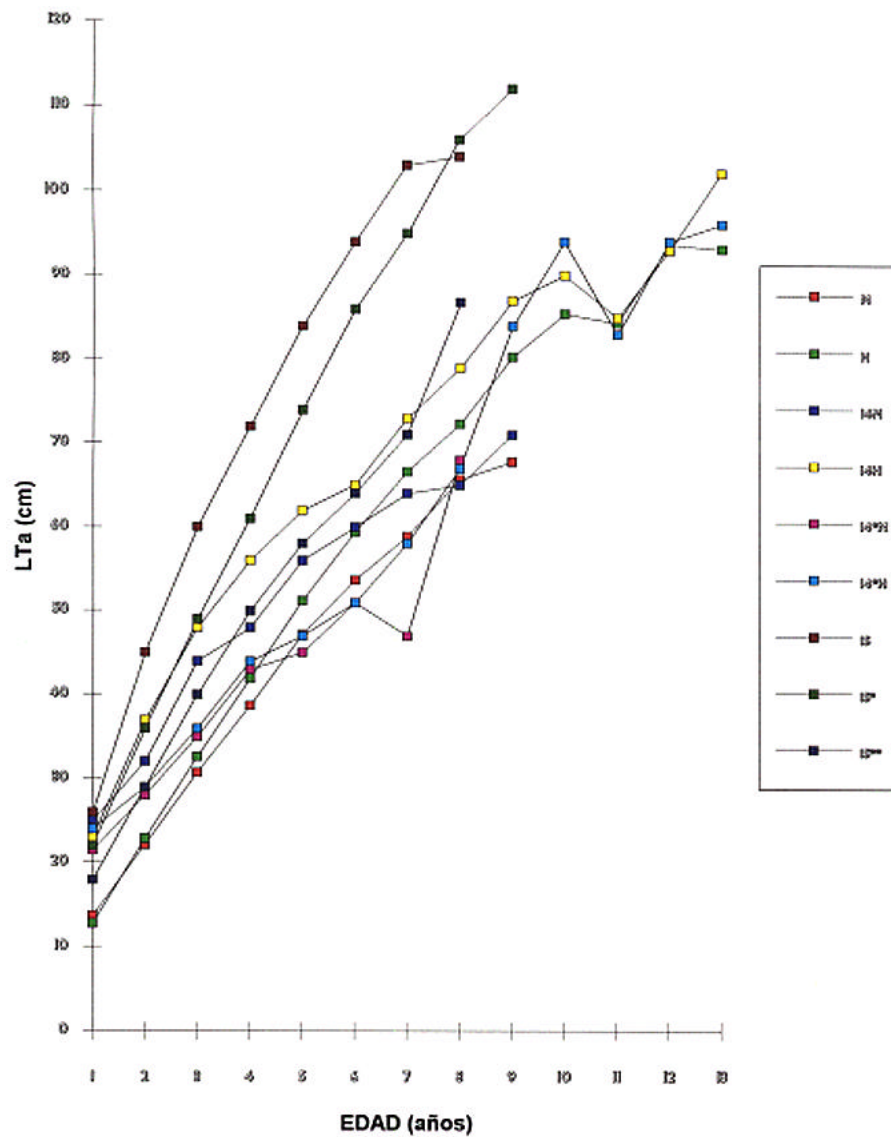


Fig 40.- Comparación de las longitudes medias obtenidas en el presente estudio (M=Machos, H=Hembras) con los resultados de diversos autores:

14. WRIGHT (1990): Lagos U.K. 14: Main Lake, 14* St. Peters; M=Machos, H=Hembras.

15. HEALY (1956): Lagos Irlanda. 15: Lough Rea, 15*: Lough Glore, 15** Baragrow Lake.

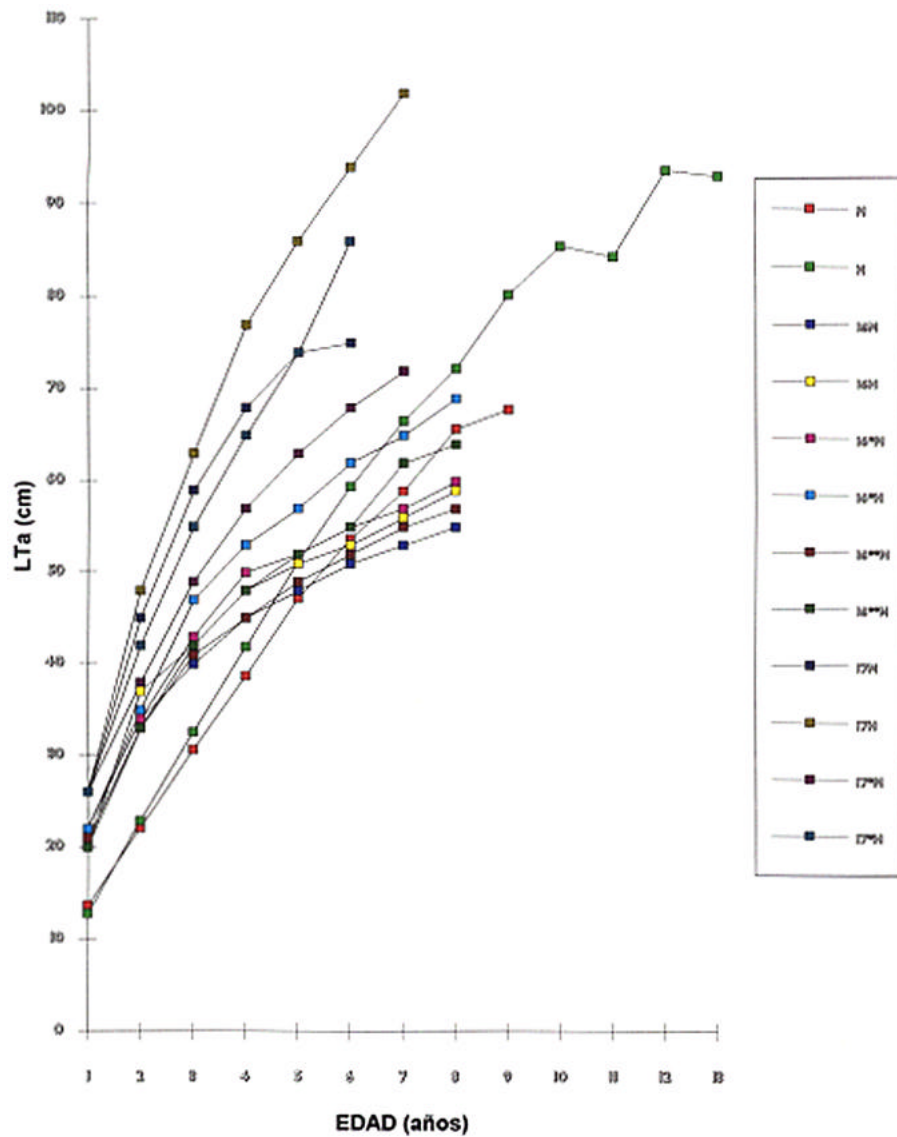


Fig 41.- Comparación de las longitudes medias obtenidas en el presente estudio (M=Machos, H=Hembras) con los resultados de diversos autores:

16. CRAIG & SMILEY (1986): Lagos Alberta. 16: Ethel, 16*: Marie y 16**: Wolf; M=Machos, H=Hembras.

17. BRACKEN & CHAMP (1971): Lough Corrib, 17*=Lough Sillan; M=Machos, H=Hembras.

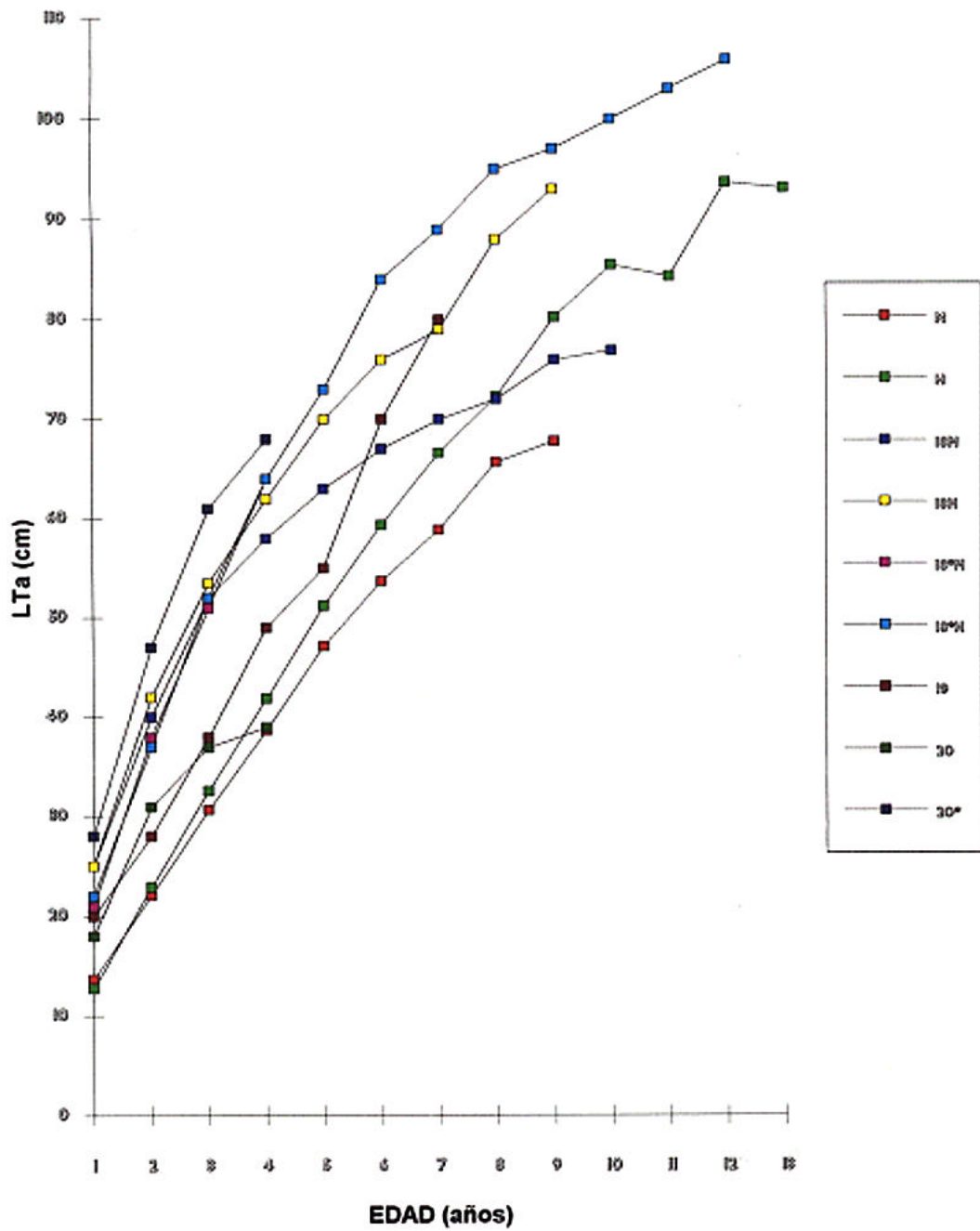


Fig 42.- Comparación de las longitudes medias obtenidas en el presente estudio (M=Machos, H=Hembras) con los resultados de diversos autores:
 18. MANN (1976):Ríos Inglaterra. 18: Río Stour, 18*: Río Frome; M=Mach-s, H=Hembras.
 19.OLIVA & NAIKSATAM (1979): Río Dunajec (Rep. Checa)
 20. LE LOUARN & BAGLINIERE (1985): Río Scorff, 20=curso alto; 20*=curso bajo.

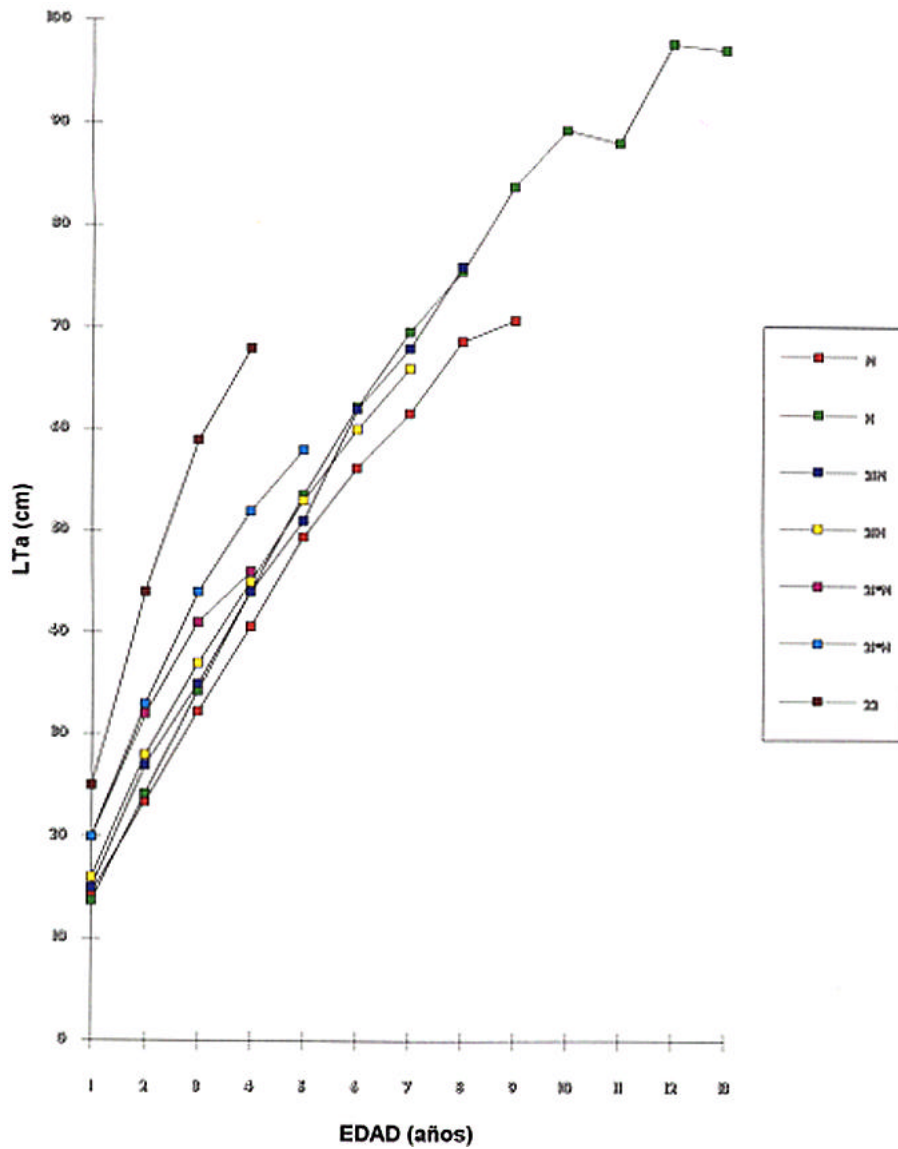


Fig 43.- Comparación de las longitudes medias obtenidas en el presente estudio (M=Machos, H=Hembras) con los resultados de diversos autores:
 21. ALESSIO (1975):Cuenca del Po. Italia 21: Lomellina, 21*: San Gaetano (M=Machos, H=Hembras).
 22.PARAGAMIAN (1976): Río Plover. Wisconsin.

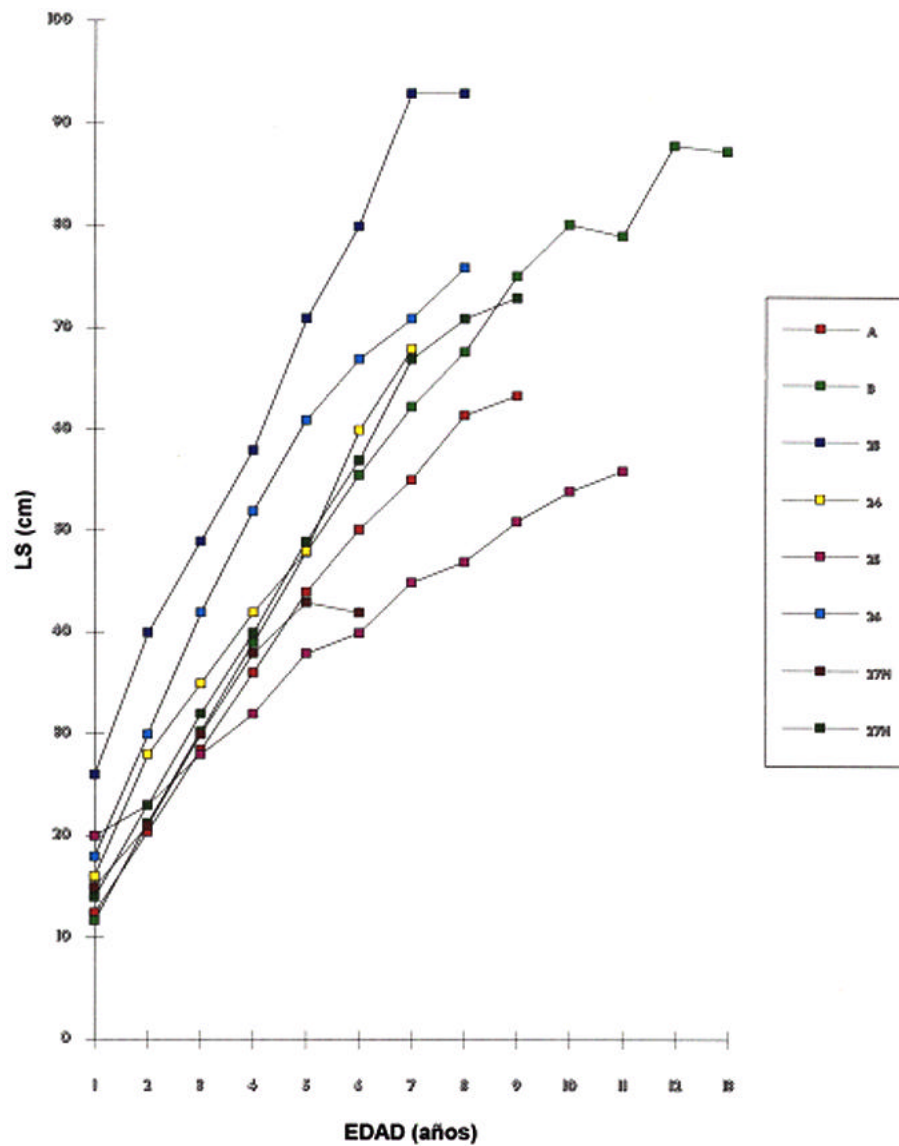


Fig 44.- Comparación de las longitudes medias obtenidas en el presente estudio (M=Machos, H=Hembras) con los resultados de diversos autores:

- 23. VOSTRADOVSKY (1977): Embalse Rep. Checha.
- 24. CERNY (1992): Eslovaquia, zona de inundación Danubio.
- 25. PENCZAK *et al.* (1986). Dos ríos norte de Polonia.
- 26. PIVNIKA (1991). Embalse Rep. Checha.
- 27. CALDERONI (1965). Lago Trasimeno. Italia, M=Machos, H=Hembras.

IV.3. REPRODUCCION

IV.3.1. Diferenciación sexual de los ejemplares

No ha sido posible la determinación del sexo de todos los individuos por el escaso desarrollo que presentaban sus gónadas en 61 ejemplares, lo que representaba el 1,36% del total de ejemplares.

Se trataba de individuos fundamentalmente de talla inferior a 10 cm. De los 66 ejemplares capturados de talla inferior a la mencionada solo el 19,6% pudieron ser sexados. Por el contrario el de mayor longitud que no pudo ser sexado medía 14,6 cm. De 10 a 14,6 cm se capturaron 170 ejemplares y en este rango de longitudes el 92,4% ya pudo ser sexado. Por encima de esta talla el sexado, basado en el examen de las gónadas, no ofreció dificultades.

IV.3.2. Relación entre sexos

La mayoría de los autores expresan el sex-ratio, o relación entre sexos de una población, como la fracción del número de machos entre el número de hembras. Sin embargo algunos otros como CASSELMAN (1975) y ALESSIO (1983) expresan esta relación en orden contrario (número de hembras por macho) e incluso como porcentaje de ambos sexos.

Los resultados de este estudio se expresan de la forma descrita en primer lugar y como la mayoría de los autores (RAAT, 1988).

El total de los ejemplares utilizados en los análisis del sex-ratio en la presente memoria es de 4.379 sexados del período 1982 - 1987, correspondiendo 2291 a machos y 2088 hembras. El sex-ratio (índice de machos / hembras) es de 1,1 o si se prefiere 1,1:1. Este valor próximo a la unidad variaba a lo largo del año (Fig. 45) entre un mínimo de 0,63 y un máximo de 1,65 correspondiendo el primero al mes de febrero y el segundo valor al de abril. Los valores por debajo de la unidad se registraban además de en febrero, en los meses de julio y noviembre. Valores próximos a la unidad en enero, marzo, septiembre y octubre. En tanto que son claramente superados (número de machos dominante) en abril, mayo, junio, agosto y diciembre.

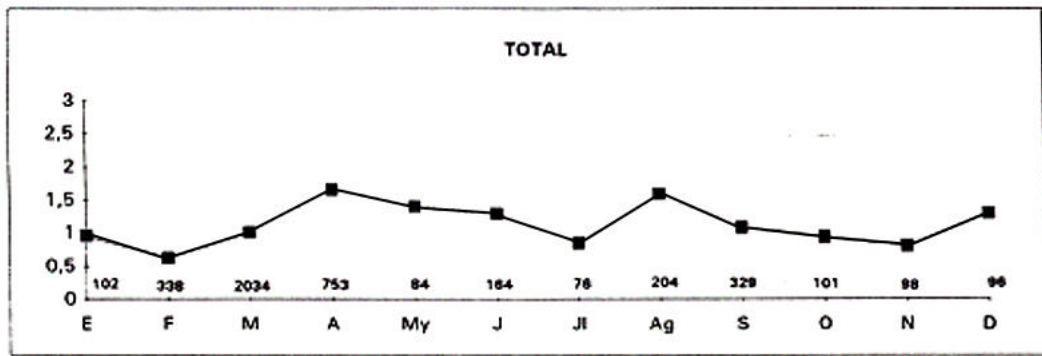


Fig 45.- Variación mensual del sex-ratio (machos/hembras) para el total de los ejemplares.

Por cada tramo de muestreo se analizaron los siguientes ejemplares: Esla 1008 , Orbigo 1166 , Barbo 396 correspondientes a la mayoría de los meses. En el Tera la época de muestreo sólo abarcó los meses de freza (Febrero a Abril) y el método de captura, como ya se ha indicado, era la trampa para reproductores, por ello este resultado ha de ser contemplado separadamente.

El sex-ratio por zonas y con los ejemplares antes contabilizados presentaron los siguientes valores: Esla 1,52 que es el mayor de las tres zonas excluido el Tera, le sigue el Orbigo con 1,34 y casi a la misma distancia y la más baja de la cuenca la zona del Barbo con 1,15. En el tramo Tera los valores ascienden de 0,53 y 0,73 en los meses de febrero y marzo a 1,68 que alcanza en el mes de abril.

La evolución mensual de los valores que corresponden a los tramos Esla, Orbigo y Barbo permiten describir dos tipos de modelos: el correspondiente al Esla y Orbigo y el diferente de Barbo. En el primero con muy pocos meses en los que el valor del sex-ratio desciende por debajo de la unidad, Esla (0,8 en noviembre) , Orbigo (0,7 en junio y julio, 0,8 en noviembre). En el tramo Barbo el aspecto es totalmente contrario y sólo tres meses superan la relación 1:1 a favor de los machos. (Figs. 46, 47 y 48). Es precisamente en noviembre el mes en el cual los valores de las tres zonas coinciden (0,81 y 0,86).

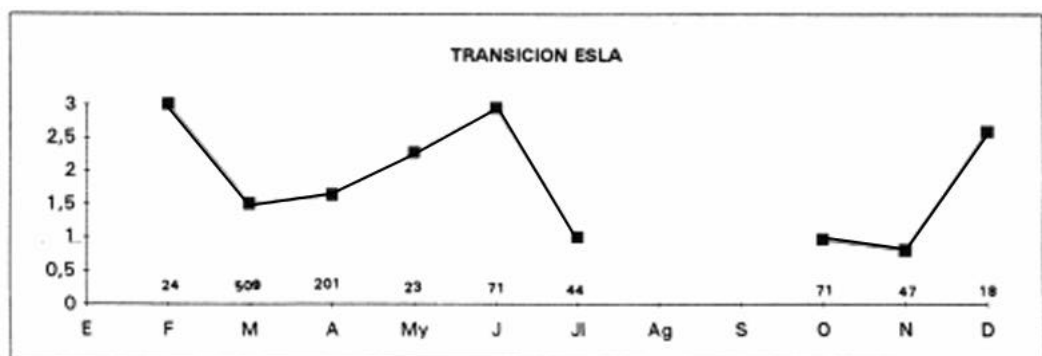


Fig 46.- Variación mensual del sex-ratio. Se indica el número de ejemplares capturados.

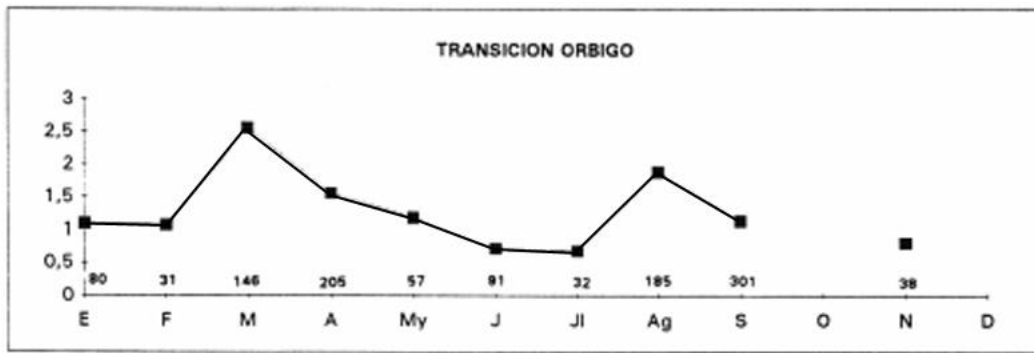


Fig 47.- Variación mensual del sex-ratio. Se indica el número de ejemplares capturados.

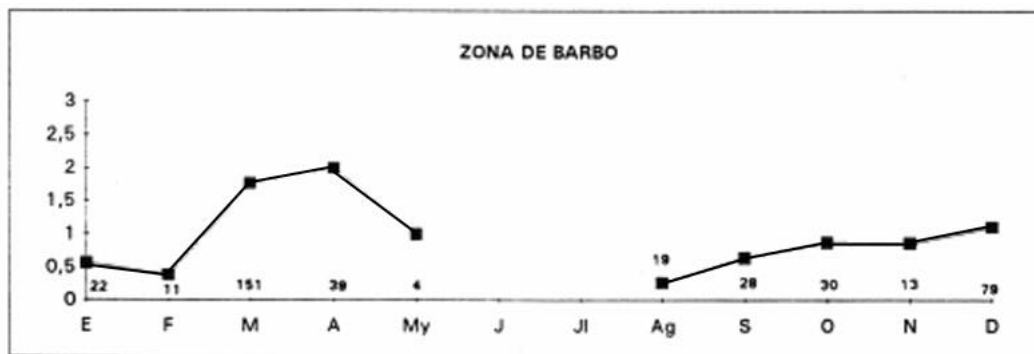


Fig 47.- Variación mensual del sex-ratio. Se indica el número de ejemplares capturados.

IV.3.3. Hermafroditismo

Fueron detectados un total de 23 ejemplares hermafroditas que representan el 0,52% sobre el total de individuos que fueron sexados.

Este hecho ya fue descrito, con parte de los ejemplares que aquí se presentan en un trabajo previo (DOMÍNGUEZ *et al.*, 1989), aunque la incorporación de los ejemplares capturados en la subcuenca del Tera ha provocado una reducción en la representación en cuanto a frecuencia se refiere.

Las gónadas fueron examinadas mediante técnica histológica de rutina; se realizó inclusión en parafina y tinción con hematoxilina-eosina para su observación microscópica. Las microfotografías se realizaron con un fotomicroscopio Nikon Optiphot.

La disposición de las gónadas mostraba diferentes patrones: ovario y testículo, ovotestis y ovario o dos ovotestis. En los ovotestis la separación entre sexos no era clara. La Figura 49 muestra el ovotestis de uno de los ejemplares. La parte distal de la gónada es la porción testicular y la proximal la ovárica. Todos los individuos presentaban las porciones ovárica y testicular con madurez simultánea.

IV.3.4. Ciclo gonadal

La variación de la media del índice gonadosomático en los diferentes meses se muestra, por separado para machos y hembras en la Figura 50. El número de ejemplares de cada mes, los valores de la media, desviación estándar y los valores máximo y mínimo se presentan en el Anexo VIII.

El desarrollo ovárico inicia su incremento en el mes de octubre, para seguir incrementándose durante los meses invernales hasta alcanzar un máximo en el mes de febrero. La elevada variación individual está reflejada por una amplia desviación de la media. Comienza el descenso durante los meses de marzo, abril y mayo. Aún durante estos meses la variación es muy acusada, por encontrarse durante este periodo ejemplares que ya han finalizado la freza con otros que aún no la han iniciado. Los valores máximos del índice gonadosomático en los meses de febrero, marzo y abril han sido, respectivamente, 40, 38 y 42%. En el mes de mayo la media ha descendido drásticamente. Aún en el mes de junio se encuentra algún ejemplar que no ha frezado. Las mínimas variaciones existentes durante los meses siguientes: junio, julio y agosto revelan que este es un periodo de quiescencia.

La Figura 51 muestra la representación de las gónadas en dos ejemplares de diferente tamaño.

Por su parte el índice gonadosomático de los machos ha alcanzado su valor máximo en el mes de octubre. Las medias más elevadas se mueven en torno al 2% y los valores individuales más altos registrados han sido 6,65 en el mes de octubre y 6,2 en los meses de marzo y abril.

El índice gonadal mostró una relación lineal significativa con la longitud de los individuos, tanto para machos como para hembras, pero con un elevado coeficiente de variación.

Mejor ajuste presentó la regresión potencial entre el peso de las gónadas (gr) y la longitud de los ejemplares (longitud total, en mm), tanto para machos como para hembras. La transformación logarítmica de las variables aportó las siguientes ecuaciones de regresión:

$$\text{HEMBRAS: } \text{Log Peso Gónadas} = -9,88 + 4,32 \text{ Log L} \quad (r^2 = 0,85, \text{ C.V.} = 29,13)$$

$$\text{MACHOS: } \text{Log Peso Gónadas} = -9,14 + 3,86 \text{ Log L} \quad (r^2 = 0,83, \text{ C.V.} = 72,63)$$

Los análisis de covarianza realizados sobre cada sexo mostraron que en los dos casos las diferencias entre los meses eran significativas ($p < 0,01$). Los resultados del análisis y las ecuaciones resultantes para cada mes se incluyen en el Anexo IX.

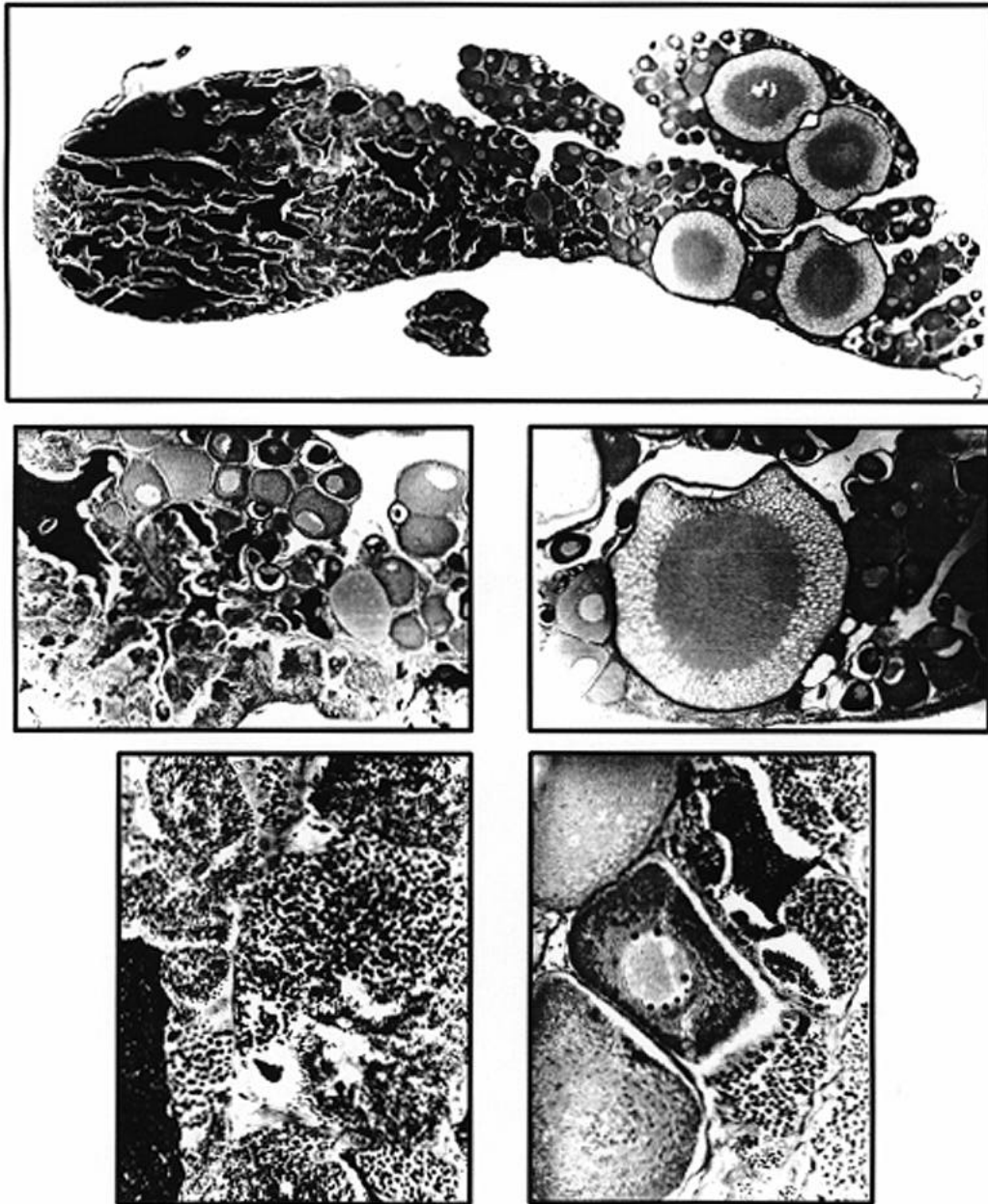


Fig 49.- Sección de una gónada de un ejemplar hermafrodita. **A.** Sección transversal del ovotestis (x25). **B.** Parte testicular con ovocitos (x50). **C.** Porción ovárica (x50). **D.** Lóbulos seminíferos con espermatozoides en diferentes estadios de maduración (x220). **E.** Ovocitos y espermatozoides sin separación evidente (x220).

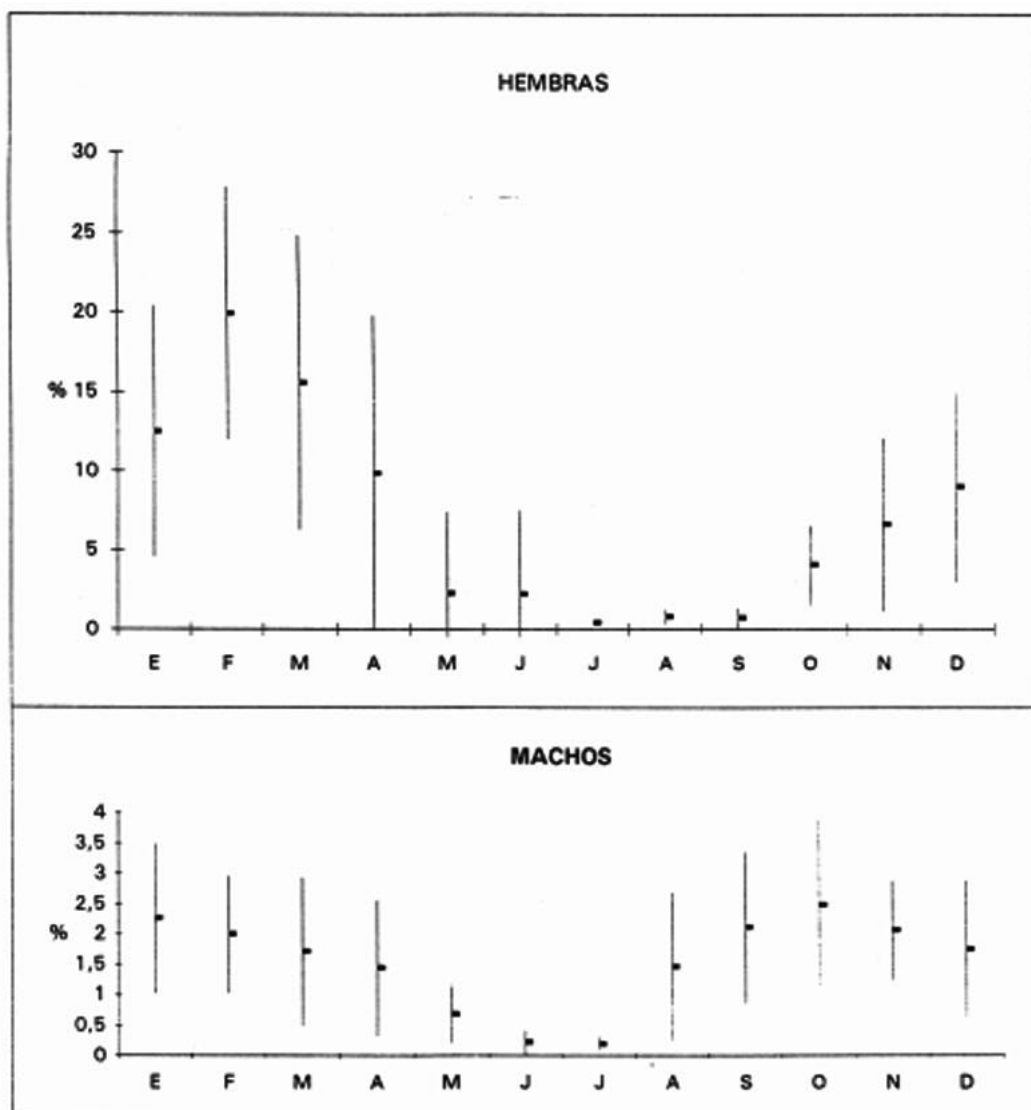


Fig 50.- Evolución del índice gonadosomático en el periodo anual. Valores medios y desviación estándar.

IV.3.5. Fecundidad

La fecundidad relativa media calculada para el total de la muestra ha sido 31,64 (D.E = 13,15). Los valores mínimo y máximo calculados muestran una enorme variación individual, desde 4,43 a 79,09 huevos/gramo de hembra.

La relación entre el número de huevos y la longitud o el peso de los ejemplares mostró un buen ajuste potencial, realizando transformación logarítmica de las variables las ecuaciones resultantes entre el número de huevos y la longitud (LT en mm) y el peso (W en gr) han sido:

$$\text{Log N}^{\circ} \text{ huevos} = -5,18 + 3,58 \text{ Log LT } (r^2 = 0,89, \text{ C.V.} = 5,74)$$

$$\text{Log N}^{\circ} \text{ huevos} = 1,13 + 1,12 \text{ Log W } (r^2 = 0,91, \text{ C.V.} = 5,26)$$

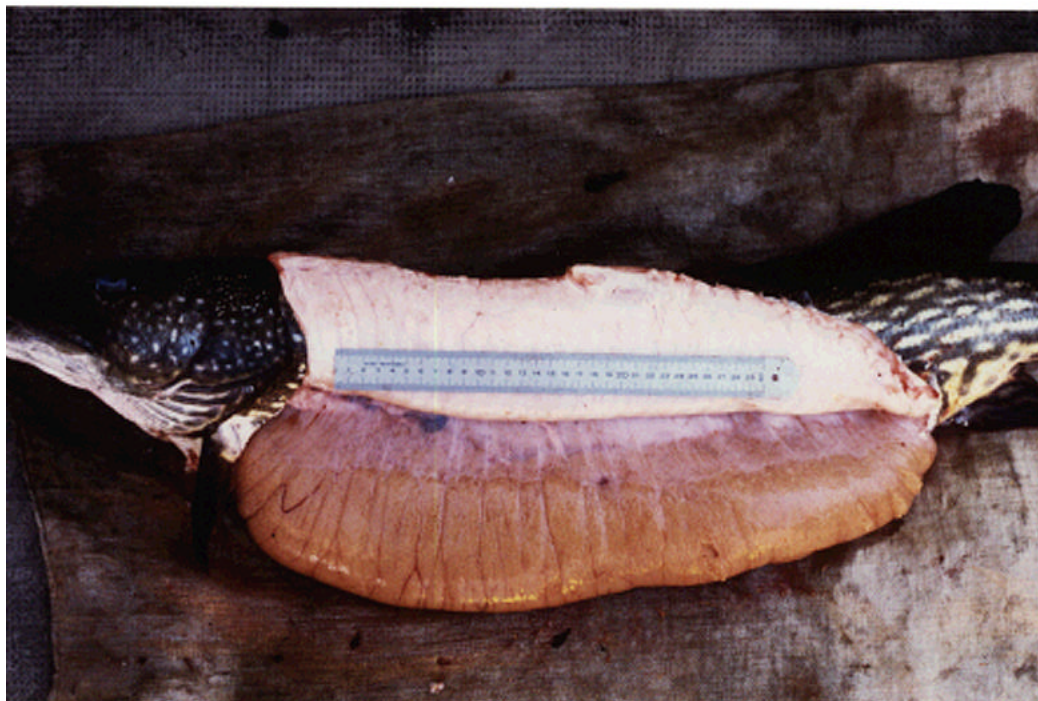
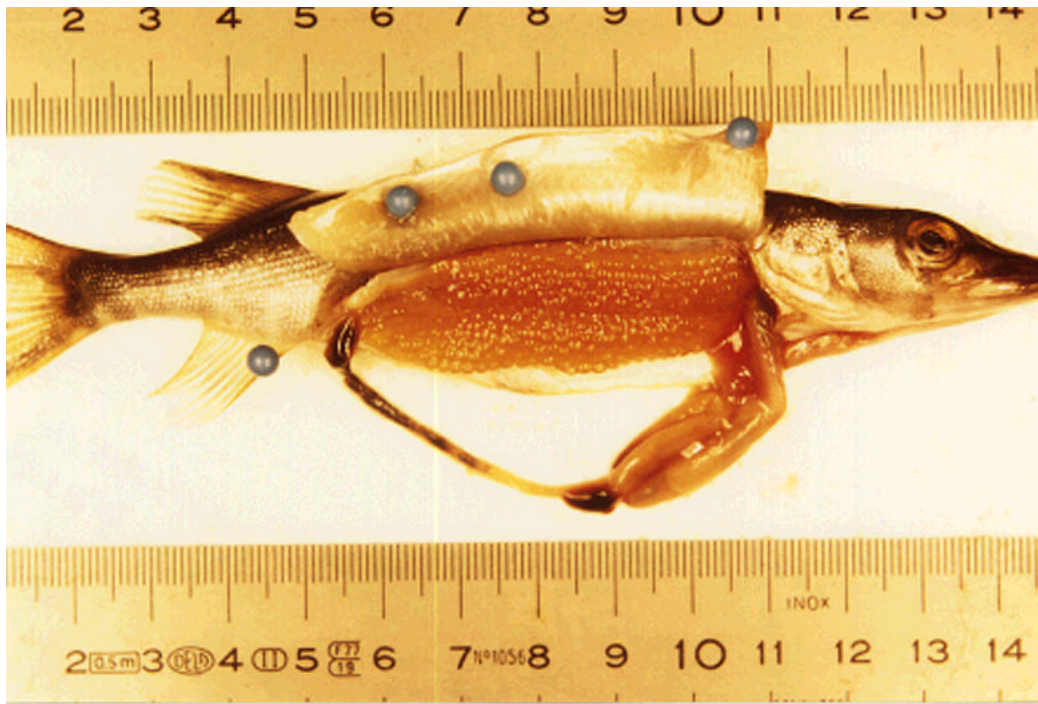


Fig 51.- Desarrollo gonadal de dos hembras de tamaño muy diferente. Arriba caso de precocidad sexual y abajo hembra longeva mostrando avanzado estado de maduración

IV.3.6. Edad de maduración

Todos los ejemplares de más de tres años examinados eran maduros. Para las edades comprendidas entre uno y tres años se examinaron las gónadas de 366 individuos resultando que los porcentajes de individuos maduros van aumentando de uno a tres años como se indica a continuación

Edad	Machos	Hembras
1	65,8	41,2
2	71,6	76,3
3	91,5	84,8

En el caso de hembras el ejemplar más pequeño que presentaba sus gónadas maduras tenía una longitud de 11,3 cm y en los machos la talla más pequeña era de 11,7 cm.

IV.3.7. Periodo de freza

Con el fin de conocer el momento de la freza se efectuó el seguimiento semanal de la misma durante el año 1987. Se realizó en base al estado de 682 hembras capturadas durante dicho periodo; de ellas un 75% lo fueron antes de que hubieran iniciado la freza. Hay que tener en cuenta que las muestras son tomadas de un plan de control de las lucio y el objetivo era la captura antes de que frezaran.

La Figura 52 muestra el porcentaje semanal de hembras que habían iniciado la freza sobre el total de hembras maduras así como el porcentaje acumulado durante el periodo representado. En la Figura 53 se muestra la talla media de los ejemplares representados. En este año la reproducción se extendió desde el 17 de febrero, fecha en la que se detectó el primer ejemplar frezado, hasta el 19 de mayo, fecha, ésta última, en la que se dio por concluida la reproducción, ya que con posterioridad no se capturó ninguna hembra que no hubiera frezado.

El seguimiento se realizaba simultáneamente en los cuatro tramos de estudio. La periodicidad del muestreo fue semanal. Se realizó al mismo tiempo una comparación del momento de la freza con las variaciones del caudal y la temperatura en un punto representativo de la cuenca, que no estuviera sometido a regulación de caudal. Por ello el punto seleccionado fue la estación de aforo de Valencia de Don Juan, en cuyo momento aún no estaba sometido a la regulación del embalse de Riaño. Considerando que a pesar de que en el resto de los tramos de muestreo las variaciones de caudal también se manifiestan por el efecto de la lluvia, pueden ser minimizadas por la regulación de los embalses de cabecera.

La Figura 54 muestra las variaciones de temperatura y caudal durante el periodo de freza, para la estación señalada.

Se observa un inicio repentino de la freza en la tercera semana del mes de febrero, inmediatamente después de la primera crecida importante del año. De la misma forma se aprecia que la reproducción era acompañada de una elevación de la temperatura del agua en las mismas fechas. Por otra parte un ligero descenso en la temperatura del agua en la primera semana del mes de abril fue acompañada por una disminución del porcentaje de hembras frezadas, recomenzando nuevamente en la tercera semana de abril con un aumento importante del porcentaje de individuos frezados, conforme subía la temperatura registrada, de 9,5 a 14,5°C, registrada en la segunda semana de mayo. Efectos similares han sido encontrados por otros autores como se señalarán en la discusión. Sin embargo el caudal no vuelve a sufrir incremento y se produce un segundo pico de reproducción a finales del mes de abril.

Por lo que se refiere a las tallas de los ejemplares frezados puede observarse que las tallas más elevadas (y con menor desviación estándar) son las que inician la reproducción en las primeras semanas, las medias de longitud se mantienen elevadas durante ese tiempo, hasta decaer en la primera semana de abril, sufriendo un posterior incremento cuando se vuelve a producir un incremento en la frecuencia de hembras frezadas.

Puede considerarse que el periodo de freza es, por tanto, dilatado en el tiempo (de mediados de febrero a mediados de mayo), pero el 90% ya habían frezado a finales de abril. El 50% parece concentrarse en el mes de abril.

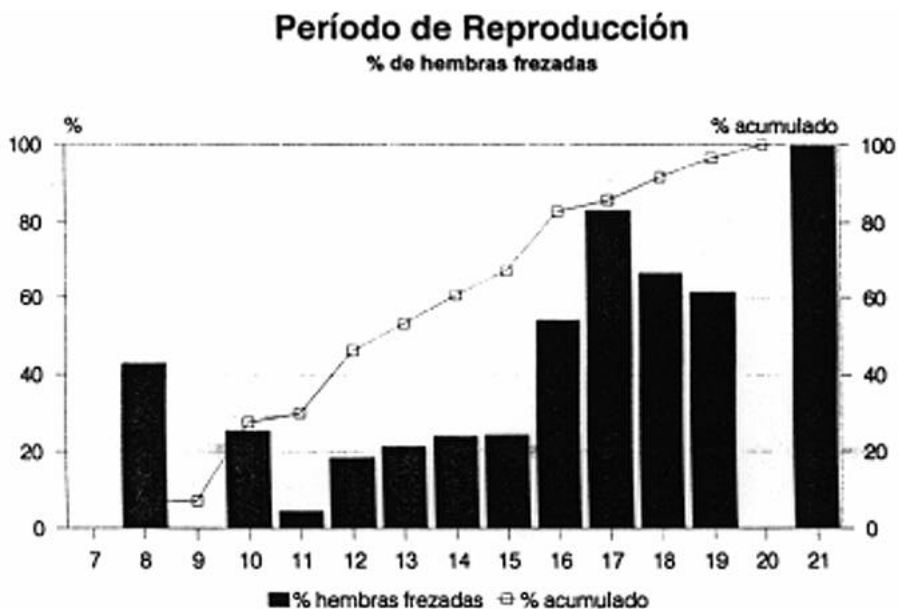


Fig 52.- Porcentaje semanal de hembras frezadas y porcentaje acumulado durante el periodo reproductivo de 1987. En abcisas se representa el ordinal de la semana correspondiente.

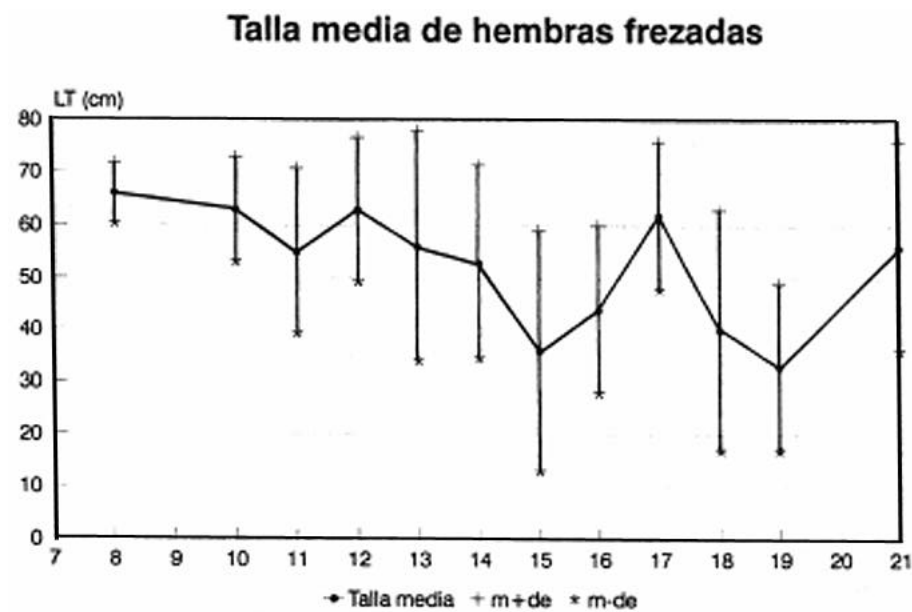


Fig 53.- Variación de la talla media de hembras frezadas durante el periodo reproductivo de 1987. Se incluyen los valores de la desviación estándar de la media.

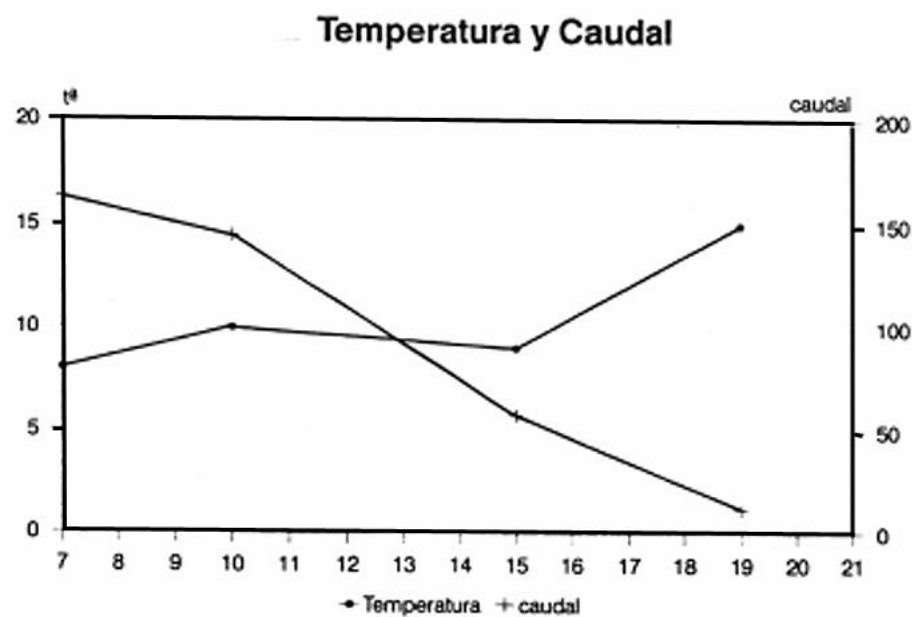


Fig 54.- Se representan las variaciones de temperatura y caudal para el mismo periodo.

IV.3.8. Discusión

RELACION ENTRE SEXOS

Como ya se ha indicado la relación de ambos sexos en el total de la cuenca es muy equilibrada 1,10:1 con una ligera dominancia del número de machos respecto a las hembras, representa un 52 % de machos y un 48 % de hembras. Esto significa que la población está bien equilibrada.. El mismo valor hallan MUNRO (1957) en un lago de Escocia y ALESSIO (1983) en ríos de la cuenca septentrional del Po. También próximos (1,17 y 1,19) son los datos de SOLMAN (1945) en el delta del río Saskatchewan (Canadá) y de TREASURER (1990) en el lago Kinord de Escocia respectivamente. Algo menor es la relación 1:1 encontrada por MANN (1976) en el río Stour de Inglaterra y del mismo valor la de HEALY (1956) en un lago de Irlanda.

Sin embargo se puede ver en los resultados de este estudio una diferencia entre zonas. MANN (1976) apunta que los machos son dominantes en número en la parte de la población constituida por lucios menores de 5 años. Esto significa que los valores claramente superiores a la relación 1:1 es correspondiente a predominio de machos con edad baja y por ello de las clases de tallas menores. Esto sucede en el tramo Esla (1,52:1) y en menor medida en el tramo Orbigo(1,34:1). Todo ello confirma nuevamente los resultados que se muestran en la estructura de la población que indicaban la característica juvenil de las poblaciones del Esla y Orbigo.

Otro de los aspectos que influyen y determinan el valor del sex-ratio es el método de captura y el momento de la misma. Varios autores apuntan un dominio del número de hembras en las capturas de pescadores de caña PEARCE (1961), JOHNSON (1969), CASSELMAN (1975) y SNOW (1982). Este último autor compara el sex-ratio de una misma población capturada con red y con caña, por este segundo método se capturaron más hembras que machos en un porcentaje exactamente inverso que con redes, es decir 56 % de hembras y 44 % de machos. La explicación se encuentra en el razonamiento seguido en el párrafo anterior influido en este caso por una selección del pescador del tamaño de la captura a través del tamaño del señuelo y por una posible mayor voracidad de las hembras que precisan un mayor aporte energético más elevado. De hecho se hallaron un mayor porcentaje de hembras que habían ingerido alimento para la misma clase de talla.

La composición de las poblaciones cambia a lo largo del año y de forma más evidente en el momento de la reproducción en el que una especie de comportamiento territorial, como es el lucio, se agrupa para la reproducción en puntos concretos de una cuenca fluvial. Es por esto que el periodo de la freza es el del cambio más importante de la relación de sexos, durante el cual los machos son dominantes en número llegando a duplicar o triplicar al número de hembras, esto sucede en los resultados de este estudio durante los meses de marzo y abril en el tramo Orbigo y tramo Barbo con los valores más elevados del año (2,56 y 2

respectivamente). En el Tera el valor del sex-ratio sube desde 0,53 y 0,73 en febrero y marzo hasta 1,68 en el mes de abril. Este hecho se confirma con valores muy similares del periodo de freza por FRANKLIN & SMITH (1963), PRIEGEL & KROHN (1975), FAGO (1977) y SUKHOVA (1979).

CASSELMAN (1975) en un trabajo específico sobre sex-ratio en lucio presenta los resultados de su estudio sobre 4802 ejemplares capturados en un periodo de 9 años y tratados en conjunto, comparados con los resultados de JOHNSON (1969) sobre 3.638 ejemplares. Por el número y el periodo de muestreo son estos estudios una buena referencia de comparación con los datos que se exponen en la presente memoria. La variación de los datos a lo largo del año de ambos autores muestra el mismo comportamiento que el reflejado en la Figura 45 para el total de la cuenca si bien con valores algo más elevados.

HERMAFRODITISMO

En un trabajo previo, realizado con parte de los ejemplares de este estudio (DOMÍNGUEZ *et al.*, 1989) se consideraba la primera cita de hermafroditismo en lucio en la cuenca del Esla. Posteriormente se ha conocido la existencia de un trabajo previo que ya refería este hecho en un embalse de Dakota del Sur (JUNE, 1977). Este hecho circunscribe la cita de hermafroditismo a la primera referencia para el área de distribución paleártica de la especie.

La frecuencia de individuos hermafroditas señalada por este autor (0,1% de los ejemplares estudiados) es claramente inferior a la encontrada para la zona de estudio, tanto en el trabajo referido como en el presente estudio (0,52).

Los ejemplares referidos por dicho autor tenían un ovario y un ovotestis, éste último con la parte anterior testicular y la posterior ovárica, presentando maduración simultánea de ambas porciones. Hecho que también ha sido descrito en el capítulo de resultados de este trabajo.

Para otro punto de la cuenca del Duero el hermafroditismo también ha sido constatado por SANTAMARÍA (1995), quien refiere la aparición de un ejemplar (0,15% de las capturas) con estas características en el río Tormes.

DESARROLLO GONADAL

Por lo que se refiere al desarrollo gonadal, en base a la variación del índice gonadosomático, los ejemplares estudiados han mostrado una mayor variabilidad que la reflejada en otros trabajos. Además han alcanzado valores más altos del índice gonadosomático. Así la media alcanzada para las hembras obtiene el máximo en febrero, con un 19,9 % del peso corporal. Como se indica en el apartado de resultados los valores máximos obtenidos por el índice superan el 40% en algunos individuos, inmediatamente antes de producirse la freza.

FROST & KIPLING (1967) estiman que en febrero los ovarios representaron una media del 15% del peso corporal.

ALESSIO (1975) obtiene valores máximos del 22 y 24 % para las dos cuencas italianas que estudia; MANN (1976) refiere un máximo del 19% en el periodo previo a la reproducción. Posteriormente ALESSIO (1983) refiere valores medios para las hembras de la cuenca alta del Po del 18% del peso corporal y SOUCHON (1983) considera el 25%. Por el contrario los resultados expuestos por TREASURER (1990) para los dos lagos escoceses estudiados son inferiores al 9%.

El inicio de la maduración de las gónadas, determinado por el incremento de la media del índice gonadosomático tiene lugar en el lago Windermere (Inglaterra) (FROST & KIPLING, 1967) y en el río Stour (Inglaterra) en el mes de octubre (MANN, 1976), mientras en Escocia, en los lagos estudiados por TREASURER (1990) este incremento se inicia en agosto y septiembre, igual que ocurre en Italia (ALESSIO, 1983). En el área de estudio es en el mes de octubre cuando empieza a aumentar la representación de las gónadas, en hembras, coincidiendo por tanto con lo descrito por MANN (1976).

En los machos la representación que alcanzan las gónadas respecto al peso total del ejemplar es mucho más reducida. Los valores más elevados de la media se mueven en torno al 2%, presentando un máximo en octubre lo que coincide con las apreciaciones de MANN (1976) y ALESSIO (1983). También en este caso TREASURER (1990) encuentra valores inferiores. Por su parte FROST & KIPLING (1967) encuentran valores comprendidos entre el 2 y el 4% que no varían desde el mes de octubre hasta el momento de la reproducción, consideran por tanto que en dicho mes las gónadas de machos habrían alcanzado su total desarrollo, produciéndose durante el invierno solo ligeras variaciones.

No obstante si nos referimos a los valores individuales son superiores los obtenidos en este trabajo. El incremento empieza a notarse en el mes de agosto, mientras los dos autores referidos anteriormente no lo advierten hasta un mes más tarde, en septiembre, pero el máximo en octubre es coincidente con los resultados referidos en la bibliografía citada..

FECUNDIDAD

Por lo que se refiere a la fecundidad relativa (nº de huevos/gr de hembra) el valor medio calculado para la zona de estudio (31,6) se sitúa entre los más elevados hallados por otros autores.

Supera ampliamente los mostrados por PRIEGEL & KROHN (1975) para los lagos de Wisconsin estudiados, encontrando un valor medio de 20,6. También es más elevado que el mostrado por WRIGHT & SHOHESMITH (1988) para los lagos ingleses que estudian, donde refieren valores de 16 y 18 huevos/ gr de hembra. Igualmente dista de los resultados

obtenidos en los lagos escoceses referidos por TREASURER (1990), los valores citados por este autor son 20 y 24.

Se aproximan más los valores reflejados por BERG (1962) para los ríos Dnieper y Volga, con valores de 29 a 33 y de 26 a 28, respectivamente.

La media calculada en este estudio está en los límites propuestos por HEALY (1956) para los lagos irlandeses que estudia, 19,6 a 41,8 en Lough Rea y 15,8 a 39,1 en Lough Glone y por SCHINDLER (1975) para Alemania, quien propone valores comprendidos entre 21 y 45. Sin embargo dicha media es inferior a los valores calculados por ALESSIO (1983) para la cuenca del Po, aunque se aproxima a los correspondientes a la zona de desembocadura de los ríos Nicesolo y Livenza, aportados también por este autor.

En Inglaterra, para el lago Windermere, KIPLING & FROST (1969) registran valores que oscilan entre 26,4 y 31, 9 para los años 1964 a 1967, y para el mismo lago KIPLING (1983) refiere como la fecundidad ha ido aumentando desde 19,3 en el año 1950 a 39,3 en 1981, relacionado con una disminución de efectivos de la población a causa de la explotación a que ha sido sometida, lo que ha motivado el paso de una biomasa de lucios adultos media, con desarrollo medio y fecundidad baja a una biomasa baja, desarrollo rápido y fecundidad alta, situación esta que se adecúa a las características de una población colonizadora.

La relación mostrada en el presente estudio entre el número de huevos y la longitud o el peso de los ejemplares ya fue descrita por HEALY (1956) aunque no propone una ecuación concreta. Dicha relación es coincidente con la propuesta por MANN (1976). Por el contrario la pendiente de la ecuación se diferencia de las propuestas por ALESSIO (1983), siendo inferior la calculada por este autor y por CRAIG & SMILEY (1986), en cuyo caso la referenciada es muy superior a la calculada en este trabajo.

EDAD DE MADURACION

En cuanto se refiere a la edad de maduración los lucios del área de estudio empiezan a madurar cuando solo tienen un año en un 65,8 % de los machos y un 41,2 % de las hembras. Tal vez esta sea la única diferencia con los resultados hallados por otros autores. GUTIÉRREZ-CALDERÓN (1955) describe como todos los ejemplares procedentes de la importación de huevos embrionados de Francia en 1949, origen de la introducción de la especie en España, y que fueron mantenidos en condiciones de cultivo, eran maduros al año siguiente. También CALDERONI (1965) refiere que en el lago italiano por él estudiado los lucios han madurado a la edad de un año.

Los porcentajes de ejemplares maduros a los dos años de vida que refiere MANN (1976) son muy semejantes a los obtenidos en este estudio. Ligeramente superiores son los descritos por FROST & KIPLING (1967). Mientras CALDERONI (1965), en un lago de Italia, PRIEGEL & KROHN (1975), en un lago de Wisconsin, y SCHINDLER (1975), en Alemania,

consideran que a los dos años son totalmente maduros. Por el contrario, porcentajes inferiores a los calculados para el área de estudio, para lucios de dos años son los descritos por MUNRO (1957), en un lago escocés.

Varios trabajos refieren que a los tres años son totalmente maduros: FROST & KIPLING (1967), MUNRO (1957) y CRAIG & SMILEY (1986), estos últimos en lagos canadienses. En los ejemplares aquí estudiados, aunque los porcentajes de ejemplares maduros son muy elevados (91,5 para machos y 84,8 para hembras) aún se encuentran individuos inmaduros de esta edad.

En muchos casos la bibliografía muestra diferencias en la edad de maduración de machos y hembras. Así HEALY (1956) encuentra los machos de Lough Glore maduros con dos años y las hembras con tres, mientras en el lago Barnagrow los primeros lo son con tres años y las hembras con cuatro. También JUNE (1971), para un embalse de Missouri, advierte que los machos maduran con dos y tres años mientras las hembras no alcanzan la madurez antes de los 3 y cuatro años. WOLFERT & MILLER (1978), en el lago Ontario, observan que los machos han alcanzado la madurez a los dos años, mientras las hembras lo hacen a los tres o cuatro años. KEMPINGER & CARLINE (1978) en un lago de Wisconsin, describen como edad de maduración los tres y cuatro años, para machos y hembras respectivamente y BREGAZZI & KENNEDY (1980) describen los dos años para machos y tres para las hembras, en el lago inglés que estudiaron.

ALESSIO (1983) advierte que a los tres años solo el 53% de los machos eran maduros y para la misma edad solo el 28% de las hembras, aún éstas a los cuatro años solo el 61% se muestran maduras. TREASURER (1990) encuentra a los machos maduros con dos años y a las hembras con tres.

De todo ello puede deducirse que a los cuatro años, en líneas generales, son maduros la totalidad de los individuos, lo que coincide con los resultados aquí obtenidos. Como ya apuntamos la mayor diferencia estriba en que inician más tempranamente la madurez, pero van adquiriéndola más lentamente.

PERIODO DE FREZA

Como se relató en el subcapítulo correspondiente de resultados el periodo de reproducción durante el año 1987 ha sido dilatado en el tiempo, pero el máximo se produce durante el mes de abril.

El periodo del año en que se produce es coincidente con lo reflejado por la mayoría de los trabajos consultados. CARBINE (1941) señalaba el periodo de freza, para un lago de Michigan, entre el 2 y el 25 de abril, HEALY (1956) lo sitúa entre febrero y abril para tres lagos irlandeses que estudia, FROST & KIPLING (1967) lo establecen de mediados de abril a principios de mayo para el lago inglés referido en su trabajo.

Por su parte JUNE (1971) señala, para un embalse de Missouri, el periodo de máxima actividad reproductora a finales de abril, PRIEGEL & KROHN (1975) encuentran que la reproducción se produce durante la última semana de marzo y la primera quincena de abril. Para el río Stour (Inglaterra) MANN (1976) sitúa la reproducción desde el final de marzo hasta mayo. Mientras, BREGAZZI & KENNEDY (1980), en otro lago de Inglaterra encuentran un periodo más amplio, desde febrero a finales de abril; con el mismo inicio pero más dilatado, hasta principios de mayo, es el descrito por ALESSIO (1983) para la cuenca del Po.

Igualmente el mes de abril es señalado por WRIGHT & SHOESMITH (1988) y ligeramente anterior, de mediados de marzo a mediados de abril el descrito para los lagos de Escocia estudiados por TREASURER (1990). Para un río de Canadá MASSÉ *et al.* (1993) refieren que la freza tiene lugar desde el comienzo del mes de abril hasta finales de mayo. Más retrasado en el tiempo es lo indicado por CRAIG & SMILEY (1986) para los lagos canadienses de su estudio, los meses de mayo y junio.

En términos generales parece que el periodo de reproducción es más extenso cuando se trata de ríos que en los lagos y embalses referidos, y podría estar influenciado por la latitud y condiciones particulares de cada cuenca fluvial deducible del cuadro comparativo que ofrece RAAT (1988).

Un factor que muchos de los autores refieren como condicionante de la reproducción es la temperatura del agua. A excepción de PRIEGEL & KROHN (1975) que encuentran durante el periodo de freza temperaturas comprendidas entre 3,6 y 10,6 °C y FORTIN *et al.* (1983) que encuentran actividad reproductora cuando la temperatura supera los 5°C, el resto de autores que aluden la temperatura coinciden en que la reproducción se inicia cuando ésta supera los 6 ó 7°C: FROST & KIPLING (1967), JUNE (1971), MANN (1976), ALESSIO (1983), WRIGHT & SHOESMITH (1988), TREASURER (1990) y MASSÉ *et al.* (1993)

En la zona de estudio las temperaturas durante el periodo de estudio referido, tanto los datos del año 1987 como las temperaturas medias correspondientes al periodo de muestreo han sido en torno a los 6°C en el mes de febrero y 7°C en el mes de marzo, ascendiendo progresivamente durante abril y mayo, lo que coincidiría con las apreciaciones de los trabajos aludidos anteriormente.

Por otra parte MASSÉ *et al.* (1993) estiman que el aumento de caudal estimula la freza y CARBINE (1941) encuentra una relación con el periodo de deshielo. Una relación de este tipo también se muestra en este estudio.

Por lo que corresponde a las tallas parece deducirse de los datos que los reproductores más grandes frezan tempranamente, que además se relaciona con los mayores porcentajes de captura de hembras frezadas, sin embargo las variaciones que a lo largo del periodo reproductor se suceden no permiten una conclusión fundamentada a este respecto.

CARACTERIZACION DE LAS ZONAS DE FREZA

El desplazamiento de los reproductores hacia los lugares donde se efectúa la puesta ha sido ampliamente referenciado por los distintos autores (CARBINE, 1941; HEALY, 1956; KENNEDY, 1969; CRAIG & KIPLING, 1983; ALESSIO, 1983; MASSÉ *et al.*, 1993). La selección de estos lugares, normalmente cauces tributarios, mangas y remansos, de aguas lentas, y zonas someras con buen desarrollo de la vegetación (BRACKEN & CHAMP, 1971; ALESSIO, 1975) parece repetirse de año en año existiendo incluso un alto grado de fidelidad de los lucios a sus respectivas áreas de freza (FROST & KIPLING, 1967).

La vegetación subacuática es un condicionante en la elección de los lugares de freza (FRANKLIN & SMITH, 1963; HASSLER, 1969, 1970; BODALY & LESACK, 1984) dado que los huevos son distribuidos ampliamente entre ella y se adhieren a sus estructuras (CARBINE, 1941; FRANKLIN & SMITH, 1963; MCCARRAHER & THOMAS, 1972; HOLLAND & HUSTON, 1984; RAAT, 1988) y los alevines encuentran refugio en su cobertura y el alimento necesario para su desarrollo inicial, hasta el punto de determinar tanto la densidad de huevos como la tasa de supervivencia de los juveniles (HOLCIK, 1968; PARAGAMIAN, 1976; ALESSIO, 1983; SOUCHON, 1983; 1988). La sedimentación en las áreas de deposición de los huevos también es limitante del porcentaje de eclosiones (INSKIP, 1982; SIEFERT *et al.*, 1973).

En los frezaderos del área de estudio, donde se dispusieron las trampas y se capturaron gran número de los ejemplares analizados, destacan por su importancia en grado de cobertura, las formaciones de *Phalaris arundinacea*, *Scirpus lacustris*, *Sparganium erectum* y *Typha latifolia*, acompañados de hidrófitos como *Potamogeton crispus*, *Potamogeton pectinatus*, *Ranunculus penicillatus* y *Myriophyllum spicatum*. En aguas irlandesas y canadienses TONER & LAWLER (1969) hallan una fisonomía de vegetación similar aunque con las especies propias de latitudes superiores. Destacan allí, sin embargo, los pastizales de gramíneas sumergidas por el aumento del nivel de las aguas. MASSÉ *et al.* (1993), en Canadá y MCCARRAHER & THOMAS (1972), en Nebraska también resaltan la importancia de la vegetación herbácea y de formaciones vegetales similares a las descritas en la zona de estudio. Estas formaciones son frecuentes durante las crecidas primaverales en los cauces estudiados aunque, lógicamente, adquieren más entidad en el caso de los ríos no regulados. En cualquier caso el tipo de vegetación no parece ser determinante, aunque sí lo es su morfología y estructura (FORNEY, 1968; WRIGHT & SHOESMITH, 1988) siendo seleccionadas positivamente las zonas de vegetación corta, abundante y densa con aguas someras, de menos de 50 cms de profundidad (FRANKLIN & SMITH, 1963; FROST & KIPLING, 1967; KENNEDY, 1969 y MCCARRAHER & THOMAS, 1972).

IV.4. ALIMENTACION

IV.4.1. Espectro general de la dieta

Del total de estómagos examinados, 4.362, un 45,78% presentaron algún alimento mientras que el resto se encontraban vacíos.

La Figura 55 muestra el espectro alimentario que presentaron. Los resultados se expresan como frecuencia de aparición de cada taxón presa considerado (%F) sobre aquellos estómagos que contenían alimento y como porcentaje numérico (%N) de cada taxón sobre el total de presas capturadas.

En los dos casos se advierte una abundante presencia de invertebrados, que se pone de relieve al considerar el método numérico (en su conjunto representan el 71,8%), y mantiene una elevada cifra en porcentaje de frecuencia (49,8%). Cabe destacar que sólo el 13,13% de los ejemplares considerados capturaron simultáneamente invertebrados y vertebrados.

En la representación correspondiente a frecuencia aparecen tres apartados que se corresponden respectivamente con restos no identificables de animales, vegetales y minerales. En los tres casos la incidencia en la dieta es mínima y en los dos últimos no procedería su consideración como presas sino como ingesta accidental. En el caso de peces sin determinar se ha podido cuantificar su presencia en la dieta porque persistían piezas esqueléticas que, si bien no fueron suficientes para su determinación específica, si permitieron identificarlos como pertenecientes a este grupo.

Teniendo en cuenta la clasificación de SORBE (1972) solo tres taxones destacan sobre el resto pudiéndose considerar presas secundarias, tanto en porcentaje de frecuencia como numérico, dos grupos de insectos (efemerópteros y zigópteros) y dos especies ícticas (bermejuela y gobio), si bien la boga roza el límite establecido, alcanzando el 9,95% de la frecuencia de aparición.

Como puede observarse en la figura referida a excepción de los peces, que se relacionan de forma específica, en el resto de grupos se expresan los resultados en taxones de rango superior a los que, en muchos casos, se ha llegado en su determinación, con el fin de evitar mayor complejidad de interpretación y representación.

La Tabla 7 muestra el nivel taxonómico correspondiente a los grupos considerados. No obstante, para perfilar el espectro alimentario de la especie describimos a continuación los taxones que han sido incluidos en cada grupo considerado.

Los bivalvos encontrados pertenecían al género *Pisidium*. Por su parte los gasterópodos fueron *Planorbis* (37,9%), *Valvata* (34,5%), *Lymnaea* (20,7%), *Ancylus* (3,5%) mientras *Physa* e *Hydrobia* mostraron la misma presencia (1,7%).

De los oligoquetos encontrados pudieron reconocerse el 43% y todos ellos fueron Lumbricidae. En hirudíneos incluimos a *Hirudo* (95,8%), *Erpobdella* (3,4%) y *Glossiphonia* (0,8%).

En cladóceros, ostrácodos y anfípodos no descendimos en su determinación mientras los escasos Decápodos encontrados pertenecían uno al género *Procambarus* y los otros dos a *Palaemonetes*.

Los isópodos encontrados fueron *Asellus*.

En lo que se refiere a los insectos encontrados no fueron cuantificados los resultados en los órdenes de efemerópteros, zigópteros, anisópteros y plecópteros aunque siempre fueron ninfas. No obstante las ninfas de efemerópteros que podían identificarse pertenecían a *Heptagenia*, *Rhithrogena*, *Ecdyonurus*, *Baetis* y *Ephemerella*. En el caso de zigópteros era frecuente encontrar *Agrion*, *Lestes*, *Coenagrion* e *Ischnura*. Entre los anisópteros son dignos de mención *Gomphus*, *Cordulegaster* y *Libellula*. Las ninfas de plecópteros más comunes eran de *Isoperla*, *Leuctra* y *Taeniopterix*.

Los hemípteros que aparecieron fueron fundamentalmente heterópteros; imagos de *Notonecta* (64,1%), *Corixa* (22,6%), *Nepa* (6%), *Naucoris* (3%) y *Gerris* (1,3%) y el 3% restante fueron ninfas de *Notonecta*. Los resultados que se expresan corresponden al 91% de los ejemplares de este grupo que fueron capturados. Mientras el único homóptero que fue ingerido por un lucio era un áfido.

Todos los megalópteros pertenecían al género *Sialis*. Por su parte los coleópteros fueron consumidos fundamentalmente en estado larvario, el 72% lo fueron de ditísidos y el 18,5% de otros grupos. el resto fueron imagos de *Haliphus*, *Hydrophillus*, *Hydroporus*, *Gyrinus* y *Haliphus*, por cuanto se refiere a la representación de formas acuáticas y como formas terrestres se encontraron sendos representantes de Scarabaeidae, Carabidae y Curculionidae.

Por su parte los tricópteros capturados, siempre larvas, fueron determinados como *Hydropsyche* (74,4%), seguida de *Limnephillus* ((17,1%), mientras *Rhyacophila* y *Micrasema* alcanzaron porcentajes respectivos de 6 y 2,5.

Los dípteros ingeridos con mayor frecuencia fueron *Chironomidae*; larvas (62,2%) y pupas (20,4%). El resto fueron larvas de Simuliidae (7,5%), Tipulidae (6%) y Tabanidae (3,9%).

Por lo que se refiere al componente vertebrado de la dieta los peces capturados fueron: trucha arco iris (*Oncorhynchus mykiss*), trucha común (*Salmo trutta*), lucio (*Esox lucius*), barbo (*Barbus bocagei*), carpa (*Cyprinus carpio*), boga (*Chondrostoma polylepis*), gobio (*Gobio gobio*), escallo (*Leuciscus carolitertii*), bermejuela (*Rutilus arcasii*), tenca (*Tinca tinca*), lamprehuela (*Cobitis calderoni*), gambusia (*Gambusia holbrooki*) y black-bass (*Micropterus salmoides*).

En cuanto a los anfibios fue *Rana perezi* la más abundante (51,9% adultos y 29,6% larvas). En menor medida se alimentaron de tritones, el 5,6% de *Triturus marmoratus*, 3,7% de *T. helveticus* y el mismo valor para ejemplares del mismo género que no pudieron identificarse. *Pelobates cultripes* y *Pleurodeles walt* representaron, respectivamente, el 2%. Los dos únicos ejemplares de reptiles eran culebras de agua: *Natrix natrix* y *Natrix maura*.

Las aves fueron un ejemplar de mosquero (*Philloscopus collybita*), dos de triguero (*Emberiza calandra*) y un verderón (*Carduelis chloris*).

Por último los mamíferos se distribuyeron entre *Microtus arvalis* (58,3%), *Arvicola sapidus* (16,7%), *Galemys pyrenaicus*, *Apodemus sylvaticus* y *Rattus norvegicus* (8,3% cada uno de ellos).

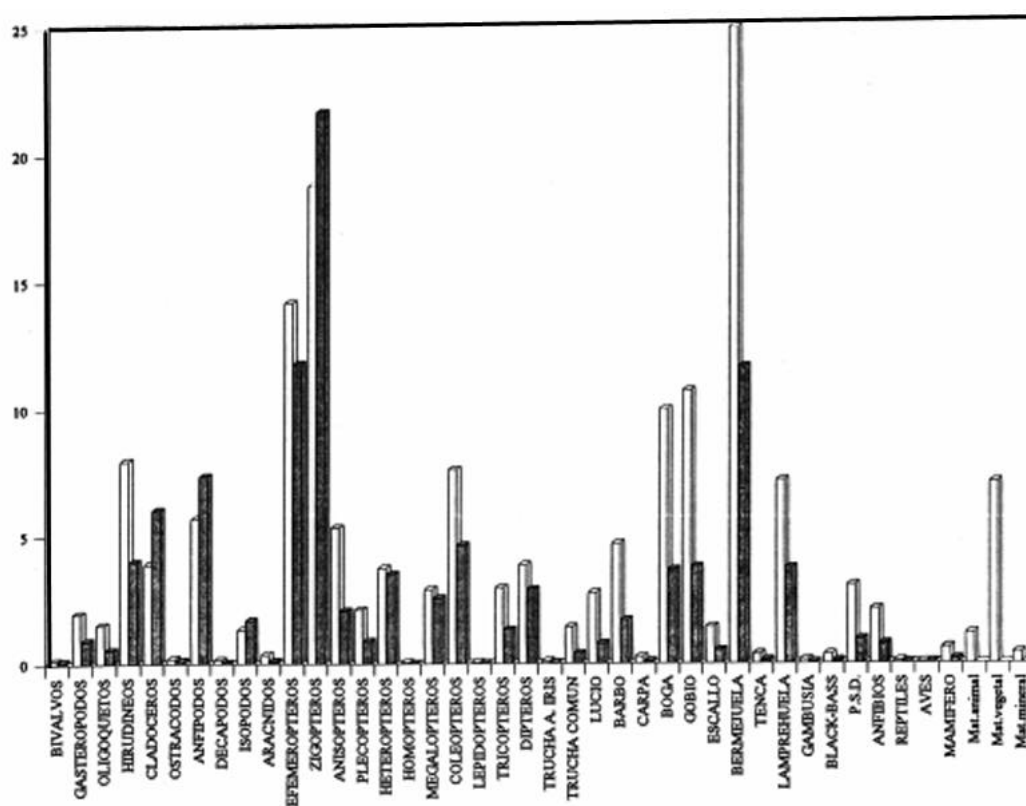


Fig 55.- Frecuencia de aparición (%F) y porcentaje numérico (%N) de cada grupo de presas en el total de estómagos examinados.

Tabla VII.- Relación de taxones presentes en la dieta.

Filo MOLLUSCA	<i>Ischnura</i>	<i>Rutilus arcasii</i> (Steindachner, 1866)
Clase Gastropoda	Orden Plecoptera	<i>Tinca tinca</i> (L., 1758)
Subclase Pulmonata	<i>Isoperla</i>	<i>Cobitis calderoni</i> Bacescu, 1961
<i>Planorbis</i>	<i>Leuctra</i>	<i>Gambusia holbrooki</i> (Agassiz, 1859)
<i>Valvata</i>	<i>Taeniopterix</i>	<i>Micropterus salmoides</i> (Lacépède, 1802)
<i>Lymnaea</i>	Orden Coleoptera	Clase Amphibia
<i>Ancylus</i>	Hydrophilidae	<i>Triturus marmoratus</i> (Latreille, 1800)
<i>Physa</i>	<i>Hydrophilus</i>	<i>T. helveticus</i> (Razoumowsky, 1789)
<i>Hydrobia</i>	Haliplidae	<i>Pelobates cultripes</i> (Cuvier, 1829)
Clase Bivalvia	<i>Haliplus</i>	<i>Pleurodeles walt</i> Michaelles, 1830
<i>Pisidium</i>	Dytiscidae	<i>Rana perezii</i> Seoane, 1885
Filo ANNELIDA	<i>Hydroporus</i>	Clase Reptilia
Clase Oligochaeta	Gyrinidae	<i>Natrix natrix</i> (L., 1758)
Lumbricidae	<i>Gyrinus</i>	<i>N. maura</i> (L., 1758)
Clase Hirudinea	Scarabaeidae	Clase Aves
<i>Hirudo</i>	Carabidae	<i>Phalloscopus collybita</i> (Viellot, 1817)
<i>Erpobdella</i>	Curculionidae	<i>Miliaria calandra</i> (L., 1758)
<i>Glossiphonia</i>	Orden Neuroptera	<i>Carduelis chloris</i> (L., 1758)
Filo ARTHROPODA	Suborden Megaloptera	Clase Mammalia
Clase Arachnida	<i>Sialis</i>	<i>Microtus arvalis</i> (Pallas, 1779)
Clase Crustacea	Orden Trichoptera	<i>Arvicola sapidus</i> (Miller, 1908)
Subclase Ostracoda	<i>Hydropsyche</i>	<i>Galemys pyrenaicus</i> (Geoffroy, 1811)
Subclase Branchiopoda	<i>Limnephillus</i>	<i>Apodemus sylvaticus</i> (L., 1758)
Orden Cladocera	<i>Rhyacophila</i>	<i>Rattus norvegicus</i> (Berkenhout, 1769)
Subclase Copepoda	<i>Micrasema</i>	
Subclase Malacostraca	Orden Diptera	
Orden Isopoda	Chironomidae	
<i>Asellus</i>	Simuliidae	
Orden Amphipoda	Tabanidae	
Orden Decapoda	Tipulidae	
<i>Procambarus</i>	Orden Heteroptera	
<i>Palaemonetes</i>	<i>Notonecta</i>	
Clase Insecta	<i>Nepa</i>	
Orden Ephemeroptera	<i>Naucoris</i>	
<i>Heptagenia</i>	<i>Gerris</i>	
<i>Rhithrogena</i>	<i>Corixa</i>	
<i>Ecdyonurus</i>	Orden Homoptera	
<i>Baetis</i>	Orden Lepidoptera	
<i>Ephemerella</i>		
Orden Odonata	Filo CHORDATA	
Suborden Anisoptera	Subfilo Vertebrata	
<i>Gomphus</i>	Clase Osteichthyes	
<i>Cordulegaster</i>	<i>Oncorhynchus mykiss</i> (Walbaum, 1792)	
<i>Libellula</i>	<i>Salmo trutta</i> L., 1758	
Suborden Zygoptera	<i>Esox lucius</i> L., 1758	
<i>Agrion</i>	<i>Barbus bocagei</i> Steindachner, 1865	
<i>Lestes</i>	<i>Cyprinus carpio</i> L., 1758	
<i>Coenagrion</i>	<i>Chondrostoma polylepis</i> Steindachner, 1865	
	<i>Gobio gobio</i> (L., 1758)	
	<i>Leuciscus carolitertii</i> (Doadrio, 1987)	

IV.4.2. Análisis de la dieta por tramos

Al considerar la procedencia de los ejemplares capturados en función de las zonas o tramos preestablecidos Esla, Orbigo, Tera y Barbo se obtienen los resultados que ofrece la Tabla VIII, con los porcentajes de frecuencia y numérico, respectivamente, para cada taxón considerado. Del tramo denominado Esla correspondiente a la zona de Transición se examinaron 1058 ejemplares de los que el 65,95% contenían algún alimento. En la misma zona del Orbigo se capturaron 1176 con un 69,74% de estómagos con contenido, mientras para la Transición en el Tera fueron 1737 ejemplares con el 15,42% de ellos con alimento y en la zona de Barbo sobre 391 ejemplares el 52,17% contenían alimento. Cabe señalar que los

procedentes de tramo denominado Tera pertenecen al periodo reproductor únicamente, lo que podría explicar su bajo índice de ingesta mientras que del resto de los tramos estudiados los ejemplares corresponden a capturas realizadas durante la totalidad del periodo anual.

En todos los casos la dieta está muy repartida entre los diferentes taxones-presa no apareciendo preferencias muy marcadas, no existe ninguna presa que pueda incluirse en la categoría de preferencial y siendo las secundarias un número reducido de taxones, el resto estarían incluidas en la denominación de accidentales según la clasificación utilizada. No obstante la utilización del alimento muestra algunas peculiaridades tanto en la riqueza de la dieta como en su composición en las diferentes zonas estudiadas. Como puede observarse en la Tabla IX, la riqueza alcanza su valor máximo en el tramo denominado Esla, con 34 taxones de los 39 que aparecen en el espectro total de la dieta. En orden decreciente, en cuanto al número de taxones consumidos, le sigue la zona de Barbo, en la se alimentaron sobre 30 taxones-presa, 29 en el Tera y 27 en el Orbigo.

En una primera aproximación al estudio de la dieta en las zonas consideradas, se han ordenado las presas en base a su frecuencia de aparición, representando la frecuencia acumulada con objeto de plasmar gráficamente la aportación a la dieta de cada una de las presas consideradas. Si se selecciona un nivel de frecuencia que incluya las presas más importantes en cada zona (Fig. 56), se define un índice acumulativo de dominancia, que sirve para describir la utilización diferencial de los recursos. Así estimando un 90% de frecuencia acumulada se observa que en cada una de las zonas este nivel es alcanzado por diferente número de taxones. En la zona de Barbo son ocho los taxones que se requieren para alcanzar dicho nivel. Por el contrario en la zona del Esla cuatro taxones acumulan esta frecuencia. En situación intermedia quedan los tramos Orbigo y Tera, con seis y siete taxones respectivamente.

También la composición de estos taxones muestra diferencias en cada zona. Así en Barbo y Tera peces e invertebrados se reparten en igual medida su aportación, mientras en el Esla la dominancia la alcanzan los invertebrados y, por el contrario, en el Orbigo son peces las presas representadas en el nivel de dominancia descrito.

Las peculiaridades de cada zona pueden tener parte de explicación en los tamaños de los lucios capturados en las diferentes zonas, pues como se ha descrito en la estructura de la población existe una segregación de tallas bastante definida. Además el tiempo transcurrido desde la colonización de las mismas puede influir en la disponibilidad de alimento.

Calculado el índice de diversidad, de las dietas en cada uno de los tramos objeto de estudio sobre el número de ejemplares de cada presa, se obtienen los resultados que muestra la Tabla.IX

Tabla VIII. Porcentajes de frecuencia (%F) y numérico (%N) por presa y zona. CC = número de estómagos con contenido, VA = número de estómagos vacíos.

	ZONA DE BARBO		TRANSICION ES LA		TRANSICION ORBIGO		TRANSICION TERA	
	CC	VA	CC	VA	CC	VA	CC	VA
	%F	%N	%F	%N	%F	%N	%F	%N
TAXONES								
BIVALVOS			0,14	0,05	0,12	0,04	0,37	0,46
GASTEROPODOS	0,98	0,92	1,95	0,49	2,69	1,81	0,37	0,11
OLIGOQUETOS	1,47	0,55	1,67	0,49	1,59	0,70	0,37	0,11
HIRUDINEOS	1,96	0,73	7,10	2,50	8,30	5,99	14,18	8,12
CLADOCEROS	3,43	3,67	8,50	11,00	1,10	1,06	0,37	0,11
OSTRACODOS			0,56	0,22				
ANFIPODOS	11,76	11,19	3,20	1,43	7,69	18,15	1,12	2,17
DECAPODOS	1,47	0,55						
ISOPODOS							9,70	14,07
ARACNIDOS	0,49	0,18	0,70	0,14				
EFEMEROPTEROS	6,37	11,19	21,87	12,37	11,11	12,91	6,72	5,26
ZIGOPTEROS	13,73	15,60	36,91	36,01	6,35	5,64	8,96	4,92
ANISOPTEROS	10,78	4,22	7,66	2,36	1,34	0,48	6,72	3,32
PLECOPTEROS	0,49	0,18	1,67	0,41	0,24	0,18	9,70	4,81
HETEROPTEROS	5,88	12,29	2,92	2,31	1,59	0,70	10,82	10,41
HOMOPTEROS			0,14	0,03				
MÉGALOPTEROS	0,49	0,18	4,60	2,72	1,59	2,07	3,73	4,46
COLEOPTEROS	9,31	6,61	12,53	5,80	2,56	1,50	7,84	5,95
LÉPIDOPTEROS			0,14	0,03				
TRICOPTEROS	1,47	0,55	2,92	1,02	2,20	1,37	6,34	2,75
DIPTEROS	1,47	2,57	6,96	3,46	2,08	2,86	2,61	0,92
TRUCHA A. IRIS							0,75	0,23
TRUCHA	0,49	0,18	1,25	0,25	2,08	0,75	0,75	0,23
LUCIO	0,98	0,37	2,92	0,58	0,49	0,18	10,07	3,09
BARBO	9,80	4,04	2,65	0,52	3,30	1,23	10,45	6,18
CARPA	1,47	0,55	0,14	0,03				
BOGA	22,55	9,91	4,60	1,24	10,01	4,32	11,94	7,44
GOBIO	7,84	3,85	5,15	1,46	11,60	5,20	24,25	9,61
ESCALLO	1,96	0,73	0,97	0,36	1,95	0,79	0,37	0,11
BÉRMEJUELA	8,33	4,40	20,47	10,23	39,44	19,43	5,22	2,63
TENCA			0,56	0,11	0,12	0,04	0,75	0,34
LAMPREHUELA	0,49	0,18	3,62	1,10	14,29	10,31		
GAMBUSIA					0,24	0,09	0,37	0,11
BLACK-BASS	2,94	1,10	0,28	0,05				
P.S.D.	5,39	2,02	2,79	0,58	1,95	0,88	3,73	1,26
ANFIBIOS			2,23	0,49	2,44	1,32	1,87	0,57
REPTILES	0,49	0,18	0,14	0,03				
AVES	0,49	0,73						
MAMIFEROS	1,47	0,55	0,84	0,16			0,75	0,23

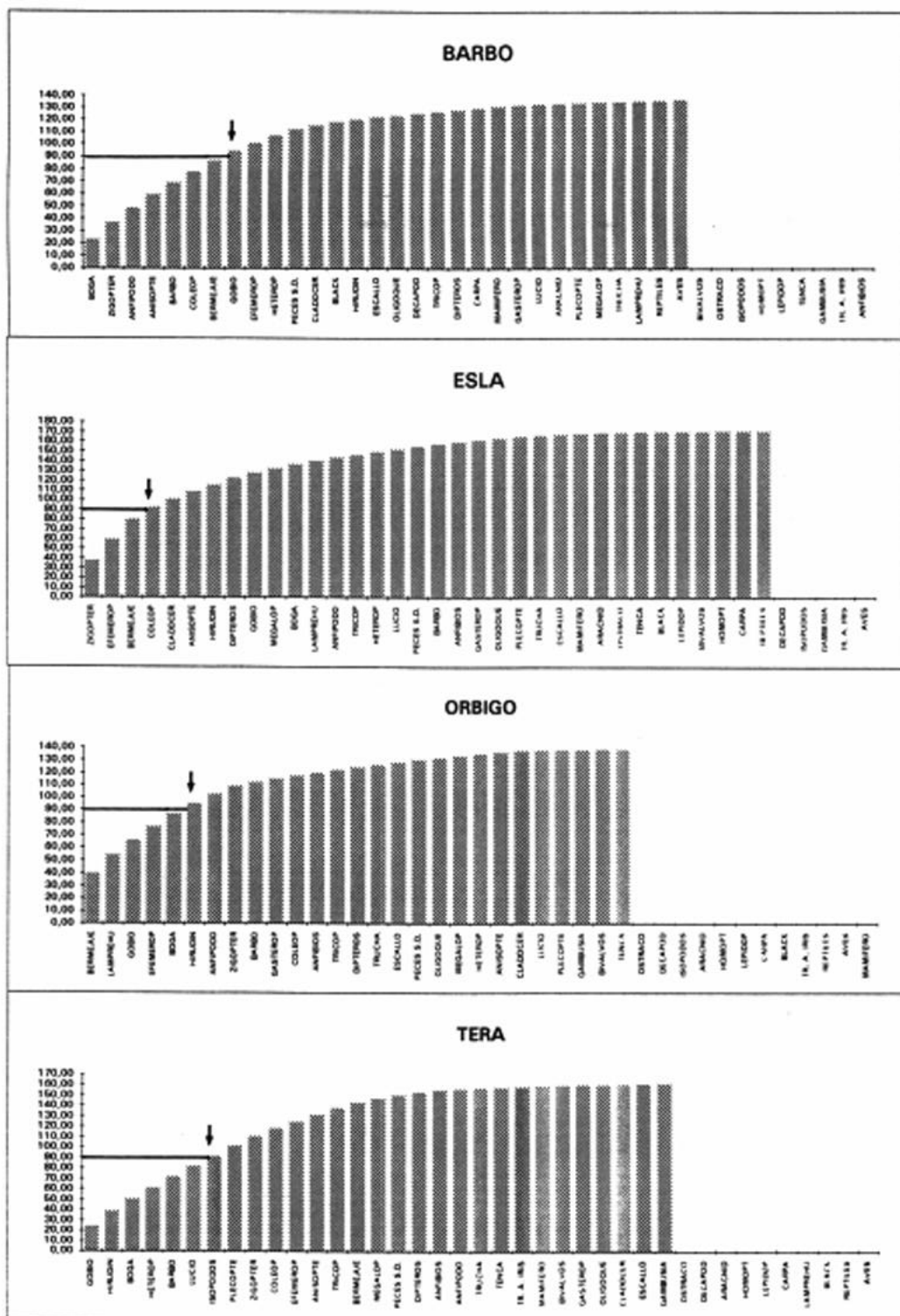


Fig. 56. Índice acumulativo de dominancia de presas de cada zona.

Tabla IX. Valores de la diversidad y sus componentes para los diferentes tramos estudiados

	Barbo	Esla	Orbigo	Tera	TOTAL
Abundancia	545	3638	2270	874	7327
Riqueza	30	34	27	29	39
Uniformidad	0,79	0,65	0,77	0,84	0,76
Diversidad	3,90	3,32	3,65	4,06	3,97

Como puede observarse la uniformidad es elevada en todos los casos y la diversidad alcanza valores próximos a cuatro. Además la heterogeneidad estimada (0,24) es pequeña, lo que indica una gran homogeneidad de dietas en las zonas estudiadas.

Por otra parte el índice de afinidad de Sorensen también muestra que la dieta de las cuatro zonas es cualitativamente muy semejante. Define dos bloques (Fig. 57), el primero de ellos constituido por Orbigo y Tera con una afinidad del 92,86% y el segundo por los dos tramos restantes, Barbo y Esla que muestran una afinidad del 87,5%. Estos dos grupos se unen en un nivel de afinidad del 81,62%.

El análisis cuantitativo de la proximidad entre las dietas de las zonas estudiadas se realizó mediante el estudio de las correlaciones entre cada par de zonas. Se estimaron las regresiones lineales entre los pares de tramos para los siguientes datos: número de ejemplares de cada taxón, porcentaje numérico de cada taxón respecto del total de presas capturadas, frecuencia absoluta de cada taxón y porcentaje de frecuencia de cada taxón respecto al total de estómagos que contenían alimento.

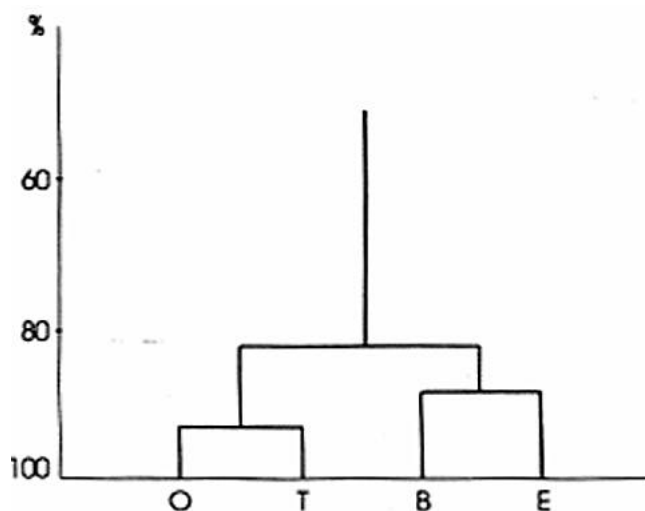


Fig. 57. Dendrograma de afinidad entre las dietas de los diferentes tramos (O: Órbigo, T=Tera, B: Barbo, E:Esla).

La Tabla X muestra la significación de los coeficientes de correlación estimados para cada par de datos. Como puede observarse la correlación fue significativa siempre, a excepción de la mostrada entre las zonas Tera y Orbigo. La utilización de los datos en forma absoluta (número de ejemplares de cada taxón-presa y frecuencia absoluta) revelan, en general, una menor significación, mientras la utilización de los datos relativizados (porcentajes numérico y frecuencia) mostraron una significación más elevada. La utilización del porcentaje numérico aporta significación para todos los pares de datos. Como situación intermedia la aportada al utilizar el porcentaje de frecuencia. La significación de las correlaciones calculadas muestra la semejanza entre las dietas de las zonas consideradas, excepto para las zonas Tera y Orbigo que solo alcanzaron correlación significativa al utilizar el porcentaje numérico de cada taxón. Estos resultados muestran que los tramos que presentan una mayor afinidad son cuantitativamente los más diferentes.

En el análisis factorial de correspondencias, efectuado con el porcentaje de frecuencia de cada taxón-presa en cada zona, se pueden definir las diferencias en cuanto a presas consideradas en cada una de las zonas, en función de la proximidad entre la situación del taxón y de la zona correspondiente. Los resultados del análisis se incluyen en el Anexo X.

Al representar los ejes I y II de dicho análisis (Fig. 58), que acumularon el 45,77 y 30,32 respectivamente del porcentaje de inercia representado, el tramo Esla ocupa una posición que revela una mayor generalización. En torno a él se sitúan las presas que alcanzan una mayor representación en esta zona (contenidas en un trazo discontinuo), pero siguen participando en esta zona todas aquellas contenidas en el trazo de puntos. Muy pocos taxones-presa no han sido utilizados en este tramo, y todos ellos están muy poco representados incluso en las zonas a las que diferencian.

Las presas que quedan incluidas en el triángulo definido por las zonas Tera, Orbigo y Barbo (representadas por T, O y B respectivamente) están presentes en las tres zonas, en mayor medida cuanto más próximas se sitúan a cada zona. Esla (E) ocupa una posición intermedia entre Barbo y Orbigo respecto al eje I. Orbigo y Tera son los más diferentes, como ya lo mostraran las correlaciones efectuadas, y confluyen en características de aguas bajas, zona de Barbo (potamon).

El hecho de que la situación de las zonas queden incluidas en el área de dispersión de las presas revela la participación de la mayoría de ellas en casi todas las zonas. Las peculiaridades vienen marcadas por aquellas presas que se diferencian hacia los extremos de la representación, definiendo aquella zona de la que se sitúan más próximos. Pero estas presas están, en líneas generales, muy poco representadas incluso en aquellas zonas a las que caracterizan; a excepción de la lamprehuela para el tramo del Orbigo, que participa en el 14,29 % de la dieta de esta zona, pero que también está presente en Barbo y Esla.

Tabla X. Nivel de significación de los coeficientes de correlación entre cada par de zonas con los datos que se señalan. O=Zona de transición del Órbigo, E=Zona de transición del Esla, T=Zona de transición del Tera y B= Zona de Barbo. Los niveles de significación están definidos:--=correlación no significativa $p < 0,05$, *=significativa $p < 0,05$, **=significativa $p < 0,01$ y ***=significativa $p < 0,001$.

Número de presas

	O	E	T	B
E	*			
T	--	-		
B	***	***	**	

% Numérico

	O	E	T	B
E	***			
T	*	**		
B	***	***	***	

Frecuencia absoluta

	O	E	T	B
E	***			
T	-	*		
B	*	**	**	

% Frecuencia

	O	E	T	B
E	***			
T	-	*		
B	**	***	**	

Cuando se representan los ejes I y III (con porcentajes de inercia del 45,77 y 23,91 respectivamente) (Fig. 59) se advierten los taxones que diferencian al tramo Esla (situados dentro del trazo de puntos). Como ya ocurriera en otras ocasiones son presas accidentales en esta zona, a excepción de los zigópteros que alcanzaron elevada representación, pero están presentes en todas las demás zonas.

La representación de las cuatro zonas estudiadas a nivel tridimensional podría expresarse como los vértices de un tetraedro casi regular (Fig. 60). La representación de la distribución en el análisis de las presas comunes formaría una esfera que recubre el tetraedro mientras los elementos diferenciadores estarían representados por fuera de dicha esfera. El hecho de que los elementos diferenciadores son presas escasamente representadas y que todas las zonas están participando de la mayoría de las presas denotaría una alimentación generalista y oportunista en todas las zonas estudiadas.

En una secuencia de características, las zonas más diferentes serían Orbigo y Tera como muestra su separación respecto al eje I, dentro de la similaridad que muestran. Ambas se aproximan a la zona de Barbo, que está situada entre ellas respecto a dicho eje, y ésta a su vez se aproxima a la zona Esla, son las más próximas respecto al eje I.

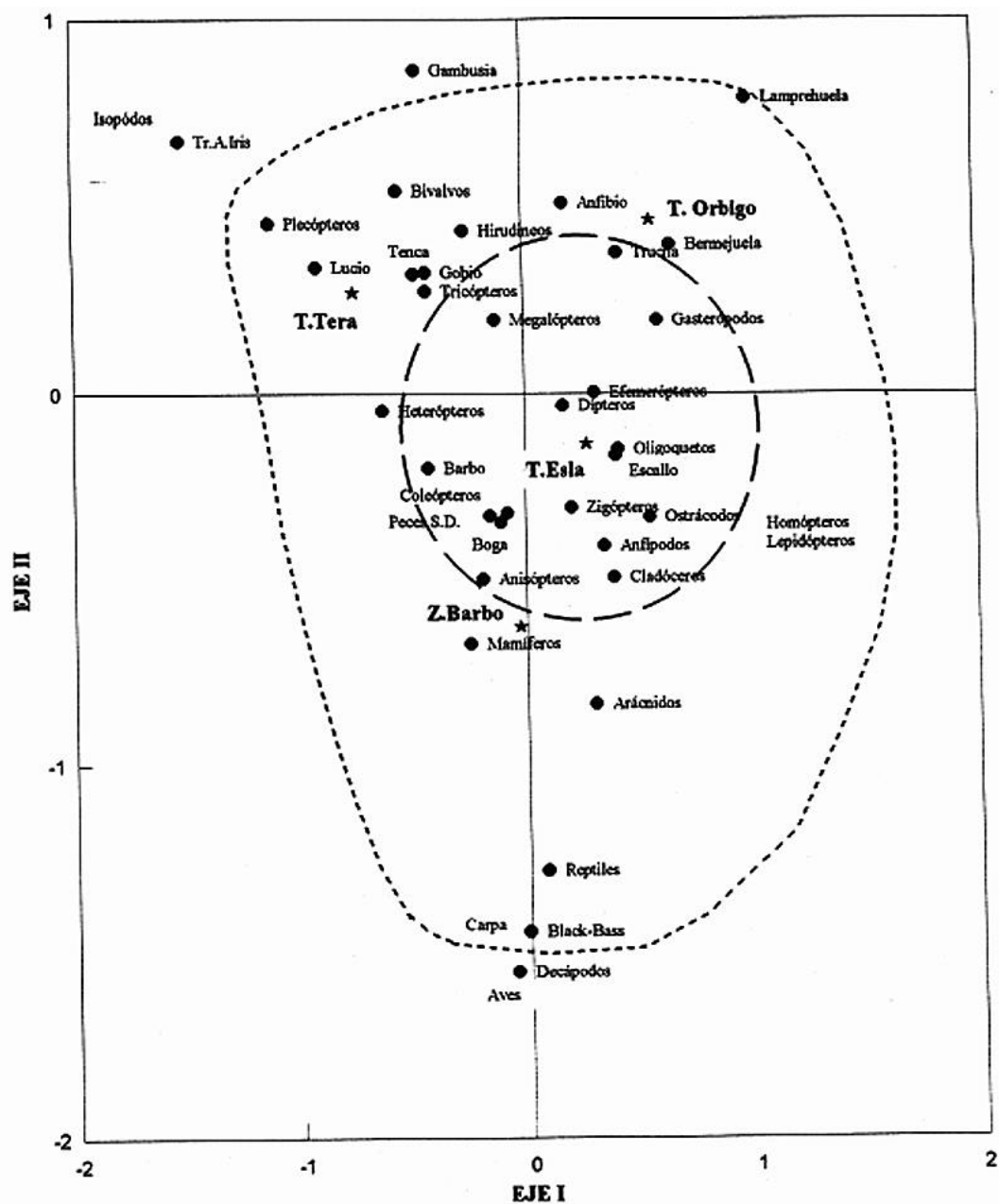


Fig 58. Resultados del análisis factorial de correspondencias de la dieta de los diferentes tramos. La línea de puntos engloba las presas del Esla (dieta más generalista) y el trazo discontinuo las de mayor representación. Porcentajes de inercia de los ejes: Eje I. 45,77 y Eje II=30,72

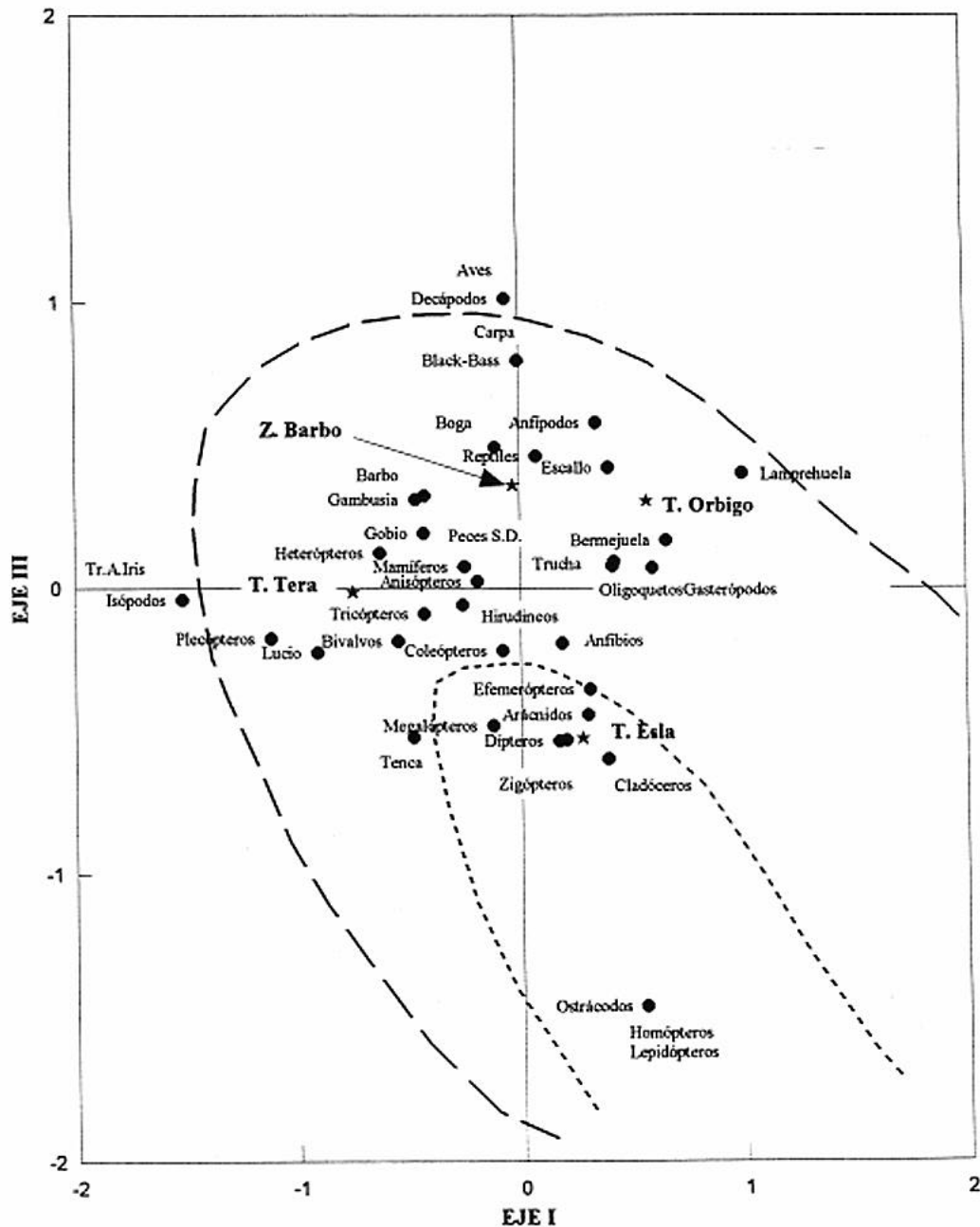


Fig 59. Resultados del análisis factorial de correspondencias de la dieta de los diferentes tramos. Disposición de las zonas y presas en el plano definido por los ejes I y III (porcentajes de inercia Eje I=45,77, REje 23,91). La línea de puntos incluye las presas que definen la zona de Transición esla y el TRazo discontinúo el resto para la misma zona.

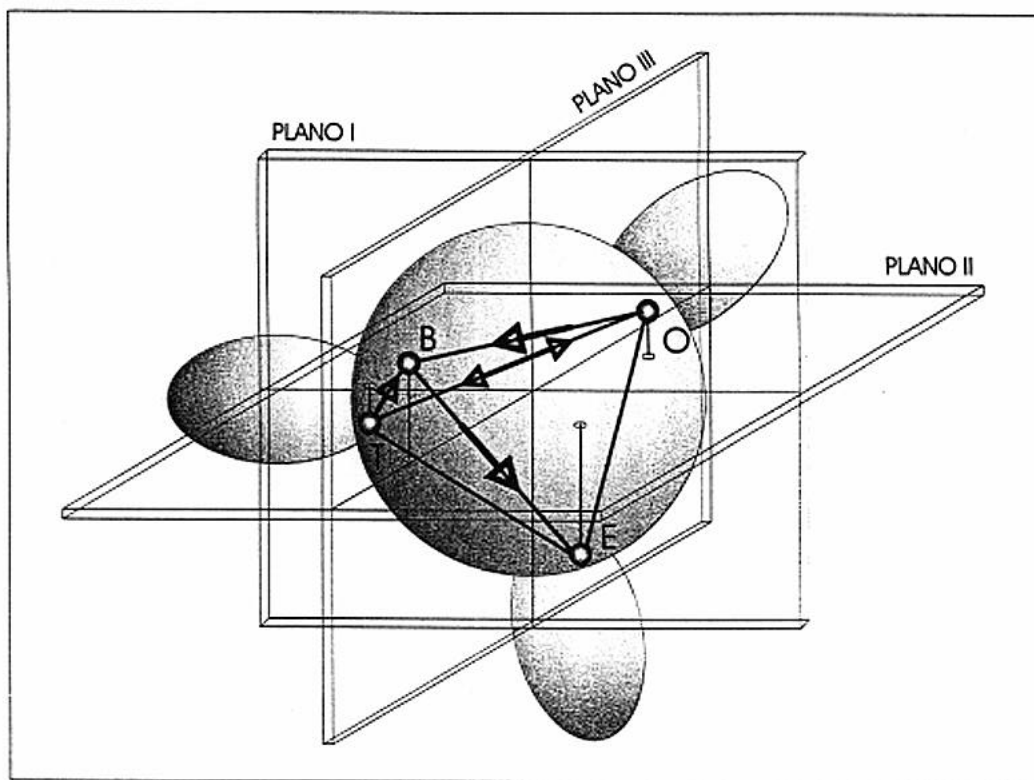


Fig. 60. Proyección tridimensional del análisis factorial de correspondencias de la dieta de los diferentes tramos. El área sombreada contiene las presas consumidas. Las presas comunes a las cuatro zonas están distribuidas en el interior de la esfera. En el interior de la esfera se ha representado las posición de cada zona y las flechas señalan la confluencia o divergencia de dietas (B:Barbo, T:tera, O=Órbigo, E: Esla.)

La relación mostrada por los análisis realizados permite agrupar los ejemplares de todas las zonas estudiadas para evaluar, en conjunto, las variaciones en función de la talla y estacionales de la dieta.

IV.4.3. Variaciones en el uso de los recursos alimenticios en función de la talla

Con el fin de analizar la variación de la dieta del lucio en función de su longitud se han distribuido los ejemplares en rangos de talla de 10 cm, incluyendo cada ejemplar en el rango inferior si no superaba las nueve décimas. Como a partir de 100 cm solo había 3 ejemplares, de 100, 102 y 103 cm. respectivamente, se incluyeron en un sólo grupo representado por la notación >100. El ejemplar más pequeño midió 3,45 cm.

Por lo que se refiere a la intensidad de alimentación, medida como el porcentaje de estómagos que contenían algún tipo de alimento, disminuye conforme aumenta la talla, desde un 91,7% en los más pequeños hasta el rango de 60-70 cm (17%), sigue una ligera recuperación en los rangos sucesivos hasta alcanzar la talla de un metro. Como se ha dicho solo tres ejemplares superaron esta longitud y todos con el estómago vacío (Fig. 61). El número de ejemplares con alimento y los ayunadores fue comparado mediante el test ²

obteniendo diferencias significativas ($p < 0,005$) en función de la talla. Esta misma tendencia en función del tamaño se observó separando los ejemplares por clases de talla en cada tramo de estudio. Esta misma tendencia en función del tamaño se observó separando los ejemplares por clases de talla en cada tramo de estudio.

Los invertebrados de la dieta descienden en importancia, tanto en porcentaje de frecuencia como numérico, al aumentar el tamaño del depredador, pero manteniendo su presencia hasta los 90 cm. Exactamente de forma opuesta se comporta la porción vertebrada, incrementando su importancia, en los dos métodos considerados, al aumentar la talla de los individuos (Figs. 62 y 63). La presencia simultánea de invertebrados y vertebrados alcanza sus valores máximos en tallas comprendidas entre los 20 y 50 cm.

Cabe señalar la temprana aparición de ingesta de vertebrados, apreciándose la captura de pequeños peces, a los que posteriormente se incorporan anfibios, desde los rangos de talla más pequeños del depredador, en este estudio 6 cm de longitud.

Las Tablas XI y XII muestran la variación, a medida que se incrementa la talla, de la importancia de cada presa considerada, tanto para la de frecuencia de aparición como para el porcentaje numérico resaltando las diferencias propias de la utilización de ambos métodos. Para facilitar la lectura e interpretación de estos datos numéricos se ha recurrido a la representación gráfica de los mismos, por taxones, en forma de diagrama de barras (Fig. 64). La representación en la dieta del lucio de cada taxón-presa considerado muestra diferentes patrones que se comentan a continuación.

Escasamente representados se encuentran los bivalvos, tanto en frecuencia como en cuanto al porcentaje numérico se refiere y sólo en tallas de lucio comprendidas entre 20 y 50 cm.

Los gasterópodos aparecen en ejemplares más pequeños, desde los 10 cm., hasta la misma longitud que lo hacían los bivalvos y, aunque por su representación no dejan de ser presas accidentales, son algo más ingeridos que los anteriores, hasta un 4,9%F en ejemplares de 30 a 40 cm.

Los anélidos aparecen representados por oligoquetos e hirudíneos, los primeros comienzan a encontrarse a los 10 cm. y persisten hasta que los lucios alcanzan 60 cm., pero muy escasamente representados. Lo mismo sucede en el segundo caso, aunque muestran frecuencias algo más elevadas y vuelven a aparecer en lucios de 80 a 90 cm.

Son varios los grupos de crustáceos presentes en el espectro alimentario del lucio, y de presencia irregular. Por lo que se refiere a los cladóceros son capturados en un amplio rango de tallas, desde los lucios más pequeños hasta los 60 cm. En las clases de tallas más pequeñas llegan a alcanzar el 23,6% F y 21,6% numérico lo que les convierte en presas habituales.

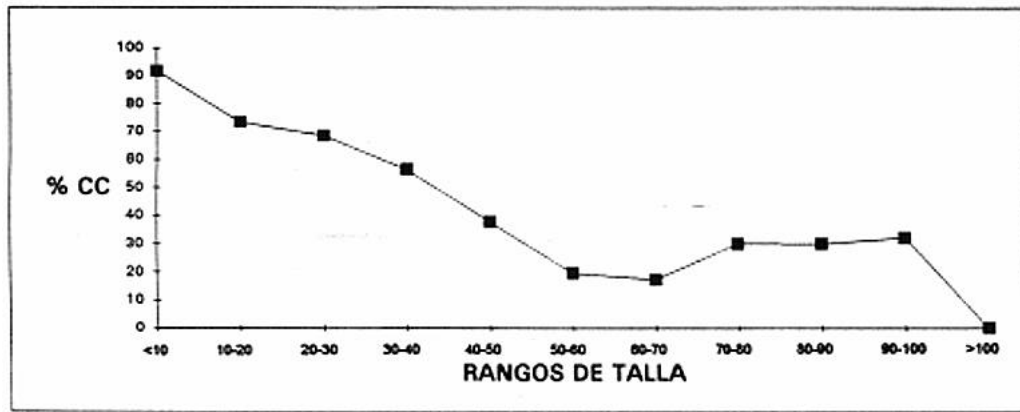


Fig. 61. Variación del porcentaje de estómagos con contenido (CC) en función de la talla.

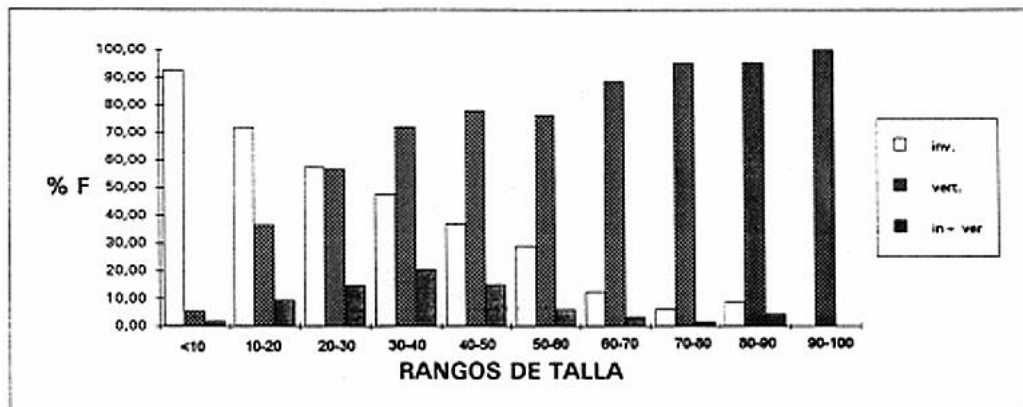


Fig. 62. Frecuencia de aparición (%F) de invertebrados (inv) y vertebrados (vert) y presencia simultánea en función de la talla.

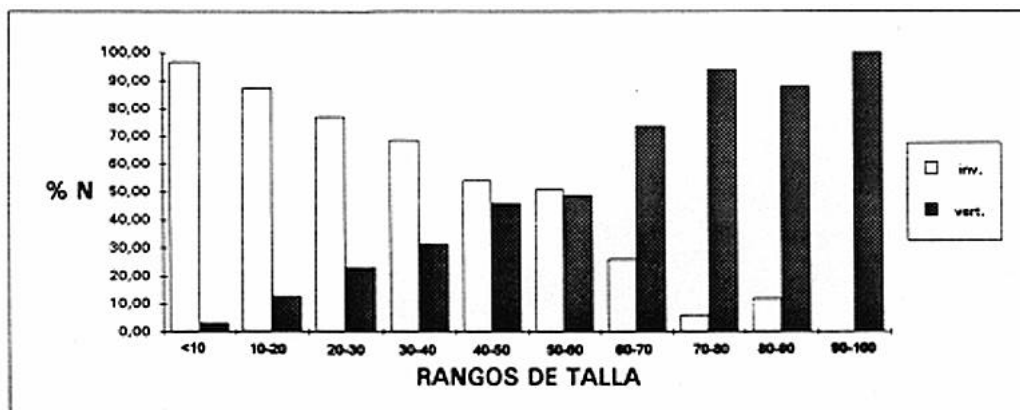


Fig. 63. Porcentaje numérico (%N) de los grupos de presas invertebrados (inv) y vertebrados (vert) para las diferentes clases de talla.

Tabla XI. Datos del porcentaje de frecuencia de aparición por clase de talla y tipo de presa.

PRESAS/RANGO DE TALLAS	PRESAS/RANGO DE TALLAS									
	<10	10-20	20-30	30-40	40-50	50-60	60-70	70-80	80-90	90-100
BIVALVOS			0,17	0,22	0,40					
GASTEROPODOS		0,57	2,05	4,91	1,21					
OLIGOQUETOS		2,01	1,03	2,68	0,40	2,70				
HIRUDINEOS		7,76	12,33	9,38	5,26	3,38			4,55	
CLADOCEROS	23,64	8,91	4,97	0,67	0,40	0,68				
OSTRACODOS	3,64	0,29	0,17							
ANFIPODOS		6,61	8,73	5,13	2,83	4,73	1,15	3,13		
DECAPODOS		0,57				0,68				
ISOPODOS		2,87	1,03	1,79	0,81					
ARACNIDOS		0,29	0,51	0,67						
EFEMEROPTEROS	72,73	31,32	13,01	10,27	4,05	0,68	2,30		4,55	
ZIGOPTEROS	29,09	34,77	21,75	16,29	10,53	7,43	3,45			
ANISOPTEROS		2,01	6,85	6,25	6,07	8,11	3,45	3,13		
PLECOPTEROS	1,82	4,60	1,71	2,01	1,62		2,30			
HETEROPTEROS		1,15	2,91	6,03	8,50	4,05				
HOMOPTEROS			0,17							
MEGALOPTEROS		1,44	4,11	3,35	4,86	0,68	1,15			
COLEOPTEROS		5,75	11,99	9,15	5,26	3,38	4,60			
LEPIDOPTEROS			0,17							
TRICOPTEROS		1,44	3,77	4,91	2,83	2,03				
DIPTEROS	27,27	5,46	4,45	2,68	2,02					
TRUCHA A. IRIS						0,68		1,56		
TRUCHA	1,82	0,29	0,34	1,34	4,86	2,03	2,30	1,56		
LUCIO		0,57	0,51	2,01	4,45	9,46	10,34	7,81	9,09	
BARBO		0,57	2,57	4,02	4,86	2,03	13,79	28,13	40,91	62,50
CARPA					1,21		1,15			12,50
BOGA	1,82	1,72	3,42	8,04	12,15	29,73	37,93	37,50	22,73	12,50
GOBIO	1,82	7,18	10,27	14,96	14,17	11,49	8,05	4,69		
ESCALLO			1,54	2,23	1,21	3,38	1,15			
BERMEJUELA	3,64	20,98	29,45	33,48	28,34	12,84	10,34	9,38		
TENCA		0,86	0,17	0,45	0,40					
LAMPREHUELA	1,82	6,03	11,64	9,82	1,62	2,70	1,15	1,56		
GAMBUSIA		0,29			0,81					
BLACK-BASS					0,81	1,35	1,15	3,13		
P.S.D.		0,57	2,23	3,13	4,05	4,73	5,75	6,25	22,73	12,50
ANFIBIOS		0,29	3,42	1,34	4,45	2,70				
REPTILES				0,22		0,68				
AVES							1,15			
MAMIFEROS			0,17	0,22	0,81	3,38	1,15	3,13		
Mat. animal	9,09	1,15	1,03	1,12		0,68	2,30			
Mat. vegetal		7,47	7,53	8,93	6,88	9,46		1,56		
Mat. mineral		0,57	0,34	0,45	0,81					

Tabla XII. Datos del porcentaje numérico por clase de talla y tipo de presa.

PRESAS/RANGO DE TALLA	<10	10-20	20-30	30-40	40-50	50-60	60-70	70-80	80-90	90-100
BIVALVOS			0,08	0,06	0,47					
GASTEROPODOS		0,14	0,54	2,45	0,70					
OLIGOQUETOS		0,82	0,31	0,80	0,12	1,37				
HIRUDINEOS		2,88	4,70	5,02	3,50	3,77			8,00	
CLADOCEROS	21,60	13,92	7,03	0,63	0,12	1,03				
OSTRACODOS	1,41	0,07	0,16							
ANFIPODOS		4,66	12,54	4,45	2,33	17,47	0,69	3,66		
DECAPODOS		0,14				0,34				
ISOPODOS		2,19	0,74	3,82	0,58					
ARACNIDOS		0,07	0,12	0,17						
EFEMEROPTEROS	42,25	22,98	9,28	9,53	3,50	2,40	1,38		4,00	
ZIGOPTEROS	18,31	29,29	22,55	21,97	16,80	7,19	5,52			
ANISOPTEROS		0,48	2,48	2,51	1,87	4,79	2,76	2,44		
PLECÓPTEROS	0,47	1,37	0,54	1,08	0,82		1,38			
HETEROPTEROS		0,27	1,48	5,94	10,74	4,79	4,14			
HOMÓPTEROS			0,04							
MEGALOPTEROS		0,48	3,22	2,11	6,07	1,03	3,45			
COLEOPTEROS		1,92	7,22	3,60	4,55	5,48	6,90			
LEPIDOPTEROS			0,04							
TRICÓPTEROS		0,48	0,93	3,03	0,82	1,37				
DIPTEROS	12,68	5,14	2,99	1,43	1,05					
TRUCHA A. IRIS						0,34		1,22		
TRUCHA COMUN	0,47	0,07	0,08	0,34	1,40	1,03	1,38	1,22		
LUCIO		0,14	0,12	0,51	1,28	4,79	6,21	6,10	8,00	
BARBO		0,27	0,70	1,54	2,92	1,03	9,66	21,95	36,00	50,00
CARPA					0,35		0,69			10,00
BOGA	0,47	0,41	1,20	3,54	5,72	15,75	24,83	36,59	20,00	30,00
GOBIO	0,47	2,81	2,56	5,02	5,83	6,16	6,21	6,10		
ESCALLO			0,54	0,63	0,47	2,05	0,69			
BERMEJUELA	0,94	6,52	9,78	14,21	23,69	9,59	15,86	10,98		
TENCA		0,27	0,04	0,11	0,12					
LAMPREHUELA	0,94	1,92	6,21	4,05	0,82	1,71	0,69	1,22		
GAMBUSIA		0,07			0,23					
BLACK-BASS					0,23	0,68	0,69	2,44		
P.S.D.		0,14	0,58	0,91	1,28	2,40	3,45	3,66	24,00	10,00
ANFIBIOS		0,07	1,16	0,40	1,40	1,37				
REPTILES				0,06		0,34				
AVES							2,76			
MAMIFEROS			0,04	0,06	0,23	1,71	0,69	2,44		

Los ostrácodos tienen más limitada su presencia, hasta los 30 cm. y con pequeños porcentajes para los dos métodos considerados.

También los anfípodos muestran un pequeño aporte a la dieta del lucio, pero inician su aparición a partir de los 10 cm. y siguen siendo capturados hasta que el lucio alcanza una talla elevada, los 80 cm.

Por su parte los decápodos muestran una esporádica y pobre aparición. Su presencia cabe ser considerada como testimonial.

También es residual la presencia de isópodos, en longitudes comprendidas entre 10 y 50 cm. una clase de talla anterior.

Los arácnidos son capturados, igualmente, de forma esporádica en las clases de talla comprendidas entre los 10 y los 40 cm.

Entre los grupos de insectos que aparecen en el espectro alimentario del lucio se advierten marcadas diferencias, así los efemerópteros están muy bien representados. En el primer rango de talla considerado alcanzan el 72,7% F (42,3% N) lo que les convierte en una presa preferencial para ése método, disminuyendo progresivamente su aporte a la dieta, pero manteniéndose hasta que los lucios alcanzan 90 cm de longitud.

También es persistente, en cuanto a longitud de los lucios se refiere, la presencia de zigópteros. Se mantienen en la dieta hasta que los ejemplares se aproximan a los 70 cm., aunque menos representados que los efemerópteros para los ejemplares más pequeños, su presencia es más elevada en el resto de las clases de talla que se mantienen.

Los anisópteros son menos frecuentes y más escasos que los zigópteros. Inician su presencia cuando los lucios ya han alcanzado los 10 cm. y se mantienen hasta los 80.

En cuanto a plecópteros aparecen en la dieta de este depredador desde las tallas más pequeñas hasta longitudes próximas a los 80 cm., aunque no son abundantes y su frecuencia de aparición en ningún caso excede el 4,6%.

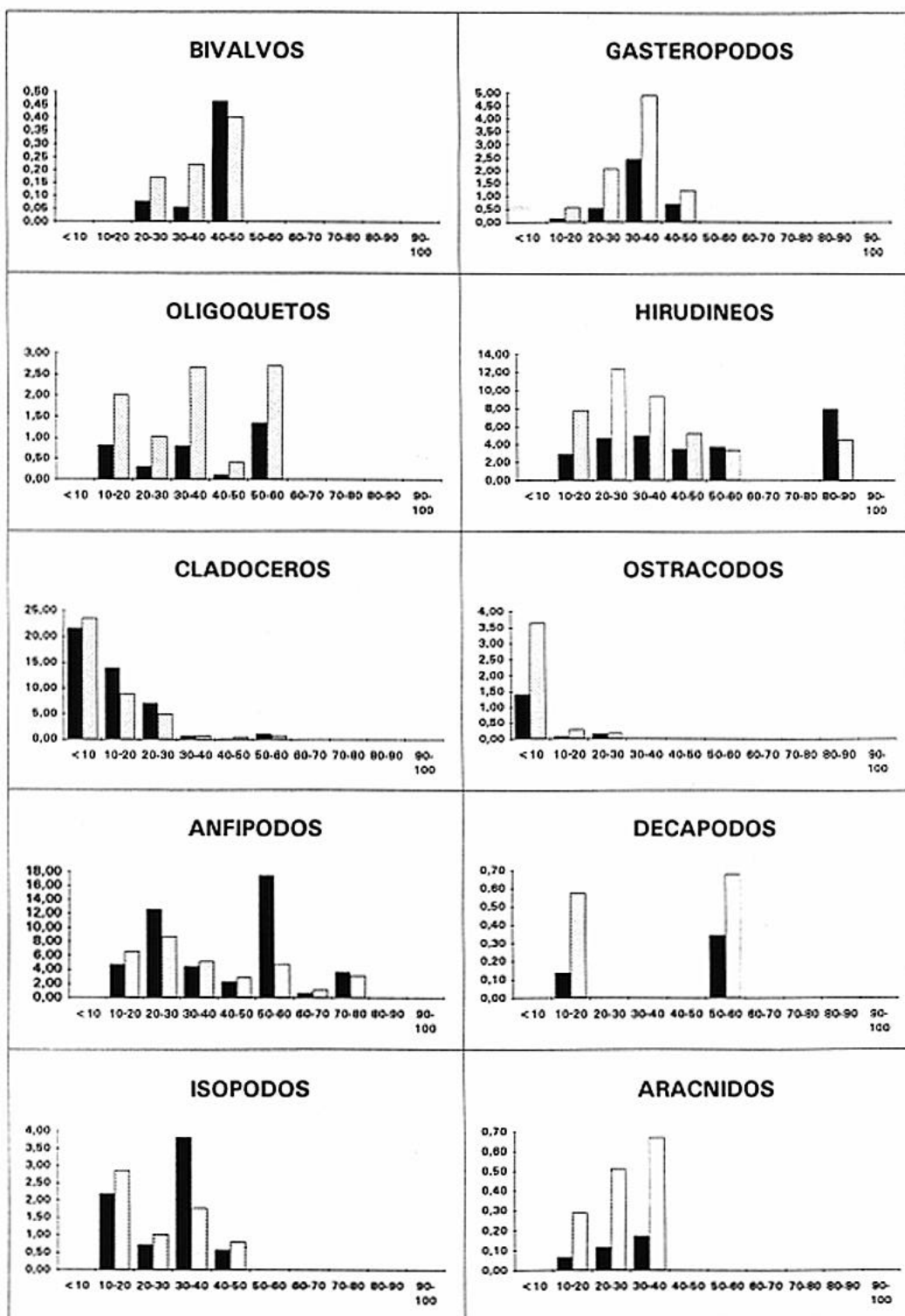
Los heterópteros, ven incrementar su participación a medida que aumenta la talla de los lucios y aún están presentes cuando aquellos alcanzan 60 cm. Por su parte los homópteros muestran una presencia meramente testimonial.

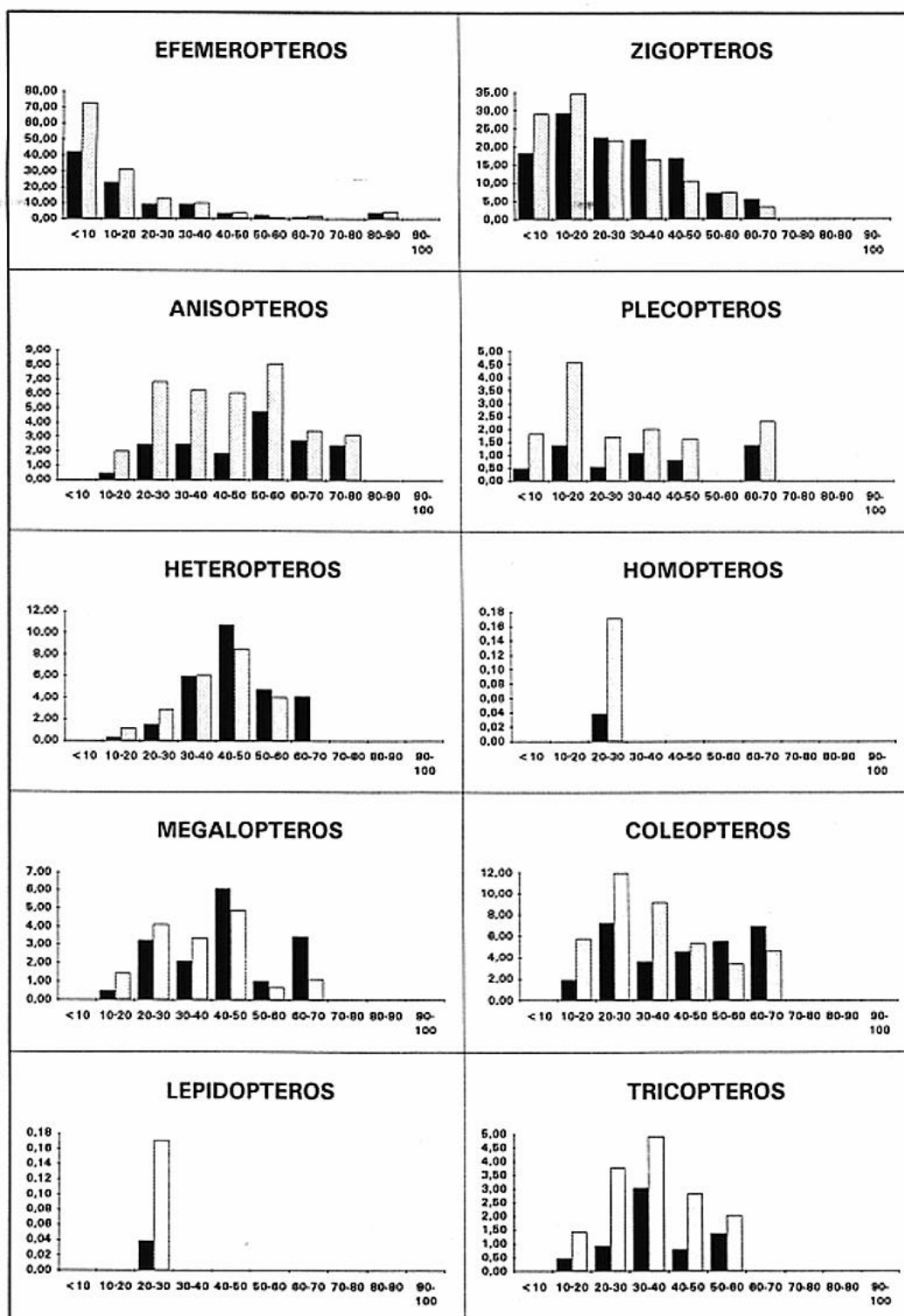
Desde que los lucios miden 10 cm. hasta la clase de talla que finaliza en 70 cm se puede advertir la presencia moderada de megalópteros, tanto en la frecuencia como en porcentaje numérico.

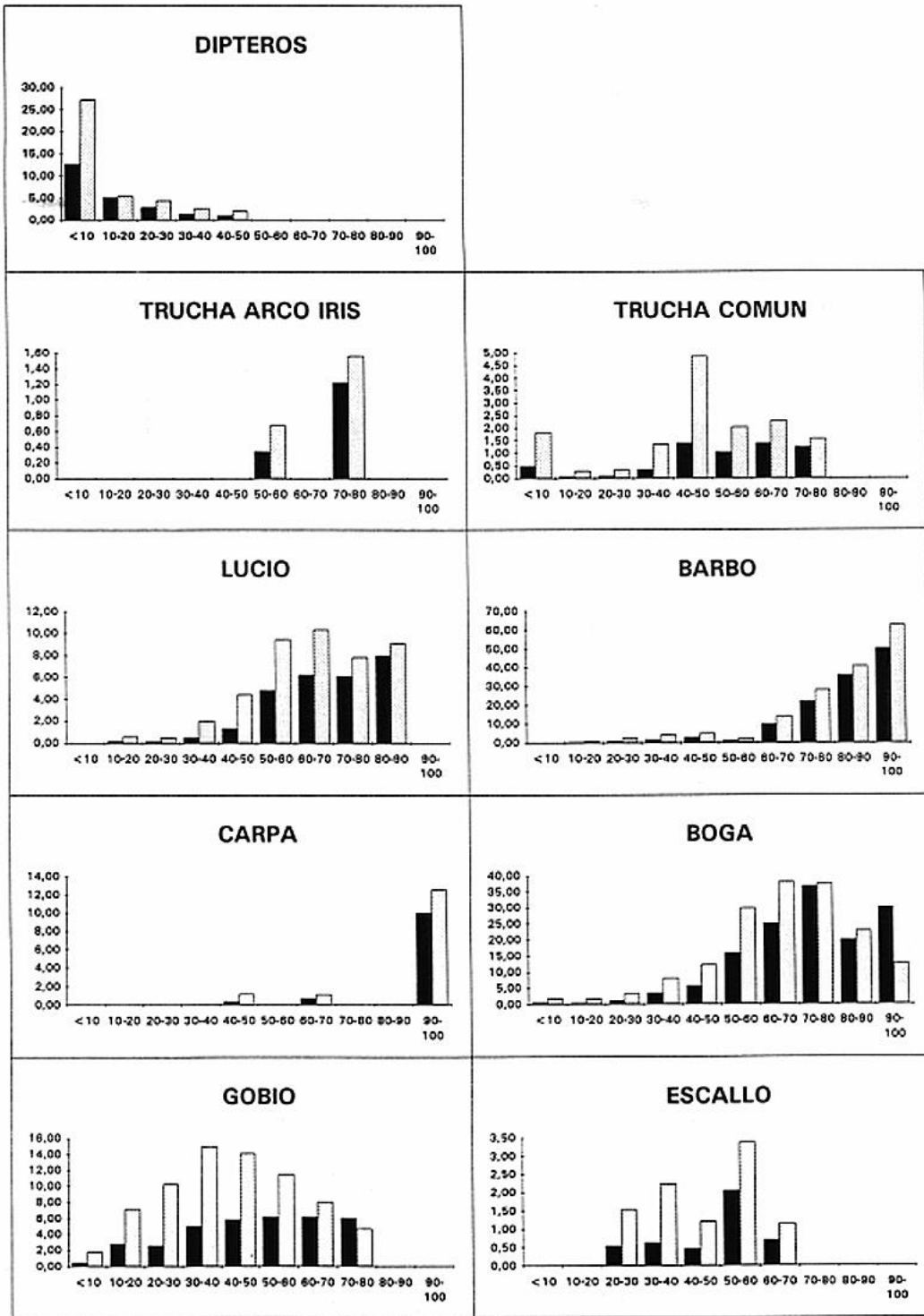
En el mismo rango de talla que los anteriores se encuentran los coleópteros, aunque mejor representados que aquellos. Su frecuencia oscila entre el 3,38 y 12 % según la clase de talla considerada.

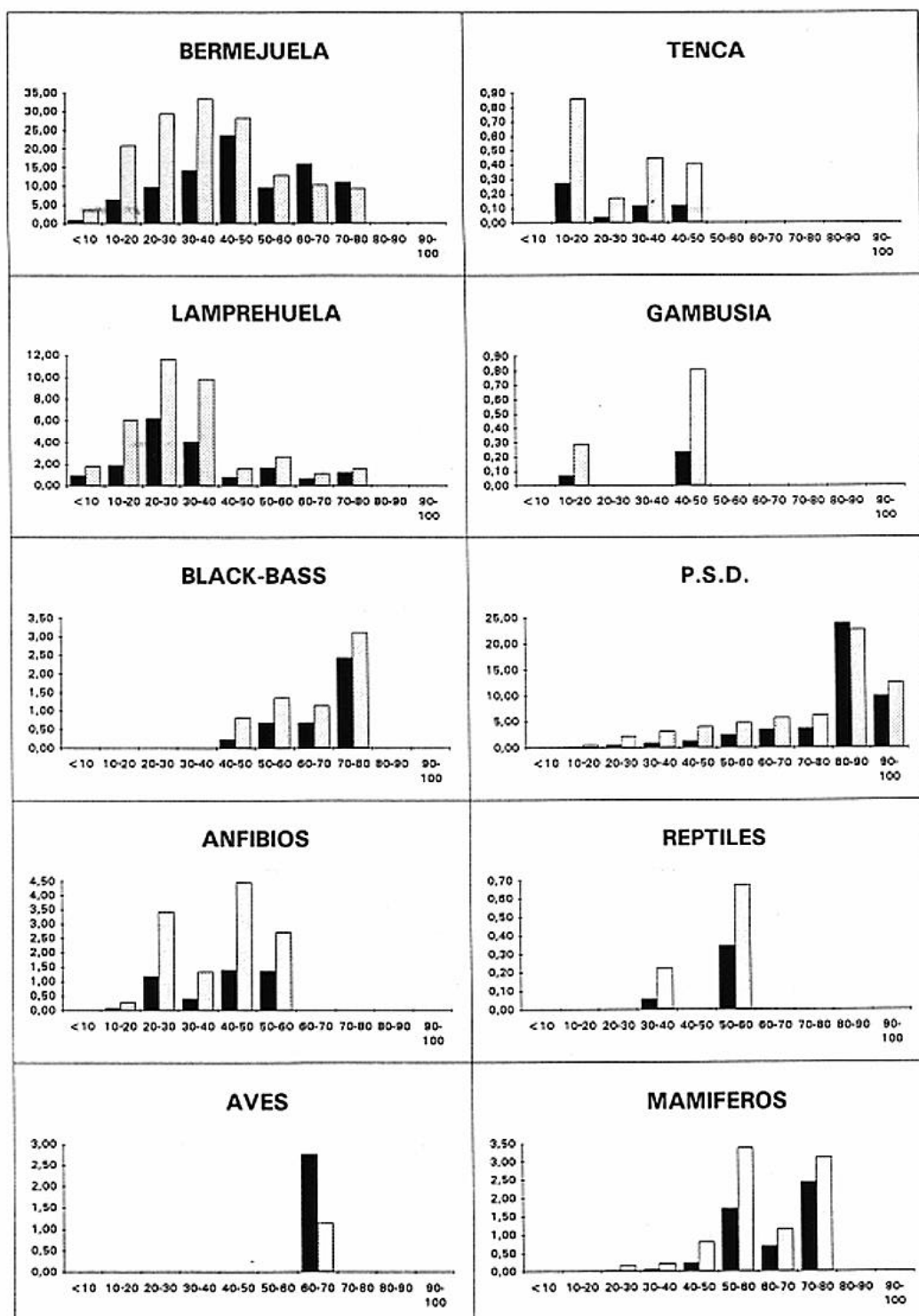
Meramente testimonial es la presencia de lepidópteros que, no obstante, demuestra la disposición del lucio a ingerir todas aquellas presas que estén a su alcance.

Fig. 64. Variaciones de cada taxón presa en función de la talla. Los rangos de talla en abcisas. En ordendas se muestran los porcentajes de frecuencia (□) y numérico (■)









Los tricópteros comienzan a encontrarse en ejemplares de 10 cm y desaparecen de la dieta del lucio antes de que estos alcancen 60 cm. de longitud.

Desde los ejemplares más pequeños considerados aparecen como componente de la dieta los dípteros, disminuyen su aportación a medida que avanza la talla, desapareciendo totalmente a partir de los 50 cm.

Al iniciar la descripción del comportamiento de la porción vertebrada de la dieta, en función de la talla del lucio, mencionar que corresponde a los peces, en su conjunto, el aporte fundamental a la alimentación de esta especie, si bien al descender la determinación de los ejemplares a nivel específico los valores de los porcentajes considerados, tanto frecuencia como numérico, no son muy elevados en ninguna de las especies presa considerada.

Desde las tallas más pequeñas consideradas se advierte la presencia de peces en sus estómagos.

La ingesta de carpa, gambusia y trucha arco iris es meramente testimonial .

La presencia de trucha común, al considerar la totalidad de los ejemplares, es muy escasa y poco frecuente. No obstante, aparece desde los ejemplares de lucio más pequeños hasta casi los 80 cm. de longitud.

También se constata el canibalismo para el lucio. En efecto, individuos de esta especie son ingeridos por sus congéneres. Tanto su importancia en número como la frecuencia de su ingestión se va incrementando, desde los 10 cm. (0,57% F/ 0,14% N), hasta la última clase de talla en que está presente, cuando alcanza 90 cm.; en este momento representa el 9,09 % F y 8% N.

El barbo también es objeto de captura de los lucios. Desde que alcanza los 10 cm. consume esta especie y su importancia se va incrementando, en cualquiera de los dos métodos considerados, a medida que aumenta la talla del depredador.

La boga ha sido encontrada en lucios de todas las tallas. Su presencia se incrementa, tanto en número como frecuencia, hasta que los lucios se aproximan a los 80 cm. A partir de esta talla su presencia disminuye, aunque sigue siendo elevada.

Hasta la clase de talla 70-80 cm. también ingieren gobios. Su representación en porcentaje numérico no es muy elevada, adquiriendo mayor relevancia en el porcentaje de frecuencia.

El escallo, al igual que en el medio natural no es muy abundante en los estómagos de lucio. Sin embargo cabe señalar que es presa de éstos desde que alcanzan los 20 cm. hasta que se aproximan a los 70.

Unicamente cuando los lucios llegan a los 80 cm. desaparece de sus contenidos estomacales la bermejuela, si bien a partir de esta talla es muy escasa la ingesta de cualquier alimento. Mientras aparece como presa lo hace en porcentajes elevados en ambos métodos.

Sólo se ve superada su presencia por la de bogas y barbos en el caso de los ejemplares más grandes.

La tenca aparece en ejemplares de lucio que han superado los 10 cm y se mantiene hasta que se aproximan a los 50, con aportaciones pequeñas en los dos métodos considerados.

Asimismo la lamprehuela está representada en la dieta de estos ejemplares desde sus más pequeñas tallas. La mayor incidencia de esta especie aparece en tallas entre 20 y 40 cm.

El black-bass sólo es comido por ejemplares entre 40 y 80 cm., muy escasamente representado por ambos métodos.

En el apartado correspondiente a peces sin determinar se incluyen aquellos restos cuyo avanzado estado de digestión ha impedido su determinación. Están representados en la dieta, en mayor o menor medida, desde que los lucios alcanzan los 10 cm de longitud.

Otro grupo de vertebrados, los anfibios, aparece representado en la dieta del lucio desde que este alcanza los 10 cm. de talla hasta que se aproxima a los 60, aunque no son abundantes ni frecuentes.

Con carácter meramente testimonial la presencia de reptiles y aves, una vez más, nos recuerda el oportunismo depredador de la especie.

Por su parte los mamíferos, si bien no son abundantes, alcanzan una distribución amplia en cuanto al rango de talla de los lucios que los capturan: desde los 20 hasta casi 80 cm.

De forma global cabe señalar, en lo que al método numérico se refiere, que pocos taxones superan el 20% de representación. Hasta que los lucios están próximos a alcanzar los 40 cm, son grupos de invertebrados los que están mejor representados en sus estómagos y a partir de dicha talla son vertebrados quienes los superan y sustituyen.

Cladóceros y efemerópteros son los más consumidos por las tallas pequeñas, hasta los 10 cm, mientras en el siguiente rango de talla se mantienen los efemerópteros a quienes se suman los zigópteros, que a su vez van a mantener su dominancia hasta los 40 cm, talla en que las bermejuelas son la presa mejor representada en el método considerado. En el intervalo de 50 a 60 cm ninguna de las presas referidas alcanza el 20% del total. A los 60 cm comienzan a ingerir gran número de bogas y en el rango que se inicia en 70 cm se incorporan los barbos; que van aumentando progresivamente su representación a medida que aumenta el tamaño de los lucios. En estas tallas, que podríamos denominar "grandes lucios", la riqueza de su dieta disminuye drásticamente y así las presas que continúan formando parte de ella aumentan su representación en función del método numérico.

En cuanto al método de frecuencia son ligeras las modificaciones que se producen respecto al anteriormente descrito. Únicamente en dos ocasiones podemos hablar de presas preferenciales, con porcentaje de frecuencia superior a 50. En la clase de tallas más pequeñas, hasta los 10 cm, podemos mencionar a los efemerópteros, y en el rango más elevado que

presentaron alimento, de 90 a 100 cm, los barbos, si bien en este caso la fiabilidad del porcentaje es más pequeña, como también lo es el número de ejemplares.

Para el rango de 10 a 20 cm las presas mejor representadas son efemerópteros y zigópteros, con porcentajes respectivos de 31,3 y 34,7, se produce la incorporación, con frecuencia inferior al 20% de bermejuelas, quienes mantienen su dominancia hasta que los lucios llegan a los 50 cm. Para el resto de las tallas y presas debemos remitirnos a lo referido para el método numérico, si bien los valores de los porcentajes alcanzados en cuanto a su frecuencia son ligeramente más altos que en aquel.

Cuando representamos conjuntamente frecuencia y abundancia pocos son los taxones que superan el 10% de ambos parámetros y a ellos nos referiremos como presas a tener en cuenta. Consideramos este porcentaje límite por su coincidencia con el valor inferior de frecuencia que pueden presentar las presas secundarias en la clasificación de SORBE (1972).

Así en función de la talla del lucio la Figura 65 nos permite observar cómo van sustituyéndose las presas a medida que el depredador aumenta de tamaño. En ella se señalan no solo las presas que cumplen el requisito previamente establecido sino también aquellas otras que lo sobrepasan en uno de los métodos considerados.

Para los ejemplares menores de 10 cm únicamente invertebrados superan el criterio establecido: efemerópteros, cladóceros, zigópteros y dípteros. Antes de alcanzar los 20 cm son efemerópteros y zigópteros los que ocupan las posiciones más destacadas y aún los cladóceros están al borde de los porcentajes límite marcados. Se incorporan las bermejuelas como primeros peces consumidos con cierta importancia. Esto nos permite definir, para las tallas mencionadas, una dieta fundamentalmente invertebrada.

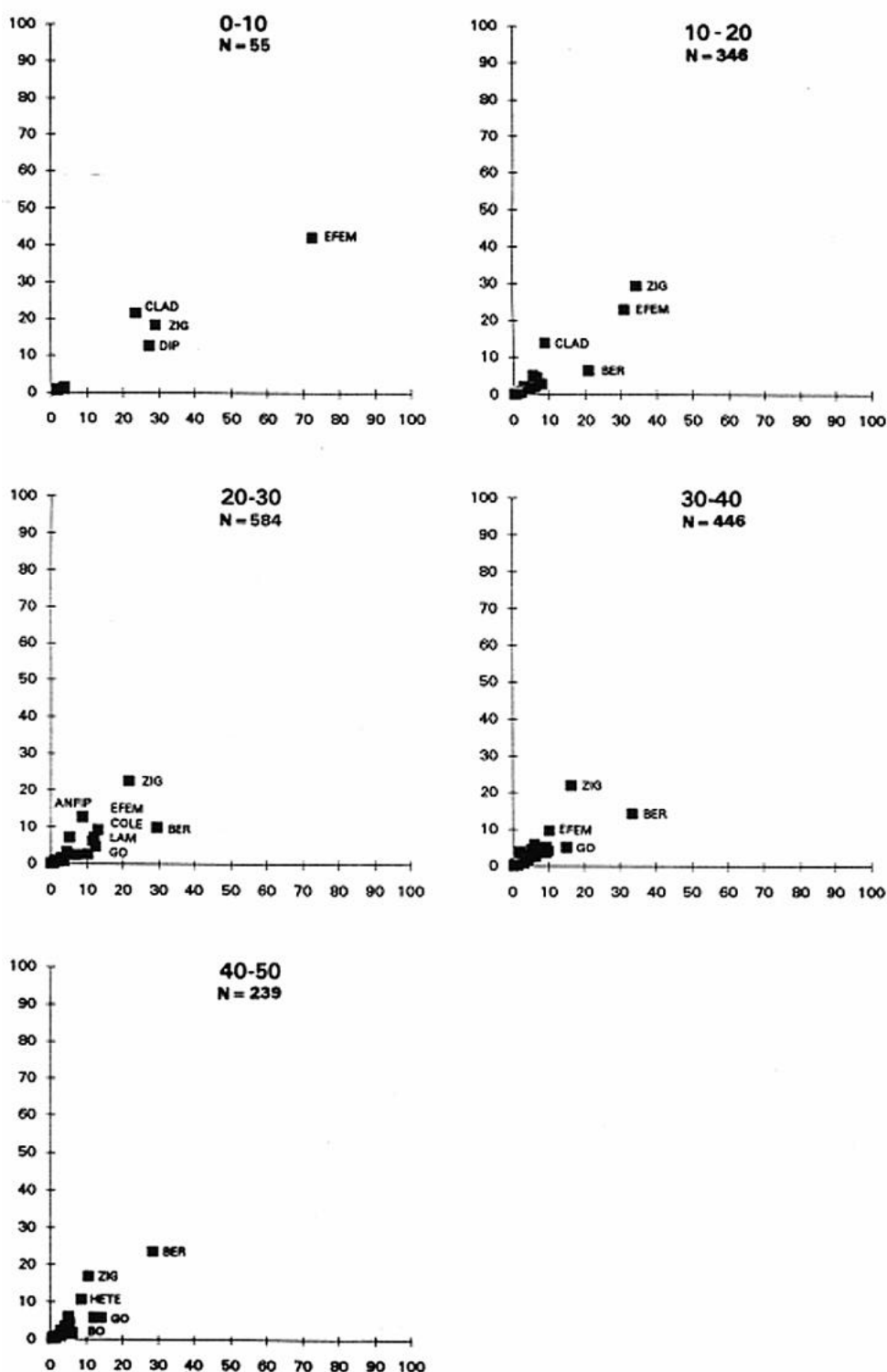
Entre los 20 y los 40 cm zigópteros y bermejuelas, en este orden, destacan sobre el resto de las presas, lo que supone una dieta mixta con dominancia de invertebrados. Aún mantienen en alguna medida su importancia algunos invertebrados y comienzan a destacar algunas especies de peces, como muestran las representaciones correspondientes a estas tallas.

Desde que los lucios alcanzan los 40 cm hasta que se aproximan a los 60 los peces son presa relevante en cuanto a la frecuencia de aparición se refiere, pero numéricamente los invertebrados mantienen su importancia, sobre todo hasta los 50 cm, por lo que aún cabe considerar la continuidad de la dieta mixta.

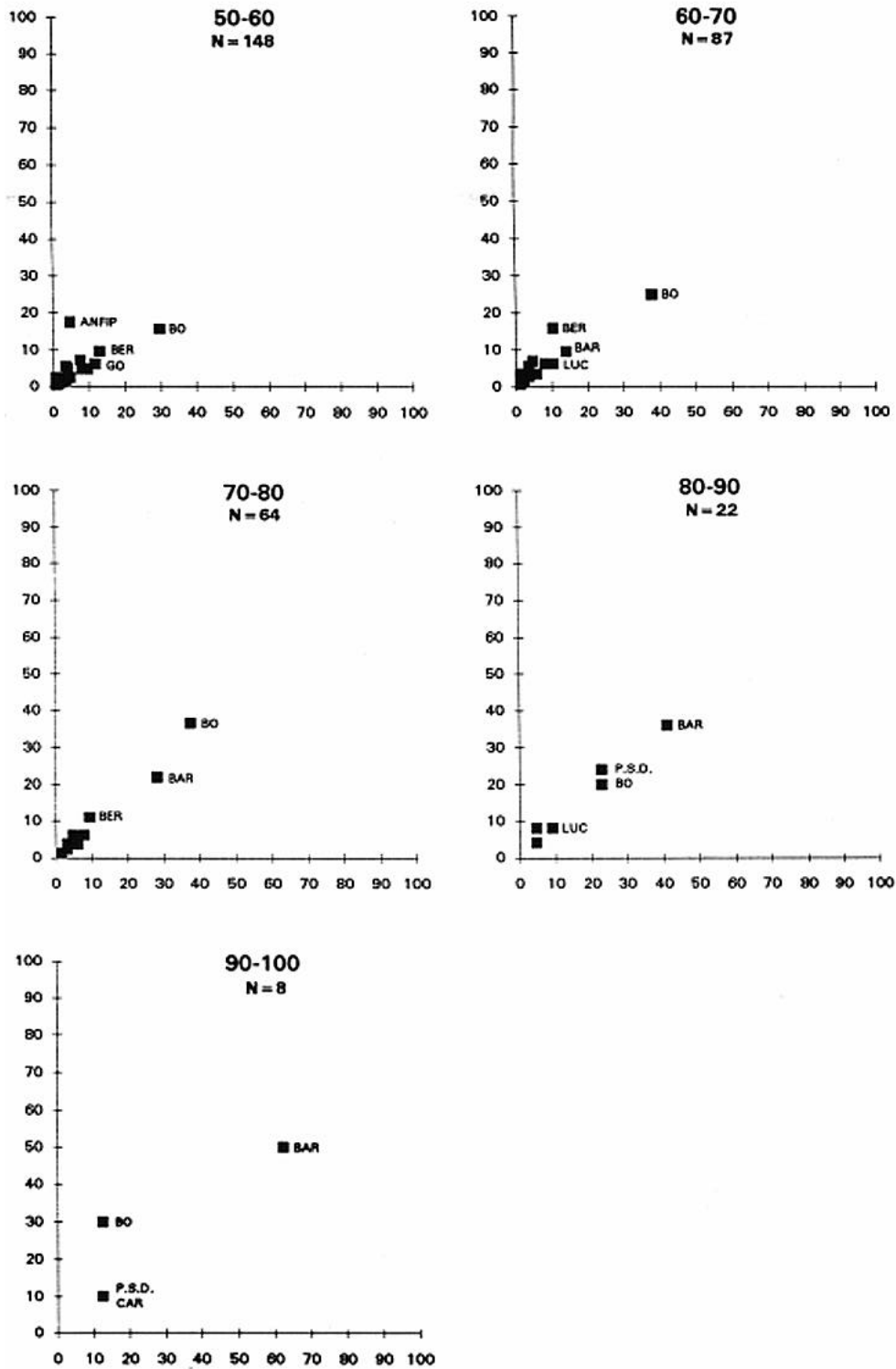
A partir de los 60 cm sólo aparecen diferentes especies de peces con una representación conjunta de frecuencia y abundancia superior, simultáneamente, al 10%.

En esta secuencia de tallas la representación gráfica nos aporta una idea de cómo se sustituyen en importancia unas especies presa por otras a medida que se incrementa la talla del lucio. Así las bermejuelas son sustituidas en importancia en la misma medida en que se incrementa la boga, y ésta es sustituida, posteriormente, por el barbo. En las tallas más grandes aparecen las carpas.

Fig. 65. Muestra la representación, para cada clase de talla considerada, de los dos métodos utilizados. Se señalan las presas que superaron el 10% en alguno de los dos métodos. En abcisas se representa la frecuencia de aparición de las presas y en ordenadas la abundancia, expresada como porcentaje numérico sobre el total de presas. en cada caso se indica el número de ejemplares que contenía alimenton.



CLAD: Cladóceros, ANFI: Anfípodos, EFEM: Efemerópteros, ZIG: Zigópteros, HETE: Hererópteros, COLE: Coleópteros, DIP: Dípteros, LUC: Lucio, BAR: Barbo, CAR: Carpa, BO: Boga, GO: Gobio, BER: Bermejuela, LAM: Lamprehuela, PSD: Peces sin determinar.



CLAD: Cladóceros, ANFI: Anfibios, EFEM: Efemerópteros, ZIG: Zigópteros, HETE: Hererópteros, COLE: Coleópteros, DIP: Dípteros, LUC: Lucio, BAR: Barbo, CAR: Carpa, BO: Boga, GO: Gobio, BER: Bermejuela, LAM: Lamprehuela, PSD: Peces sin determinar.

El análisis de la correlación entre la frecuencia de cada taxón presa en cada clase de talla, expresando los niveles de significación entre todos los pares de talla posibles, aporta una idea clara de la variación del tipo de alimentación en función de la talla (Fig. 66). La matriz de correlación obtenida se presenta en el Anexo XI.

Este análisis corrobora los tipos de alimentación que se habían establecido a la vista de la frecuencia y abundancia de los diferentes grupos consumidos. Las dos clases de talla más pequeñas están unidas por una correlación elevada, a estas tallas ya se les había asignado una dieta basada en invertebrados. Entre los 20 y los 50 cm de longitud se aprecian correlaciones muy significativas, no solo entre las clases consecutivas sino también de forma alterna. Este análisis mostraría la correspondencia de la dieta mixta con dominio de invertebrados para aquellas tallas comprendidas entre los 20 y los 50 cm y revela la utilización únicamente de la frecuencia de aparición de cada tipo de presa. Esto desplazaría ligeramente las tallas para las cuales se había establecido el dominio de invertebrados. Entre las clases de talla 40-50 y 50-60 cm la conexión es muy significativa, pero ya no es tan elevada entre clases de talla alternas, tanto hacia tallas menores como hacia aquellas más elevadas. Denotaría que para ese rango de talla se establece la dominancia de los vertebrados, pero aún muestra un estrecho parecido con las tallas anteriores por la ingesta de invertebrados. Se puede asignar como dieta mixta con dominio de vertebrados y sería la clase de tallas que marca la transición hacia la dieta ictiófaga.

A partir de los 60 cm existen muy pocas conexiones con tallas más pequeñas. Hacia las mayores el gradiente de correlación está muy marcado. Las tallas correlativas y las alternas muestran una correlación muy significativa; una distancia de tres clases de talla solo está unida por el menor nivel de correlación representado. Se corresponde con aquellas longitudes que basan su alimentación en vertebrados (que son fundamentalmente peces).

IV.4.4. Relación entre el tamaño del depredador y el de la presa

Es precisamente el análisis gráfico de la dieta (Fig. 65) el que muestra la idea de la relación talla presa/ talla depredador medida sobre la longitud de los peces-presa, pues a medida que este crece puede ingerir especies de mayor tamaño. A este respecto se ha evaluado la relación existente entre la talla de los lucios y la de los peces-presa que pudieron ser medidos (en ambos casos se consideró la longitud total en mm). Para el total de las presas consideradas (N = 219) los resultados muestran que a medida que aumenta la talla de los lucios aunque son capaces de ingerir presas más grandes, continúan capturando presas de tallas pequeñas. La Figura 67 muestra este hecho. La correlación existente entre la talla del pez ingerido y aquella de los lucios es positiva, lineal y significativa ($p < 0,001$).

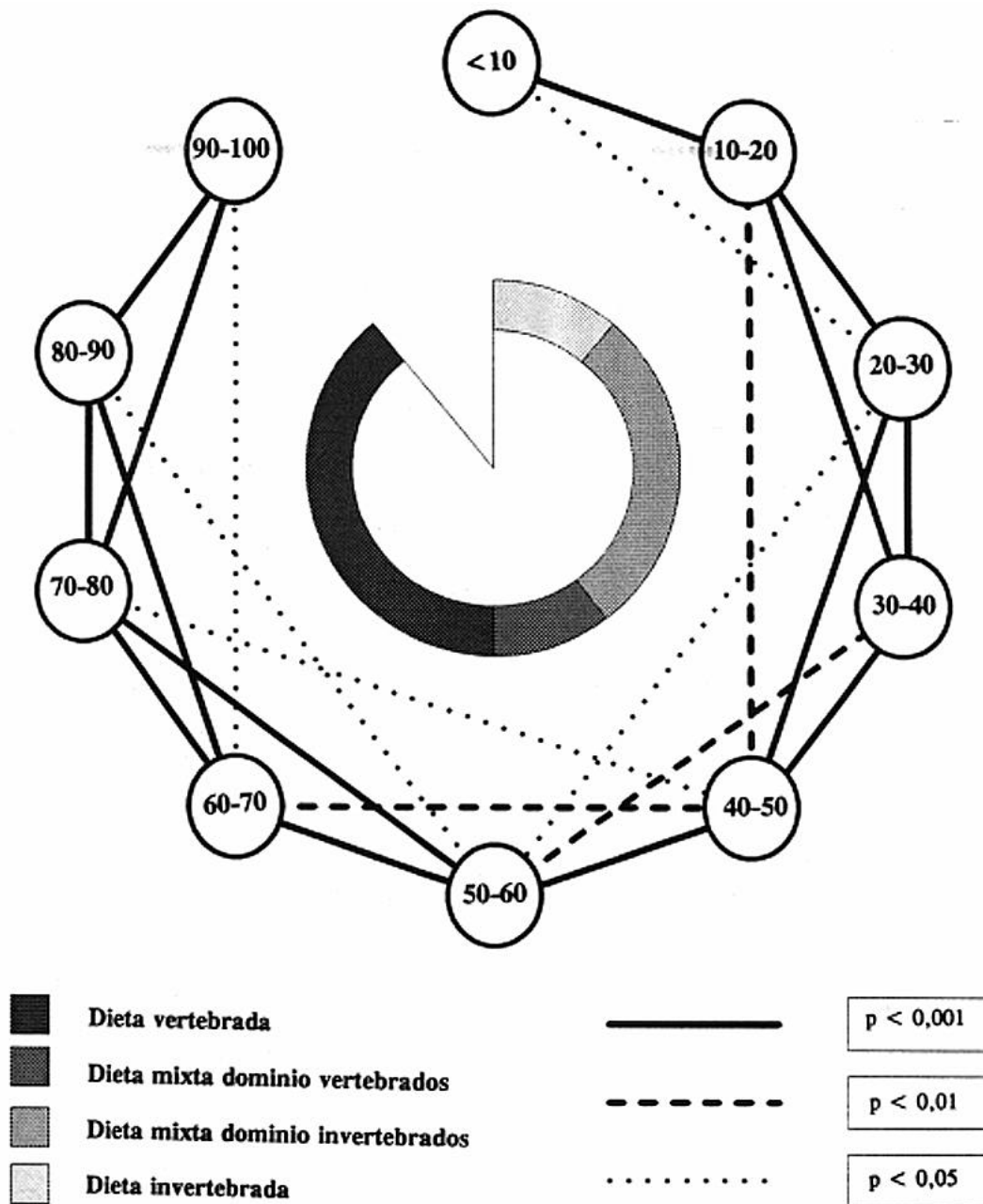


Fig. 66. Sucesión de la dieta en función de la talla. Se indica en el círculo el cambio de dieta y en el polígono exterior las correlaciones entre clases de talla como diferente nivel de significación.

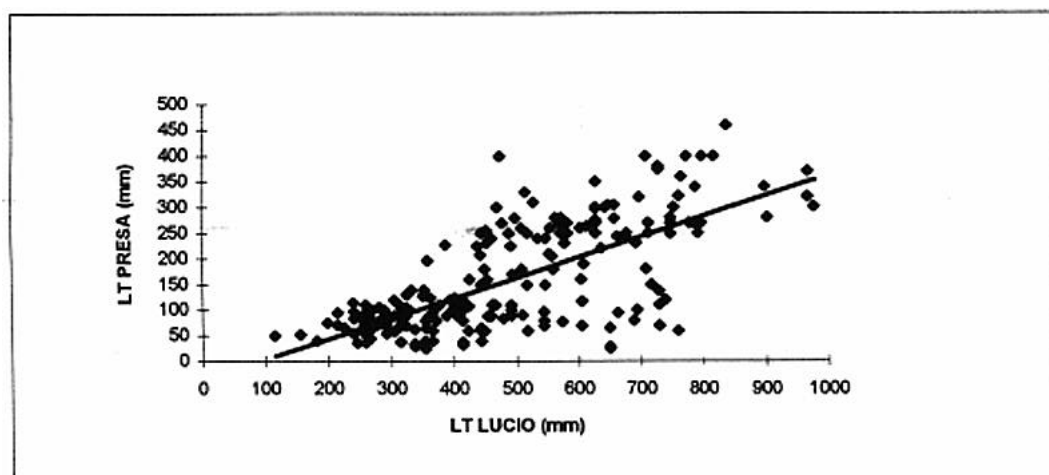


Fig. 67. Correlación entre la talla del pez-presa y la del lucio.

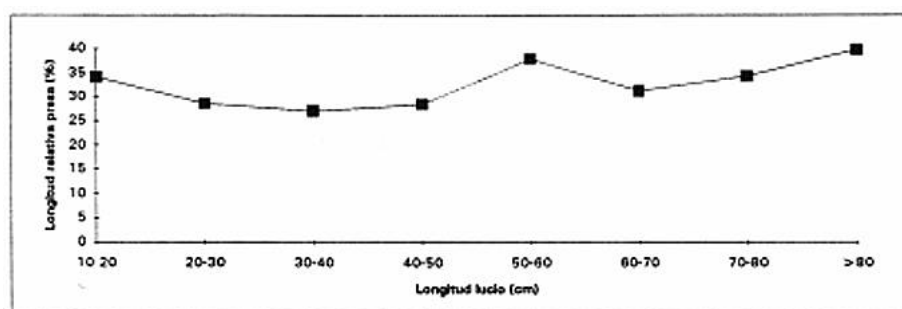


Fig. 68. Variación de la longitud relativa de la presa (longitud pez-presa x 100 / longitud lucio) en función de la talla del depredador.

Tabla XIII. Variación de la longitud relativa de las presas: media, desviación estándar mínimo y máximo.

TALLA	N	MEDIA	DESV	MIN	MAX
10 20	4	34	8,97	21,98	43,10
20-30	37	29	8,35	14,23	47,92
30-40	40	27	11,23	7,04	58,35
40-50	44	28	15,55	7,95	63,56
50-60	28	38	14,70	11,58	63,83
60-70	30	31	14,98	3,85	55,56
70-80	25	34	13,52	7,89	56,34
>80	9	40	9,09	30,61	54,76

La ecuación de regresión establecida es:

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

$$R^2 = 0,5032$$

Calculada la media de la longitud relativa de las presas (expresada como porcentaje de la longitud del depredador) para rangos de talla de 10cm , a partir de 10 cm de longitud de lucio se obtiene la Figura 68. Se observa que nunca desciende del 25 % y que después de un ligero descenso desde las talla inferiores y una estabilización en los sucesivos rangos de talla, se produce un incremento en la media para las tallas mas elevadas. Las tallas relativas más elevadas que se obtuvieron han sido del 63 %, correspondiendo a dos casos de canibalismo. La Tabla XIII muestra la variación correspondiente a la longitud relativa de las presas.

Además se estimó el número medio de presas ingeridas a medida que se incrementa la longitud del lucio. La Figura 69 muestra los resultados obtenidos, que constatan el aporte a la dieta de los grupos de presas considerados descrito con anterioridad.

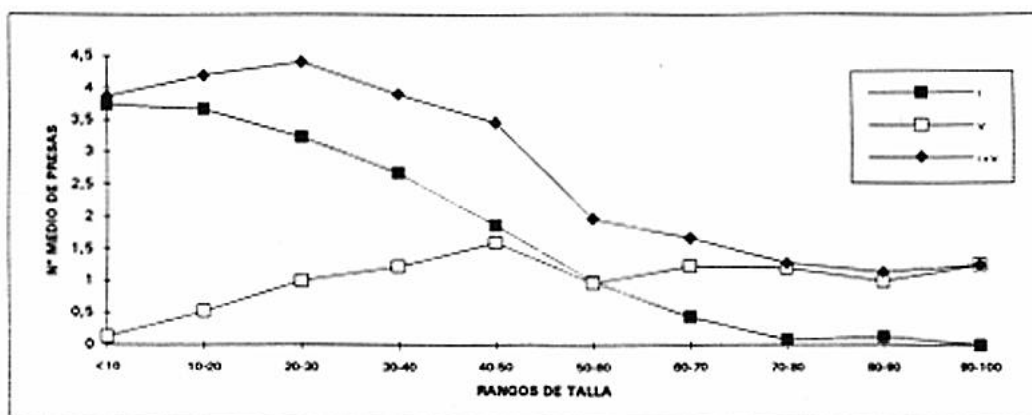


Fig. 69. Variación del número medio de presas ingeridas en las diferentes clases de talla (I=invertebrados, V=vertebrados, I+V= total presas).

Se puede añadir que la riqueza de la dieta del lucio, en función de su talla, alcanza los valores máximos entre los 20 y los 50 cm, donde oscila en torno a los 30 taxones-presa, fruto de la coincidencia en dichas longitudes con el predominio de la dieta mixta de esta especie.

La Figura 70 muestra la aportación de invertebrados y vertebrados a la riqueza total, si bien los vertebrados están mayoritariamente representados por peces, en torno a un 96% en porcentaje numérico. La curva mostrada por la riqueza viene determinada por la suma de dos curvas complementarias debidas respectivamente a la aportación de invertebrados y vertebrados. El número de taxones que componen la dieta está limitado por el propio tamaño del lucio; se produce un rápido incremento de la riqueza, que se mantiene elevada en tallas comprendidas entre 20 y 50 cm y a partir de esta talla un progresivo proceso de

especialización viene marcando por el número de taxones presa ingeridos, coincidiendo con el aumento de la uniformidad (Fig. 71) coincidiendo con las tallas de transición en la dieta que revelara el análisis de las correlaciones. La uniformidad es siempre elevada, se mantiene por encima de 0,6 superando en no pocas ocasiones 0,8, como consecuencia de la utilización homogénea de la mayoría de los taxones.

Por su parte la variación de la diversidad, que viene determinada por la riqueza, se expone en la Figura 72. La utilización casi exclusiva de invertebrados en las longitudes inferiores a los 20 cm y el hecho de que estos han sido utilizados con categorías taxonómicas elevadas se refleja en los valores alcanzados por la diversidad y sus componentes. En lo que se refiere al total de taxones-presa la diversidad supera el valor 3 desde que el lucio alcanza los 20 cm hasta que se aproxima a los 80 estos valores elevados de diversidad aportan una idea de la generalización de la dieta, descendiendo en las últimas tallas, coincidiendo, como se ha dicho con un incremento de la especialización.

En las tallas más altas las especies de peces que ingieren son las de mayor tamaño, que son precisamente los de mayor valor en cuanto a eficacia energética (una alimentación muy dispersa a base de taxones pequeños requeriría un gasto energético muy elevado). La contribución de las porciones invertebrada y vertebrada de la dieta a la diversidad queda plasmadas en la Tabla XIV.

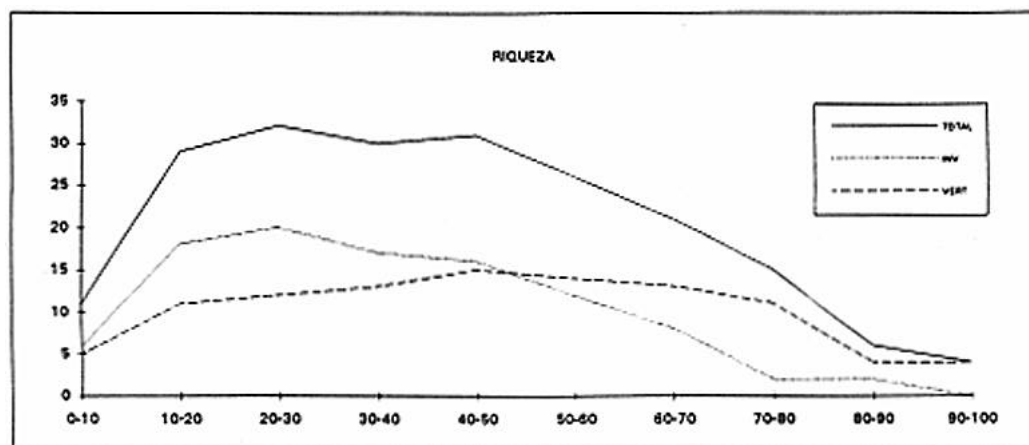


Fig. 70. Riqueza de dieta expresada como número de taxones ingeridos en cada rango de talla INV= invertebrados, VERT=vertebrados, TOTAL = total presas.

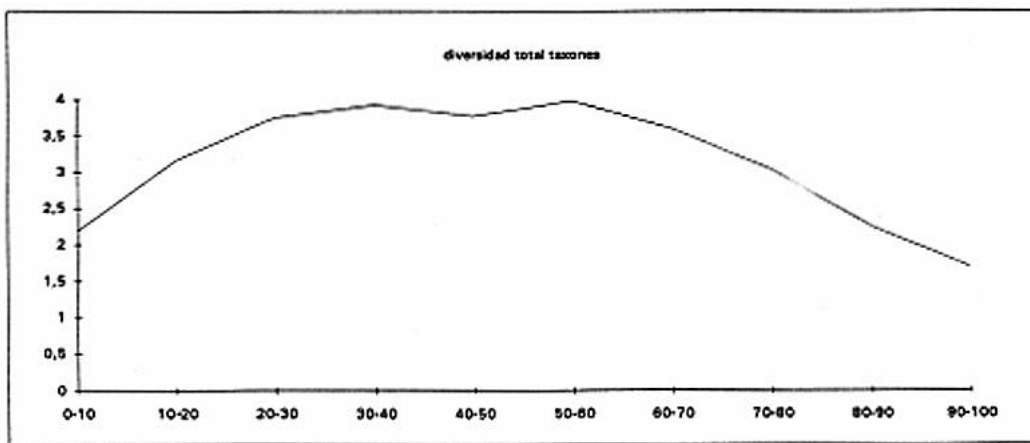


Fig. 71. Representa la variación de la uniformidad de la dieta en función de la talla.

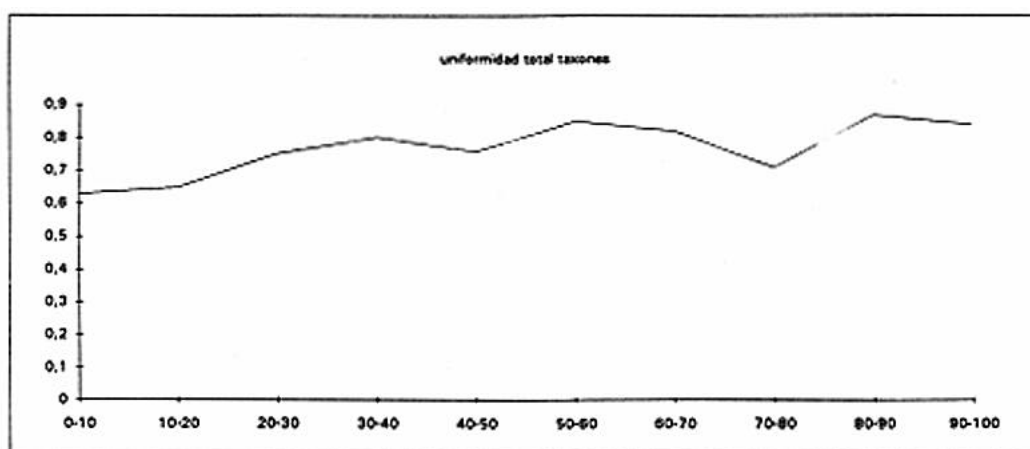


Fig. 72. Valores de la diversidad en los diferentes rangos de talla.

Tabla XIV. Muestra los valores de la diversidad y sus componentes para la total de las presas ingeridas y para los grupos de invertebrados y vertebrados.

TOTAL	0-10	10-20	20-30	30-40	40-50	50-60	60-70	70-80	80-90	90-100
ABUNDANCIA	213	1458	2576	1752	857	292	145	82	25	10
RIQUEZA	11	29	32	30	31	26	21	15	6	4
DIVERSIDAD	2,19	3,16	3,75	3,93	3,78	3,98	3,6	3,04	2,26	1,69
UNIFORMIDAD	0,63	0,65	0,75	0,8	0,76	0,85	0,82	0,71	0,87	0,84
INVERTEB	0-10	10-20	20-30	30-40	40-50	50-60	60-70	70-80	80-90	90-100
ABUNDANCIA	206	1273	1983	1202	463	149	38	5	3	0
RIQUEZA	6	18	20	17	16	12	8	2	2	0
DIVERSIDAD	1,96	2,69	3,16	3,29	3,06	2,96	2,71	0,97	0,92	0
UNIFORMIDAD	0,76	0,65	0,73	0,8	0,76	0,82	0,9	0,97	0,92	0
VERTEB	0-10	10-20	20-30	30-40	40-50	50-60	60-70	70-80	80-90	90-100
ABUNDANCIA	7	185	593	550	394	143	107	77	22	10
RIQUEZA	5	11	12	13	15	14	13	11	4	4
DIVERSIDAD	2,24	2,05	2,34	2,46	2,45	2,99	2,8	2,59	1,84	1,69
UNIFORMIDAD	0,96	0,59	0,65	0,67	0,63	0,79	0,76	0,75	0,92	0,84

IV.4.5. Variación estacional de la dieta

El porcentaje de estómagos con contenido en los diferentes meses (Fig. 73) se representa por una línea que muestra dos periodos claramente diferenciados. Presenta una inflexión en el periodo prefreza, durante el mes de febrero, con un mínimo del 16,4%, que se va recuperando ya en los meses de marzo y abril, cuando está teniendo lugar la reproducción, lo que indica que la alimentación se inicia de forma inmediata. En el mes de mayo alcanza el máximo de intensidad (88%) de alimentación, que continúa siendo elevado en los meses siguientes. Las variaciones a lo largo del año difieren significativamente ($p < 0,05$).

Si descendemos a los tramos estudiados, para los periodos en que son comparables, es siempre menor la ingesta de alimento en el tramo Tera.

Por lo que se refiere a las presas capturadas, separando invertebrados y vertebrados, no aparece una tendencia definida en función del tiempo en ninguno de los dos métodos considerados. No obstante en los resultados del porcentaje de frecuencia, en el que también se puede observar la presencia simultánea de invertebrados y vertebrados, se observa mayor abundancia de ejemplares que se alimentan sólo de invertebrados durante los meses de marzo a junio, con esporádico incremento en el mes de octubre y también destacada presencia en diciembre. Las Figuras 74 y 75 muestran respectivamente los resultados de cada método aplicado.

Las Tablas XV y XVI reflejan la variación, durante el periodo anual, de la representación alcanzada por cada taxón en función de los métodos considerados, porcentaje de frecuencia y numérico respectivamente. Para facilitar la visualización de los valores contenidos en dichas tablas se elaboró la Figura 76.

De los invertebrados presentes en la dieta varios lo son de forma totalmente esporádica. Así bivalvos, ostrácodos, decápodos, isópodos, homópteros y lepidópteros aparecen irregularmente en uno o dos meses, en porcentajes numéricos siempre inferiores al 1%, a excepción de los isópodos, que en el mes de abril ascienden al 5,84% de las presas ingeridas a la vez que aparecen en el 5,18% de los estómagos que contenían alimento. La frecuencia de los taxones enumerados también fue muy pequeña como muestra su representación gráfica.

Los gasterópodos están representados en la dieta del lucio durante la práctica totalidad del año; a excepción de los meses de enero, agosto y octubre. Su aportación al total de presas capturadas es pequeña, como también lo son las variaciones en los diferentes meses. La frecuencia es algo mayor, si bien nunca llegan a representar el 5%.

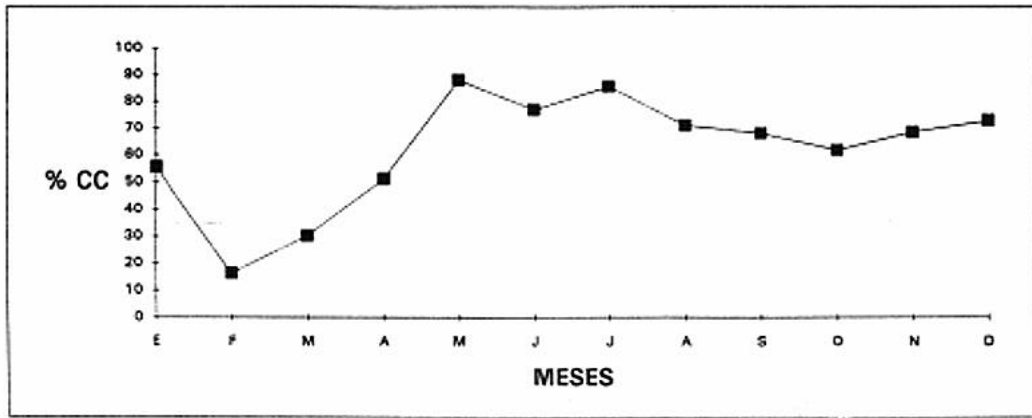


Fig. 73. Variación mensual del porcentaje de estómago con contenido (CC).

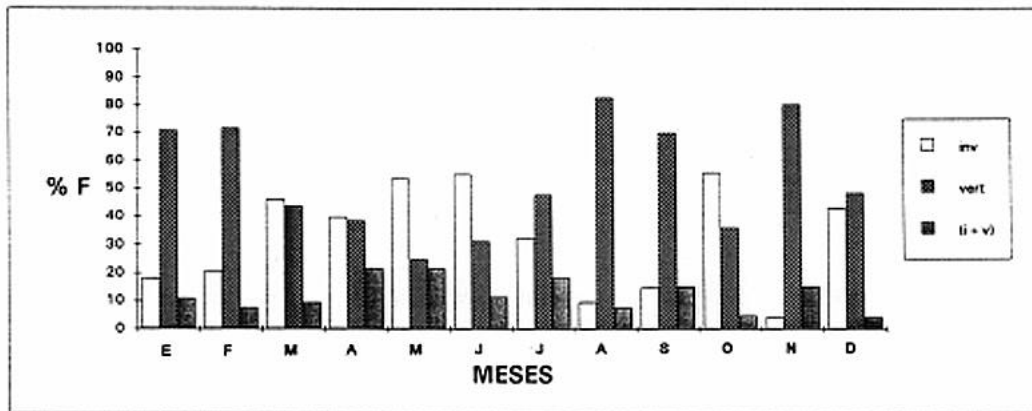


Fig. 74. Muestra la variación en el tiempo del porcentaje de frecuencia de invertebrados (iinv) y vertebrados (vert), así como la presencia simultánea de los dos grupos (i+v).

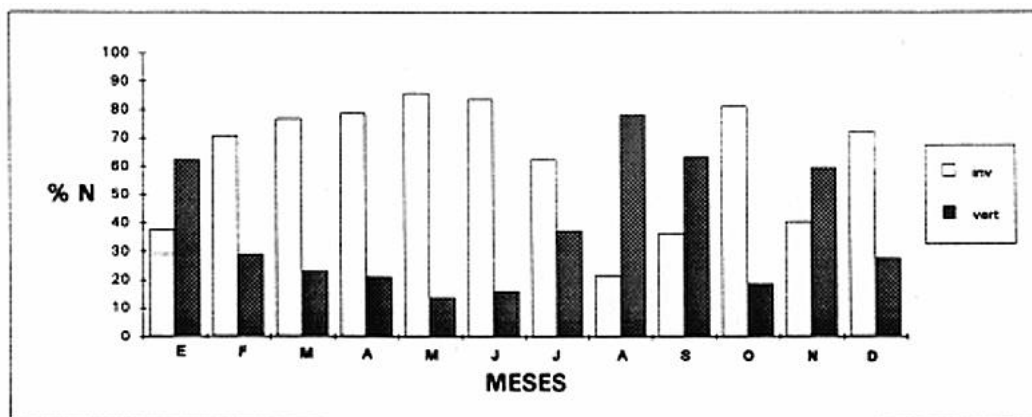


Fig. 75. Representación alcanzada en porcentaje numérico de invertebrados y vertebrados en los diferentes meses del año.

Tabla XV. Valores del porcentaje de frecuencia de cada presa en los diferentes meses del año.

PRESAS / MESES	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SET	OCT	NOV	DIC
BIVALVOS			0,31		1,14							
GASTEROPODOS		1,89	1,23	3,37	4,55	4,08	1,41		1,34		3,03	1,43
OLIGOQUETOS	9,09		1,54	0,78	3,41	2,04		2,07	0,45	1,64	1,52	
HIRUDINEOS	3,64	1,89	7,23	10,62	3,41	10,89	7,04	2,07	14,73	9,84	3,03	1,43
CLADOCEROS		1,89	4,00	4,92	6,82	7,48	4,23			9,84	1,52	7,14
OSTRACODOS			0,15			2,04						
ANFIPODOS	5,45	1,89	6,00	7,77	2,27	6,12	5,63	2,07	3,13	3,28	1,52	18,57
DECAPODOS			0,15			1,36						
ISOPODOS			0,92	5,18								
ARACNIDOS			0,31	0,52		1,36				1,64		
EFEMEROPTEROS	1,82	3,77	8,46	17,10	50,00	27,89	28,17	8,97	8,48	27,87	4,55	5,71
ZIGOPTEROS		11,32	27,23	15,03	43,18	36,05	12,68	2,07	1,79	22,95	7,58	14,29
ANISOPTEROS		1,89	8,46	8,03	5,68	4,08	2,82		0,89	4,92	1,52	1,43
PLECOPTEROS		7,55	3,23	2,85	1,14	1,36			0,45			2,86
HETEROPTEROS	1,82	5,66	3,69	8,29		3,40	1,41	2,07	2,23		1,52	
HOMOPTEROS										1,64		
MEGALOPTEROS	1,82		3,38	8,29		0,68				1,64		1,43
COLEOPTEROS	10,91	5,66	11,08	9,59	5,68	6,12	11,27			4,92	1,52	12,86
LEPIDOPTEROS						0,68						
TRICOPTEROS		5,66	3,38	6,22		2,04		0,69	0,45	1,64	1,52	4,29
DIPTEROS			3,54	5,70	5,68	11,56	1,41		4,02			
TRUCHA A. IRIS				0,52								
TRUCHA COMUN		15,09	1,23	1,30	1,14		1,41	2,76		1,64		
LUCIO		3,77	4,92	3,37		0,68	1,41	0,69	0,45	3,28	3,03	
BARBO	5,45	15,09	3,85	3,63	2,27	10,88	5,63	2,07	2,68	6,56	7,58	5,71
CARPA		1,89	0,46	0,26								
BOGA	36,36	9,43	8,46	4,66	10,23	10,20	25,35	9,66	6,25	6,56	7,58	32,85
GOBIO	10,91	16,98	9,85	13,99	9,09	8,16	7,04	15,17	10,71	1,64	12,12	2,86
ESCALLO		3,77	0,92	2,85			1,41	2,76	0,45	1,64		2,86
BERMEJUELA	25,45	15,09	20,00	27,46	13,64	3,40	9,85	53,10	39,29	13,11	66,67	2,86
TENCA			0,31	0,78	1,14				0,45			
LAMPREHUELA	3,64	1,89	2,77	4,92	9,09	6,12	15,49	11,72	25,45		1,52	1,43
GAMBUSIA				0,26	2,27							
BLACK-BASS	1,82		0,31		1,14					1,64	3,03	
P.S.D.	7,27	7,55	3,23	2,59	1,14	2,04	2,82	1,38	0,89	8,20	4,55	4,29
ANFI			1,08	2,07	2,27	2,72	4,23	2,07	5,80	1,64	1,52	
REPT					1,14	0,68						
AVES									0,45			
MAMI			0,46	0,26		1,36	2,82		0,45		3,03	1,43
Mat. animal		1,89	0,92		1,14	4,76	1,41			4,92		5,71
Mat. vegetal	3,64	1,89	7,85	6,99	4,55	10,20	4,23	4,14	8,48	3,28	1,52	1,43
Mat. mineral		1,89	0,15	1,04	1,14	0,68	1,41					

PRESAS / MENES	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SET	OCT	NOV	DIC
BIVALVOS			0,23		0,19							
GASTÉROPODOS		0,50	0,38	1,71	1,33	1,05	0,54		0,61		0,70	2,35
OLIGOQUETOS	6,60		0,46	0,17	0,57	1,23		1,84	0,20	0,53	0,35	
HIRUDINEOS	1,89	0,50	3,06	4,24	1,71	6,49	3,26	1,38	13,56	3,74	1,05	1,18
CLADOCEROS		0,50	6,72	4,19	2,66	8,95	2,17			25,67	24,39	2,94
OSTRACODOS			0,15			0,70						
ANFIPODOS	3,77	0,50	8,75	11,29	0,38	2,11	2,72	5,53	2,23	6,95	0,35	28,82
DECAPODOS			0,04			0,35						
ISOPODOS			0,65	5,84								
ARACNIDOS			0,08	0,11		0,35				0,53		
EFEMEROPTEROS	5,66	3,02	6,90	10,19	41,75	18,77	34,24	9,22	6,88	21,39	1,74	4,12
ZIGOPTEROS		51,76	29,87	14,05	33,97	29,47	10,87	1,84	0,81	16,58	10,45	17,06
ANISOPTEROS		1,01	3,02	2,59	1,14	1,40	1,09		0,40	1,60	0,35	0,59
PLECOPTEROS		3,52	1,41	0,72	0,19	0,35			0,20			1,18
HETEROPTEROS	0,94	2,01	4,24	6,06		3,33	1,09	1,38	1,42		0,35	
HOMOPTEROS										0,53		
MEGALOPTEROS	3,77		1,53	5,56		0,18				1,07		1,78
COLEOPTEROS	15,09	2,01	6,46	5,23	1,33	2,98	5,98			2,14	0,35	10,59
LEPIDOPTEROS						0,18						
TRICOPTEROS		5,53	1,30	2,20		0,53		0,46	0,20	0,53	0,35	1,76
DIPTEROS			1,72	4,52	0,95	5,26	0,54		10,12			
TRUCHA A. IRIS				0,11								
TRUCHA COMUN		4,02	0,31	0,28	0,19		0,54	1,84		0,53		
LUCIO		1,01	1,22	0,72		0,18	0,54	0,46	0,20	1,07	0,70	
BARBO	2,83	5,53	1,45	1,43	0,38	2,98	2,17	1,38	1,21	2,14	1,74	2,35
CARPA		0,50	0,11	0,06								
BOGA	21,70	4,02	3,21	1,43	2,85	3,51	11,41	6,91	3,24	2,14	2,09	18,24
GOBIO	5,66	5,03	3,59	3,69	2,09	3,33	4,89	11,06	5,06	0,53	3,14	1,78
ESCALLO		1,01	0,46	0,72			0,54	1,84	0,20	0,53		1,18
BERMEJUE	24,53	5,53	10,47	9,09	4,93	1,40	3,80	39,17	21,26	7,49	48,08	1,18
TENCA			0,08	0,22	0,19				0,20			
LAMPREHUELA	2,83	0,50	0,92	2,37	2,09	2,98	9,24	11,06	26,92		0,35	0,59
GAMBUSIA				0,06	0,38							
BLACK-BASS	0,94		0,08		0,19					0,53	0,70	
PECES S.D.	3,77	2,01	0,84	0,61	0,19	0,53	1,63	0,92	0,40	3,21	1,74	1,75
ANFIBIOS			0,31	0,44	0,38	0,88	1,63	3,69	3,64	0,53	0,35	
REPTILES					0,19	0,18						
AVES									0,81			
MAMIFERO			0,11	0,06		0,35	1,09		0,20		0,70	0,59

Los dos grupos de anélidos representados, oligoquetos e hirudíneos, lo están de forma diferenciada. Los oligoquetos tienen una baja incidencia estando ausentes en febrero, julio y diciembre. Por su parte los hirudíneos son ingeridos con bastante frecuencia, aproximándose o superando el 10% en los meses de abril, junio, septiembre y octubre.

También los diferentes grupos de crustáceos que aparecen tienen un comportamiento irregular, tanto en la frecuencia de aparición como en el periodo del año en que inciden en la dieta del depredador. Así, como ya hemos referido, los ostrácodos, decápodos e isópodos apenas están representados en el tiempo, ni en el peso que muestran en ambos métodos.

Por su parte los cladóceros sólo están ausentes en los meses de enero, agosto y septiembre, su presencia nunca alcanza el 10% de los estómagos que contenían alimento pero llegan a significar en torno al 25 % de las presas capturadas en los meses de octubre y

noviembre. Por ello en octubre son las presas más consumidas, a gran distancia del resto de los taxones considerados y en noviembre alcanzan la más alta representación de los invertebrados ingeridos. Su incidencia en el método numérico sólo se ve superada por la masiva ingestión de bermejuelas. Coincide en el tiempo la mayor aparición de cladóceros con las explosiones demográficas que sufren estos invertebrados, la más elevada en otoño y una más suave en primavera y comienzos del verano.

Son los anfípodos quienes permanecen presentes a lo largo de todo el periodo anual. En porcentajes variables, en función del método considerado, están bien representados en los meses de abril, mayo y diciembre. Este último mes reflejaría un ligero desplazamiento en el tiempo de la explosión otoñal.

Los arácnidos son una presa accidental y esporádica. Sólo en los meses de marzo, abril, junio y octubre se advierte su incipiente presencia.

Por su parte los efemerópteros son uno de los taxones más destacables a lo largo del periodo anual. Su porcentaje numérico es muy elevado en mayo y julio, mientras en el método de frecuencia son presa relevante en los meses de mayo, junio, julio y octubre, coincidiendo con los momentos de mayor eclosión de este grupo de insectos, que se situarían en los meses de mayo, junio y octubre.

Igualmente los zigópteros aparecen en altos porcentajes en ambos métodos durante todo el año excepto en el mes de enero. La concurrencia de hábitat y la gran movilidad de este orden de insectos les hace atractivos para este predador.

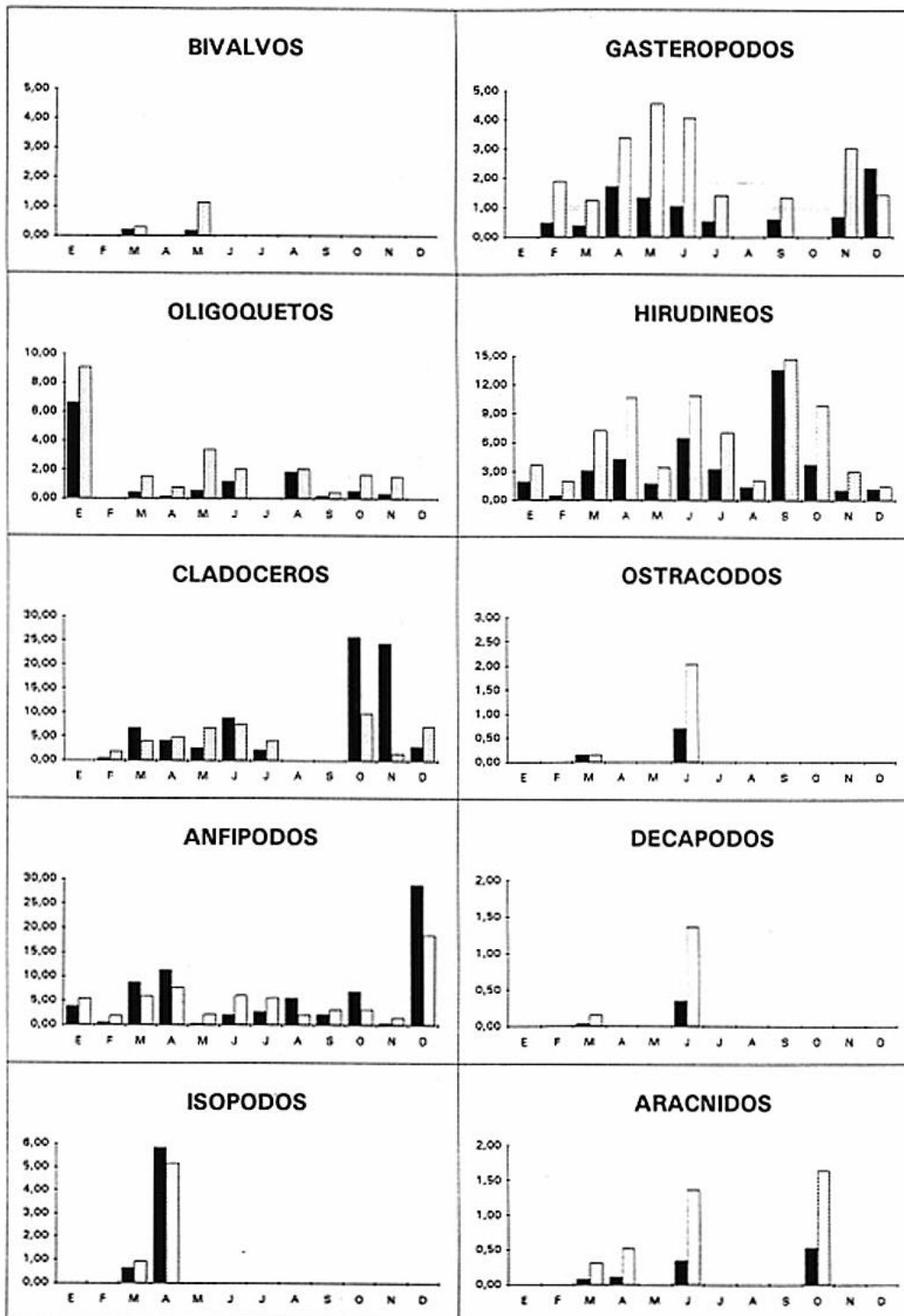
No ocurre lo mismo con los anisópteros, que no han sido ingeridos en los meses de enero y agosto, y en el resto de los meses mantienen una discreta presencia. La mayor presencia y abundancia coinciden con el momento en que estos insectos son más móviles, en primavera durante su eclosión. La escasa presencia puede deberse al hábito de mantenerse enterrados en el fondo.

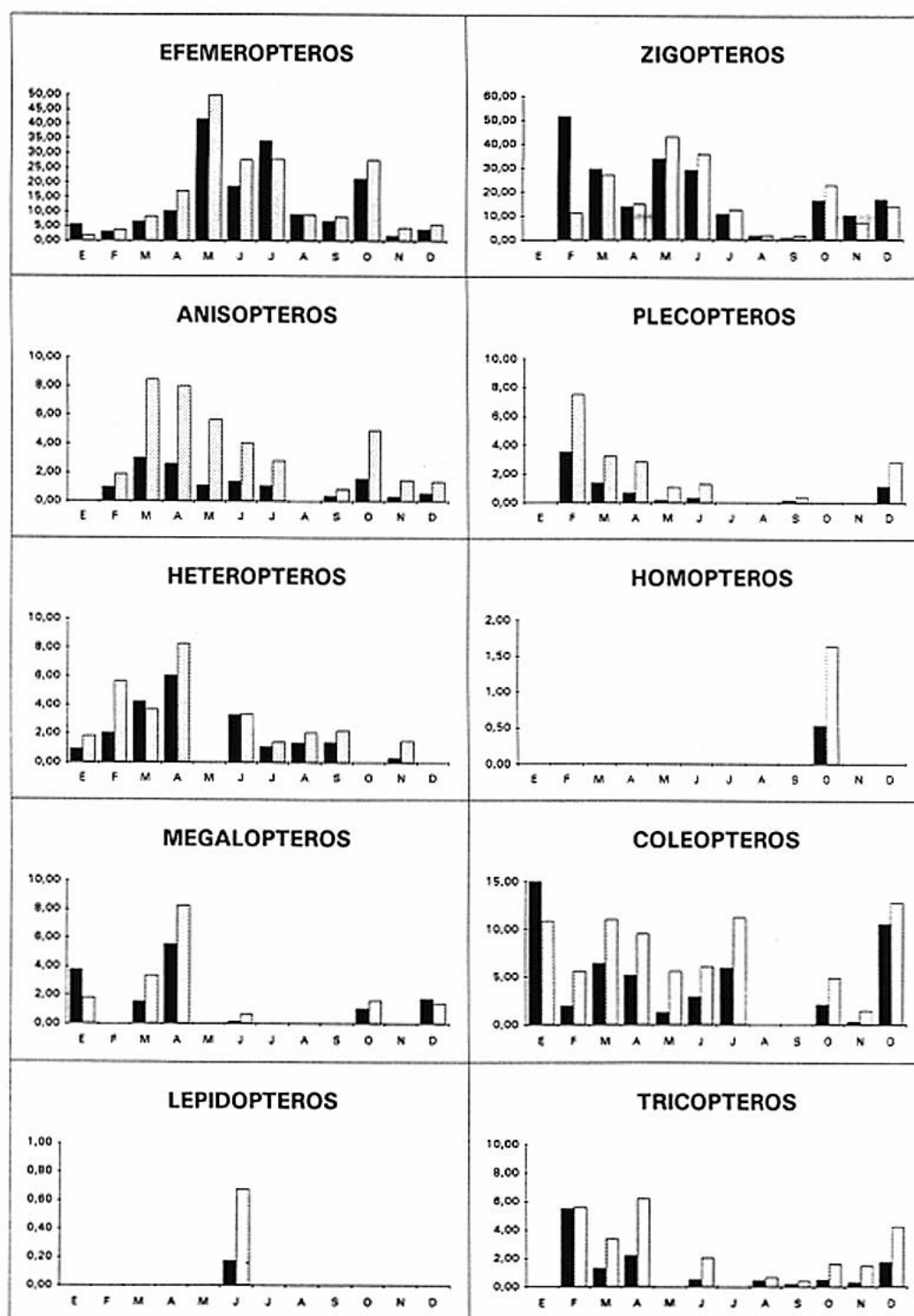
Los plecópteros aún se mantienen durante un tiempo menor, no habiendo sido ingeridos durante enero, julio, agosto, octubre y noviembre, dado que apenas coinciden en el espacio al ubicarse sus ninfas fundamentalmente en zonas de corriente donde el lucio es escaso.

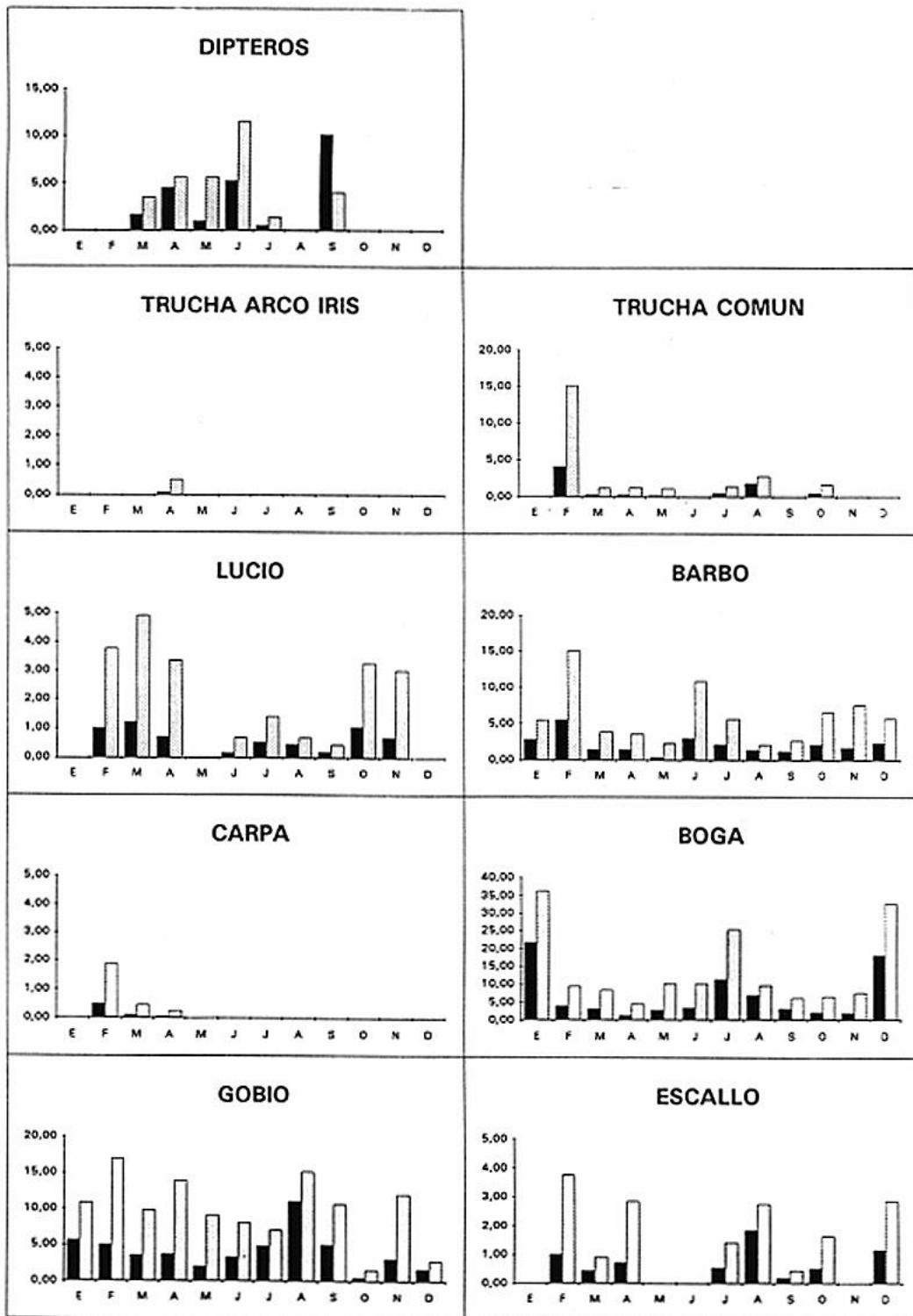
También los heterópteros forman parte de la dieta del lucio. Los capturaron casi todos los meses, a excepción de mayo, octubre y diciembre.

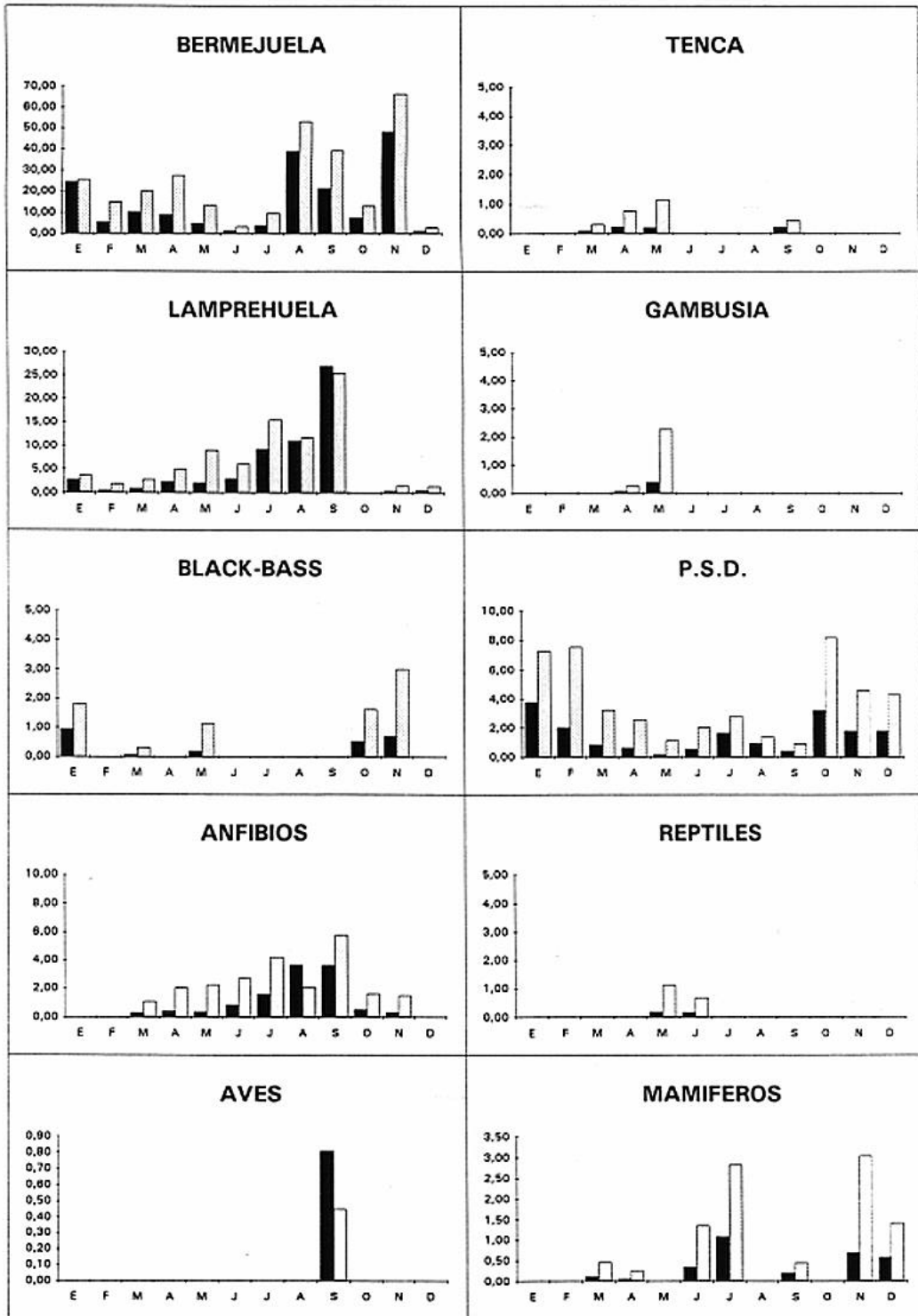
Discreta aportación de megalópteros a la dieta, de forma también irregular a lo largo del tiempo. El único aumento registrado durante los meses de marzo y abril puede evidenciar la eclosión de este grupo. Durante el resto del periodo anual sus hábitos bentónicos les hace poco llamativos.

Fig. 76. Variaciones mensuales de cada taxón presa. En el eje de abcisas la secuencia de mesea. El eje de ordenadas muestra los porcentajes de frecuencia (□) y numérico (■).









Mientras, los coleópteros, si bien en su aportación al número de presas ingeridas no son destacables, la frecuencia de su aparición los hace mencionables en la mayoría de los meses que aparecen. Sólo ausentes durante agosto y septiembre. Su constante presencia en el resto de los meses puede relacionarse con la existencia de poblaciones equilibradas en las que coexisten varias generaciones, alcanzando los máximos poblacionales en diciembre y enero, como se refleja fielmente en la dieta del lucio. La ausencia en agosto y septiembre puede estar motivada por su tendencia a desplazarse a zonas con mayor profundidad. Los tricópteros, que sólo faltan en los estómagos en enero, abril y julio, muestran una aportación moderada en los dos métodos de análisis considerado.

Durante seis meses al año los dípteros han sido capturados en porcentajes que escasamente sobrepasan el 10%, desde el mes de marzo hasta septiembre, extrañamente ausentes en agosto.

La porción vertebrada de la dieta está, como se ha dicho, constituida mayoritariamente por peces (representan el 96% en porcentaje numérico). Los anfibios son capturados en su periodo de máxima actividad, faltan lógicamente desde diciembre a febrero. Los reptiles, aves y mamíferos por su parte componen una fracción testimonial en la dieta del lucio, tanto por su frecuencia como por su aportación al número de presas capturadas.

En las muestras de todos los meses se encontraron restos de peces cuyo avanzado estado de digestión hizo imposible su identificación, por ello se incluyen como peces sin determinar. De la porción determinable bermejuela, boga, gobio, barbo y lamprehuela son las especies más ingeridas, presentes prácticamente en todos los meses. Solo falta la lamprehuela en el mes de octubre.

Por su parte trucha arco iris, carpa, tenca, gambusia y black-bass, son ingeridas de forma tan escasa como irregular en el tiempo.

La trucha común, aunque capturada en buena parte del año (siete meses) el máximo que alcanzó fue el 4% de las presas ingeridas en el mes de febrero y, durante ese mismo mes, estuvo presente en el 15% de los lucios que habían ingerido algún alimento.

En cuanto al grado de canibalismo es variable, pero ocurre prácticamente durante todo el año. Únicamente en los meses de enero, mayo y diciembre no fue encontrado como presa. No obstante en ninguno de los dos métodos considerados alcanza valores por encima del 1,22% del número de presas y el 4,92% de frecuencia de aparición, en los ambos durante el mes de marzo.

También el escallo estuvo presente durante ocho meses del año, con pequeñas aportaciones al conjunto de la dieta.

Por todo ello el aspecto que presenta la dieta de lucio en su evolución mensual es irregular, tanto en el número de taxones representados cada mes como en la aportación de cada uno de ellos, en cada método, al espectro alimentario. Así en el método numérico solo

un taxón supera el 50%; los zigópteros en el mes de febrero. Pocos son los que exceden del 25% de representación: ninguno en enero, los zigópteros en marzo, también en abril y mayo, siendo aquí acompañados por efemerópteros, en junio de nuevo los zigópteros, mientras en el mes de julio son los efemerópteros los que superan dicha cantidad, alcanzando el 34%; en agosto la bermejuela, en septiembre las lamprehuelas, en octubre los cladóceros, noviembre es momento una vez más de bermejuela, mientras en diciembre son los anfípodos los más representados.

Si consideramos incluso el 20% tampoco son muchos grupos los que la superan. En enero bermejuela y boga, en septiembre de nuevo bermejuela, mientras en octubre lo hacen los efemerópteros y en noviembre los cladóceros. Aún si descendemos al 10% solo se ve superado en enero por coleópteros, marzo por bermejuela, abril por anfípodos, efémeras y zigópteros, en junio también lo superan los efemerópteros mientras en el mes de julio lo rebasan zigópteros y bogas, así como en agosto lo hacen gobios y lamprehuelas; durante septiembre hirudíneos y dípteros, de nuevo en octubre los zigópteros y aún durante noviembre y diciembre, si bien en este último mes junto con coleópteros y bogas.

En cuanto se refiere al método de frecuencia y ateniéndonos a la clasificación de SORBE (1972) rara vez algún taxón alcanza el rango de presa preferencial: efémeras en mayo y bermejuela en agosto y noviembre. Pocos taxones se sitúan en el nivel de secundarias (porcentaje de frecuencia entre el 50 y el 10%). Para ilustrar la escasa especialización a taxones concretos dividiremos el grupo de presas secundarias en dos: las que alcanzan o superan el 25% de representación en este método y aquellas otras que fueron consumidas con frecuencia comprendida entre 10 y 25%.

En el primer caso encontramos en el mes de enero bermejuelas y bogas, en marzo zigópteros, durante el mes de abril de nuevo boga, en mayo y junio de nuevo serían los zigópteros, en este último mes junto con efemerópteros, quienes mantienen su posición en julio, esta vez acompañados de bogas. En septiembre son bermejuelas y lamprehuelas quienes alcanzan la frecuencia requerida. En octubre, de nuevo, efemerópteros y por último boga durante diciembre.

Del segundo subgrupo, los que aparecieron con frecuencias comprendidas entre 10 y 25% ya encontramos representación durante todos los meses. Así en enero aparecen coleópteros y gobios, en febrero lo hacen zigópteros, trucha, bermejuela, gobio y barbo, en marzo sólo los coleópteros. Para el mes de abril: hirudíneos, efemerópteros, zigópteros, y gobios, en mayo bermejuela y bogas, mientras en junio hirudíneos, dípteros, boga y barbo. En julio zigópteros, coleópteros, y lamprehuela, en agosto gobios y lamprehuelas, mientras en septiembre hirudíneos y gobios. Destaca la bermejuela en octubre, el gobio en noviembre y en diciembre: anfípodos, zigópteros, y coleópteros.

El resto de los grupos serían considerados, según esta clasificación, como presas accidentales. Pero la continuidad a lo largo del tiempo sugiere que no es tan accidental su

captura, sino que la elevada riqueza de la dieta provoca un fraccionamiento en dicha frecuencia minimizando su presencia.

Los resultados que se acaban de comentar están plasmados gráficamente en la Figura 77 correspondiente a la aplicación del análisis gráfico de la dieta utilizado, para cada mes. Se señalan las presas que superaron el 10 % en uno de los dos métodos empleados. Esta alternancia en la representación de diferentes grupos cada mes no muestra una pauta clara en la variación mensual de la alimentación.

El análisis de las correlaciones efectuadas entre la frecuencia de aparición de cada uno de los taxones ingeridos entre cada par de meses, para todos los meses del año y la representación de los niveles de significación obtenidos (Fig. 78) muestra una elevada aleatoriedad. La matriz de correlaciones obtenidas se incluye en el Anexo XII.

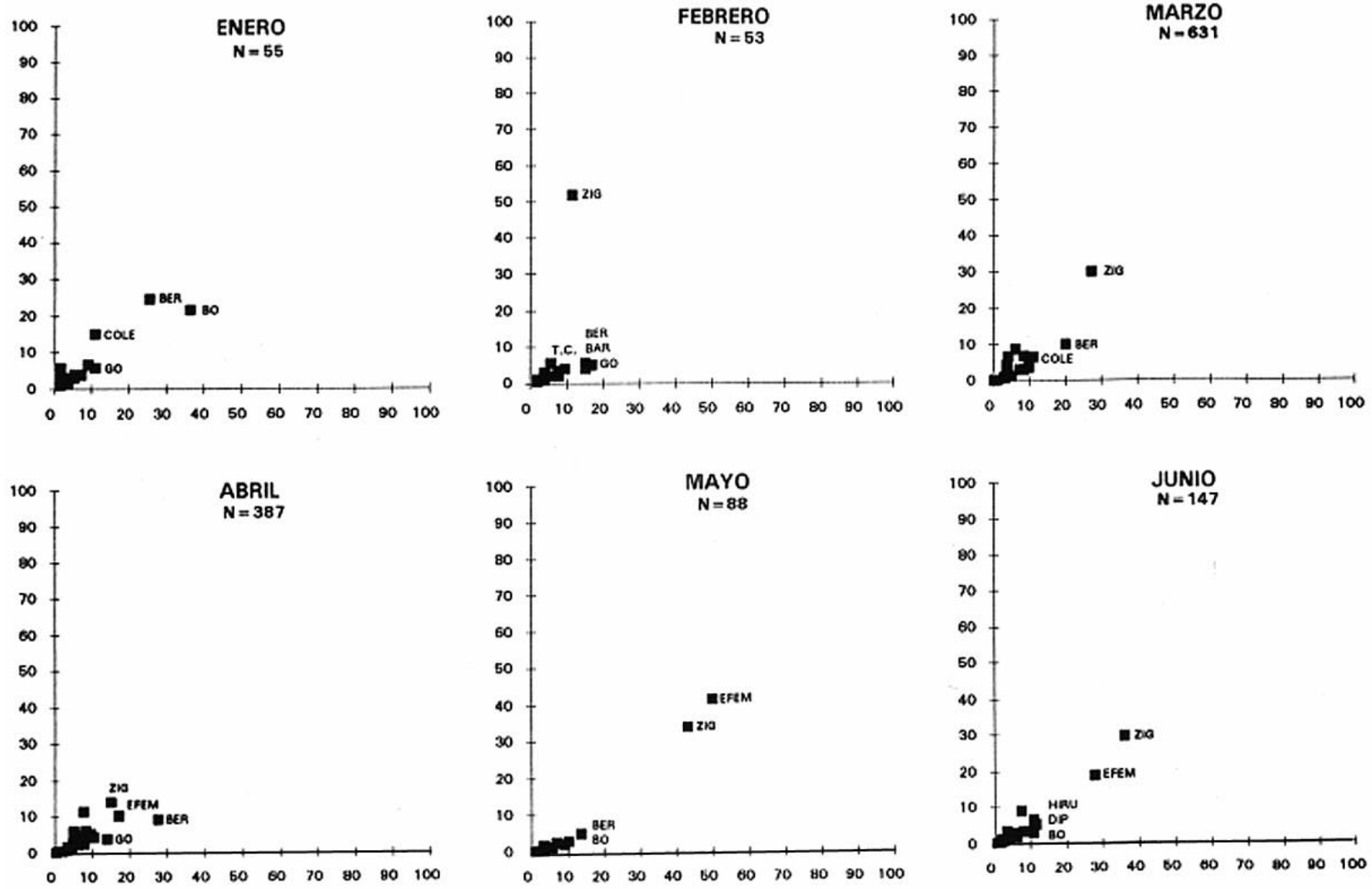
En la secuencia correlativa de meses, desde febrero a julio se puede suponer un gradiente con interacciones fuertes entre dichos meses. Son muy semejantes los meses desde marzo a julio, con elevada significación entre todos los pares posibles. Febrero actúa como transición, con cierta conexión con marzo y abril. Además de una baja actividad biológica de presas, coincide en este mes el periodo previo a la reproducción, donde ingieren menos alimento.

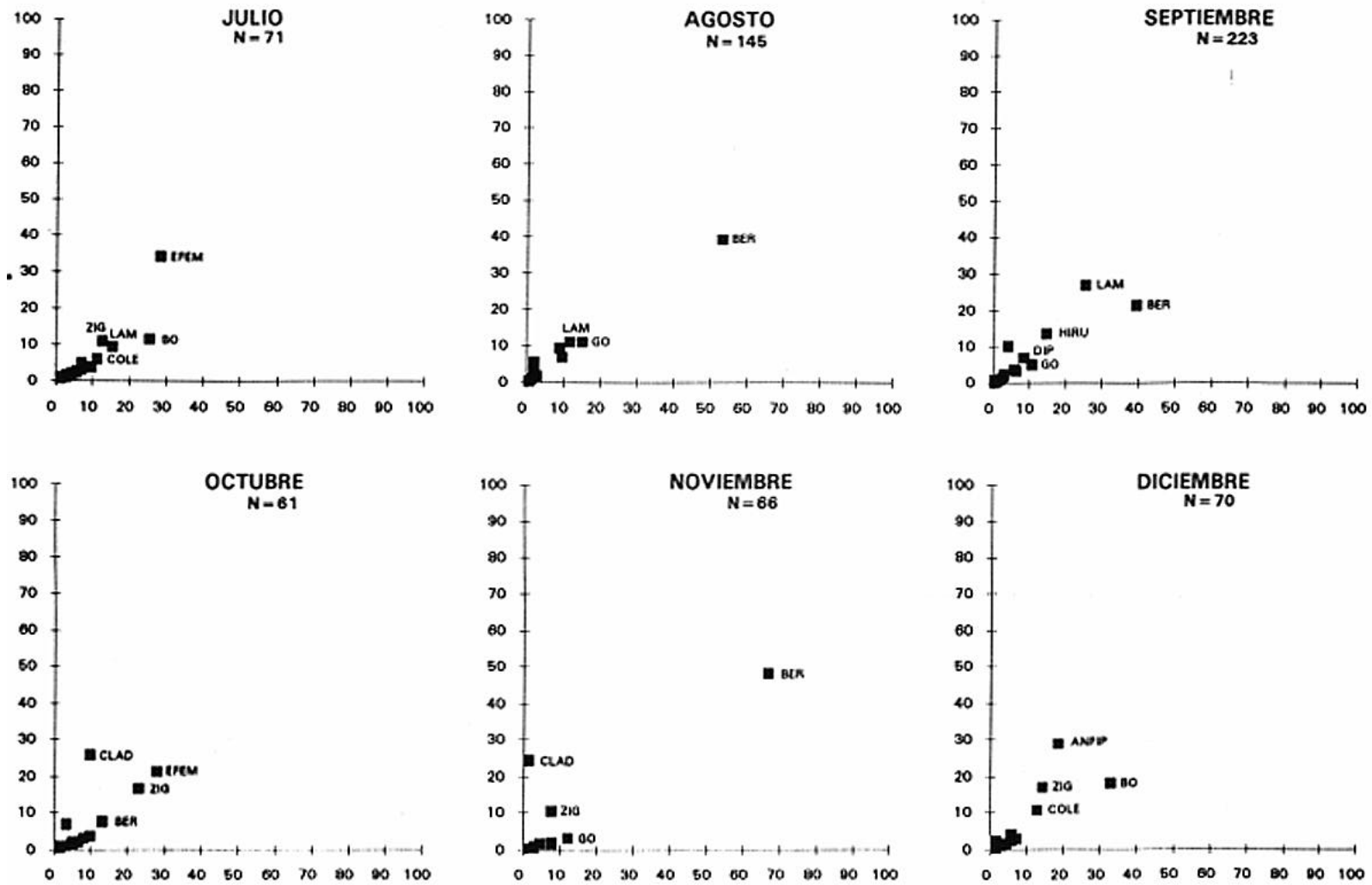
Marzo y abril presentan una elevada correlación con el resto de los meses. La mayor disponibilidad de alimento en estos meses, como consecuencia de la eclosión biológica (fundamentalmente afectado por los grupos de invertebrados que ingiere), permite que puedan parecerse al resto del año. La falta de significación mostrada entre los meses de mayo y junio con los meses otoñales e invernales revelaría las diferencias entre dichos meses. Entre los meses de julio y septiembre se produce un cambio, denotado por la ausencia de significación.

Desde agosto a diciembre, incluso a enero los meses son más diferenciables entre sí. Probablemente la menor disponibilidad de alimento provoca que la ingestión de presas se hace más aleatoria.

Como interpretación global se podría dividir la figura en dos partes, cuyo límite, en la parte superior vendría establecido entre los meses de enero y febrero y en la parte inferior entre julio y agosto. La mayor significación en las correlaciones (situadas en los meses de la derecha de la figura) reflejarían una mayor abundancia de presas. Frente a ellos los meses en que son menos las presas disponibles. Las conexiones entre los dos grupos antedichos pueden corresponder con picos de abundancia de las mismas presas. Ya se ha mencionado anteriormente que en no pocas ocasiones grupos de invertebrados presentan dos periodos de actividad, uno en primavera y otro en otoño.

Fig 77. Representación para cada mes de los dos métodos utilizados. Se señalan las presas que superaron el 10% de representación en uno de los dos métodos. En abcisas se representa el porcentaje de frecuencia y en ordenadas la abundancia, expresada como porcentaje numérico sobre el total de presas. En cada uno de los meses N indica el número de estómagos con alimento analizados.





CLAD: Cladóceros, ANFI: Anfípodos, EFEM: Efemerópteros, ZIG: Zigópteros, HETE: Hererópteros, COLE: Coleópteros, DIP: Dípteros, LUC: Lucio, BAR: Barbo, CAR: Carpa, BO: Boga, GO: Gobio, BER: Bermejuela, LAM: Lamprehuela, PSD: Peces sin determinar.

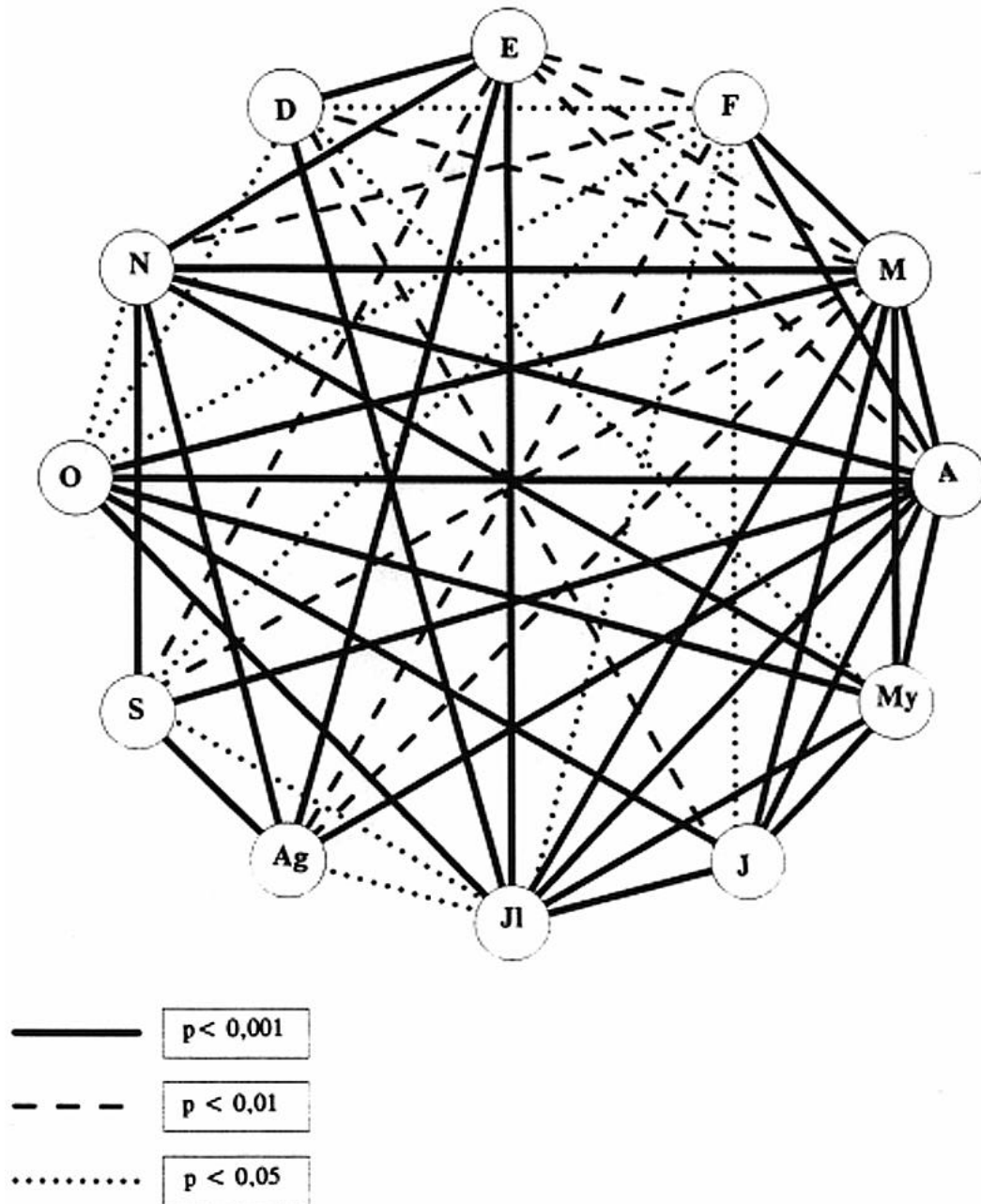


Fig. 78. Sucesión mensual de la dieta. Se representan las correlaciones obtenidas entre la frecuencia de cada presa en los diferentes meses, considerados dos a dos.

Calculado el número medio de presas por estómago a lo largo del periodo anual. Como ya ocurría en la secuencia de tallas, las variaciones vienen marcadas por aquellas de los invertebrados. Se observan dos máximos (Fig. 79) uno en primavera, en mayo, y otro en otoño, en noviembre. En mayo coincide con la eclosión de grupos de invertebrados y con la incorporación de los ejemplares del reclutamiento anual que basan su alimentación en este tipo de presas; en otoño coincide con el segundo periodo de actividad de los invertebrados.

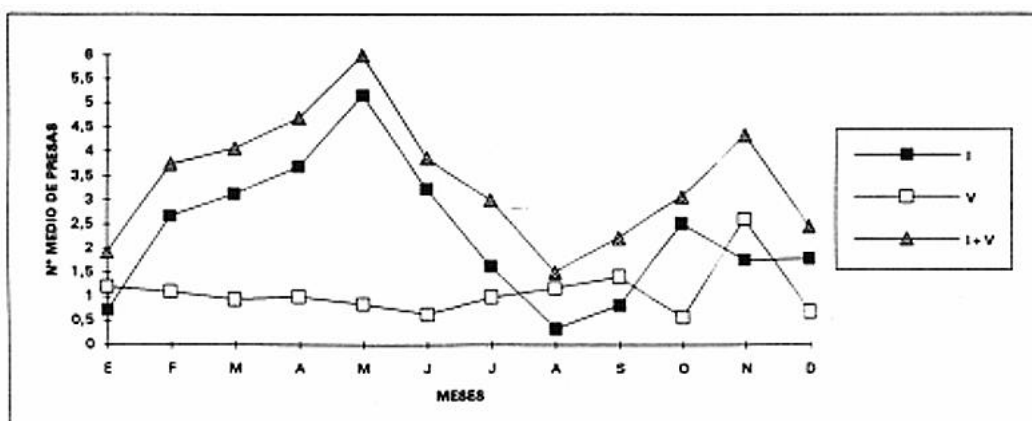


Fig. 79. Variaciones del número medio de presas (I=invertebrados, V=vertebrados, I+V=total de presas) en los diferentes meses.

La variación mensual de la diversidad puede analizarse en función de sus componentes. La Figura 80 muestra las oscilaciones de la riqueza que, desde el mes de marzo, en el que alcanza el máximo valor, sigue un declive, con ligeras recuperaciones, hasta el mes de enero, donde presenta el mínimo registrado con 14 taxones. Las variaciones son el reflejo del comportamiento de los invertebrados presa, como puede advertirse, mientras las variaciones de los vertebrados están más atenuadas. Los vertebrados constituidos principalmente por peces, muestran ligeras diferencias con ellos, debido a la incorporación de anfibios y a la incidental aportación de aves y mamíferos.

La diversidad (Fig. 81) es muy elevada en todos los meses, lo que constata el carácter generalista de la dieta. En esta ocasión los valores de diversidad están influenciados por la uniformidad, que expresa la regularidad en cuanto al soporte alimenticio. También la uniformidad es elevada (Fig. 82), pues la participación numérica de los diferentes taxones presa en la dieta es muy similar. Los descensos de la uniformidad, a la vez que disminuye la diversidad en los meses de mayo y noviembre, están fundamentados en la dominancia de determinadas presas en la dieta de dichos meses. Así en mayo son efemerópteros y zigópteros quienes representan numéricamente un porcentaje muy elevado de las presas ingeridas (75% en total) y en noviembre son bermejuelas y cladóceros quienes suman el 72,5% del número de presas.

La Tabla XVII muestra los valores de la diversidad y sus componentes en los diferentes meses, tanto para el total de las presas como en su consideración, separadamente, por grupos de invertebrados y vertebrados.

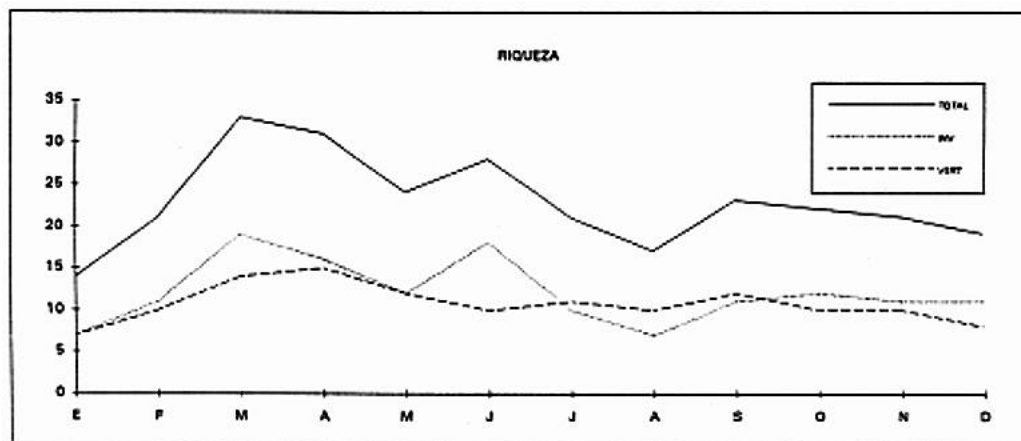


Fig. 80. Variación mensual del número de taxones ingeridos (riqueza), diferenciando invertebrados, vertebrados y total de presas.

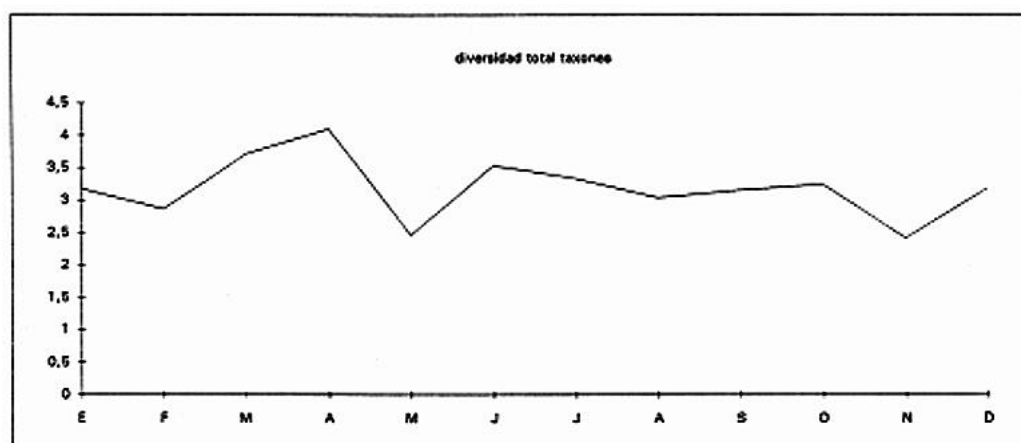


Fig. 81. Diversidad de la dieta en los diferentes meses.

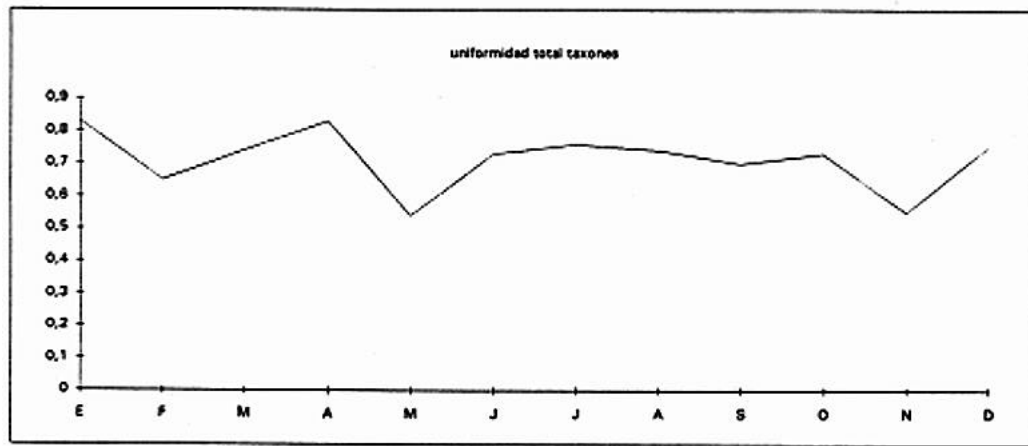


Fig. 82. Variaciones mensuales de la uniformidad de la dieta.

Tabla XVII. Muestra los valores de la diversidad y sus componentes, para el total de presas como para los invertebrados y vertebrados separadamente.

TOTAL	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
ABUNDANCIA	106	199	2618	1814	528	570	184	217	494	187	287	170
RIQUEZA	14	21	33	31	24	28	21	17	23	22	21	19
DIVERSIDAD	3,18	2,87	3,71	4,1	2,47	3,53	3,34	3,04	3,16	3,25	2,42	3,18
UNIFORMIDAD	0,83	0,65	0,74	0,83	0,54	0,73	0,76	0,74	0,7	0,73	0,55	0,75

INVERTEB	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
ABUNDANCIA	40	141	2012	1428	454	477	115	47	181	152	116	123
RIQUEZA	7	11	19	16	12	18	10	7	11	12	11	11
DIVERSIDAD	2,39	1,6	3,04	3,53	1,76	2,89	2,15	2,26	2,34	2,53	1,73	2,52
UNIFORMIDAD	0,85	0,46	0,72	0,88	0,49	0,69	0,65	0,8	0,68	0,71	0,5	0,73

VERTEB	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
ABUNDANCIA	66	58	606	386	74	93	69	170	313	35	171	47
RIQUEZA	7	10	14	15	12	10	11	10	12	10	10	8
DIVERSIDAD	2,11	2,93	2,57	2,69	2,66	2,79	2,78	2,29	2,14	2,65	1,25	1,83
UNIFORMIDAD	0,75	0,88	0,67	0,69	0,74	0,84	0,8	0,68	0,6	0,8	0,38	0,61

IV.4.6. Discusión

INTENSIDAD DE ALIMENTACION

En las páginas anteriores se han mostrado los resultados obtenidos en la zona de estudio. Procede pues compararlos con los obtenidos por otros autores para deducir el comportamiento de la población analizada.

Por lo que se refiere a la intensidad de alimentación los resultados han mostrado que las zonas denominadas Esla, Barbo y Orbigo muestran para el total de los ejemplares y para los periodos en que son comparables, mayor presencia de alimento que la denominada Tera. En líneas generales el comportamiento estacional no señalaba tendencias claras, mientras la longitud parecía influir hacia una menor tasa de ingestión de alimento. Este último extremo es

coincidente con otros autores: FROST (1954), HEALY (1956), MUNRO (1957), LAWLER (1965), HOLLAND & HUSTON (1984) y CHAPMAN *et al.* (1989).

En cuanto a la variación en el periodo anual son muy distintos los resultados, mientras BANKS (1970), MANN (1985) y EKLOV (1989) encuentran una notable ausencia de alimento en el otoño, LAWLER (1965), MANN (1976) y HOLLAND & HUSTON (1984) advierten este hecho en el verano.

SANTAMARÍA (1995) observa hasta un 79,8% de vacíos en invierno, MARTÍNEZ (1985) apunta una disminución de estómagos vacíos desde febrero a septiembre. Por el contrario ELVIRA *et al.* (en prensa) obtiene un valor constante de estómagos vacíos a lo largo del año con un valor de 28,2%. En este estudio el porcentaje de estómagos vacíos es inferior al 50% durante todos los meses con excepción de febrero y marzo (coincidente con el periodo reproductor).

En otros trabajos se aporta el valor medio, como es el caso de FROST (1954) -45,68% vacíos-, 47% DIANA (1979) inferiores al valor obtenido en este trabajo para el total de ejemplares (54,2%), pero con una gran amplitud de variación. ALESSIO (1983) obtiene un 31 % de estómagos vacíos, y también muestra grandes variaciones estacionales.

De forma general la ingesta de alimento está relacionada con el desarrollo elevado de los juveniles que se reduce en los adultos, esto se observa por el elevado porcentaje de ingesta en las tallas más pequeñas, expresado en estómagos con contenido, pero también está influenciada por el ciclo reproductivo, lo que ocasiona la disminución que se advierte durante los meses de enero a abril, coincidiendo con los periodos prefreza y freza. Todo ello sin olvidar las interacciones debidas al comportamiento diferencial de las zonas y la disponibilidad de alimento.

No obstante, en términos generales, cabe señalar que la proporción de estómagos con alimento es relativamente elevada. Este hecho parece lógico al considerar que se están alimentando sobre un amplio espectro de presas. No obstante en el tramo del Tera es muy bajo el porcentaje de estómagos con alimento. En dicho tramo concurren dos circunstancias, por una parte únicamente se han capturado ejemplares durante el periodo reproductor, y además buena parte de los ejemplares capturados son ejemplares de tallas elevadas, donde, como ya se ha comentado se reduce también la ingesta de alimento.

Sobre el número medio de presas por estómago cabe señalar que está influenciado por el tipo de presas ingeridas. Así alcanza los valores más elevados cuando la dieta está basada en invertebrados (4,25); como puede observarse en la variación en función de la talla (Fig. 69), y desciende a 1 cuando la dieta se hace eminentemente ictiófaga. En el comportamiento estacional también puede advertirse la influencia del componente invertebrado, por ello en aquellos meses en que el número medio de presas es más elevado es debido a la influencia de los invertebrados ingeridos, a excepción del mes de noviembre, en que el incremento es

debido a la captura de peces. Tanto en el método numérico como en frecuencia la bermejuela destaca significativamente del resto de las presas ingeridas en dicho mes.

A este respecto, DIANA (1979) encuentra que el 60% de los ejemplares que contenían algún alimento habían ingerido una sola presa, algo más del 20% dos presas y menos del 20% contenían más de dos. Este mismo autor señala que el lucio siempre captura una o dos presas por ingesta y no parece que compense el tamaño de las presas con un mayor número de pequeñas presas. Señala que a lo largo del año esta compensación solo parece ocurrir durante el otoño.

Por su parte STEPHENSON & MOMOT (1991) encontraron también en el 60% de los lucios una sola presa en su estómago, el 30% contenían dos y únicamente un 10% había capturado tres presas o más de tres.

En los resultados para la cuenca del Esla el 43% de los que contenían alimento habían ingerido una sola presa y el resto dos o más, lo que indica una mayor tasa de ingesta en relación con las publicaciones citadas.

COMPOSICION DE LA DIETA.

El espectro de la dieta del lucio en la Cuenca del Esla ha resultado ser muy amplio, como corresponde a un predador generalista y a una zona de reciente colonización (PENA, 1986). A este respecto MANN (1982) afirma que el lucio consume una amplia variedad de presas, dependiendo, en gran medida de su disponibilidad y CHAPMAN *et al* (1989) apuntan la flexibilidad ecológica de la especie con respecto a su dieta.

De forma general el espectro de presas es más amplio que el referenciado por otros autores, si bien el rango de tallas analizado también es de los más amplios, incluyendo tallas desde 3,5 cm a un metro de longitud total.

Ingieren presas de todos los grupos de invertebrados y vertebrados acuáticos presentes en el medio con pocas excepciones. Además capturan presas terrestres que ocasionalmente pueden encontrarse a su alcance; fue encontrado un áfido y son capaces de capturar algunas aves mientras están posadas en la vegetación acuática. Los anfibios son consumidos coincidiendo con el periodo de máxima actividad de éstos y algunos mamíferos terrestres también han formado parte de la dieta de los ejemplares estudiados.

Cabe destacar la presencia de reptiles en la dieta del lucio para la zona de estudio. Se encontraron sendos ejemplares de *Natrix natrix* y *N. maura*, solo ALESSIO (1983) cita la captura ocasional de reptiles aunque no indica de que especie se trata. Todo ello revela una vez más el carácter oportunista de la dieta del lucio para la zona estudiada.

Entre los invertebrados se han encontrado especies pertenecientes a 21 grupos, siendo la dieta más extensa de las consultadas. Datos comparativos son, con representantes de 10 grupos HEALY (1956), con 8 grupos KENNEDY (1969) y HOLLAND & HUSTON (1985).

En cuanto a los peces se encontraron representadas 13 especies en mayor o menor medida en la dieta de los ejemplares estudiados. Todas ellas también fueron capturadas simultáneamente mediante pesca eléctrica en los lugares de muestreo. Las únicas especies que no fueron encontradas en los estómagos han sido el carpín (*Carassius auratus*) y el pez gato (*Ictalurus melas*) si bien en este último caso la explicación puede ser que de esta especie la primera captura en la zona de muestreo fue en 1989, con un solo ejemplar, fecha posterior al periodo de muestreo incluido en este estudio.

En relación con otras publicaciones también es mayor el número de especies encontradas en la cuenca del Esla, solamente comparables a los trabajos de ALESSIO (1975), MANN (1976) y LE LOUARN & BAGLINIERE (1985) en el área europea.

Posteriormente a los muestreos efectuados también ha sido detectada en el área de estudio la presencia de *Noemacheilus barbatulus* y *Lepomis gibbosus*. Dado que las dos especies aparecen citadas como componentes de la dieta del lucio por otros autores (ALESSIO, 1975; MANN, 1976, 1982; LE LOUARN & BAGLINIERE, 1985 y ELVIRA *et al.*, en prensa) es previsible que en estos momentos el lucio depreda también sobre estas especies.

La amplitud del espectro alimentario puede apuntar que se trata de una población en expansión, con acceso a una importante variedad de presas, pues todavía está en la fase de dieta generalista. RINCON *et al.* (1990) y VELASCO (1994) en sendos trabajos sobre la cuenca del Duero señalan, que tanto el número de especies como la diversidad de las comunidades y el número de ejemplares capturados desciende en los lugares donde existe el lucio. ELVIRA *et al.* (en prensa) expone que cuando no les quedan recursos se especializan (lagunas de Ruidera) o se extinguen, caso de Daimiel. Por su parte MUNRO (1957) en un lago en el que la única especie de peces es lucio basa su dieta en algunos grupos de invertebrados, también ingieren anfibios y utilizan el canibalismo en elevada proporción, apunta la posibilidad de que los lucios han terminado con las truchas del lago y del arroyo tributario del mismo.

ANALISIS DE LA DIETA POR TRAMOS

A pesar de la similaridad mostrada en la composición de la dieta de los diferentes tramos existen particularidades debidas a la presencia de presas, en su mayoría accidentales que caracterizan a determinados tramos, como se puede comprobar en la Tabla VIII de los resultados y en la representación del análisis factorial de correspondencias realizado.

Tanto la diversidad como la uniformidad de los tramos alcanza los valores más elevados en el tramo del Tera y en la zona del barbo, donde existe una representación más uniforme de todas las tallas de lucio. Es ligeramente inferior en aquellos tramos en que la distribución de tallas es más restringida, Orbigo y Esla en este orden. También puede tener la misma explicación la mayor frecuencia y abundancia de presas pequeñas (invertebrados fundamentalmente) en el tramo del Esla.

El área delimitada en el tramo Tera (Fig. 58) está caracterizada por la ingestión de trucha arco iris, isópodos, plecópteros y lucio. Por lo que se refiere a la trucha arco iris es la única zona en la que coincide la presencia de esta especie con el área de distribución del lucio, en los cotos intensivos del río Tera, pero la ingesta de esta especie es mínima. Los isópodos es en el único tramo en que aparecen, en proporciones próximas al 10% y sin explicación razonable, si bien son referenciados habitualmente en la literatura. Los plecópteros y el lucio, aunque forman parte de la dieta de todos los tramos estudiados, son más relevantes en éste.

Los ejemplares procedentes de los puntos de muestreo incluidos en el tramo denominado Orbigo están caracterizados por la mayor representación que alcanza la lampréhuela, aunque esta especie también está presente, en menor medida, en Esla y en la zona de Barbo, pero ausente en el Tera. A este respecto VELASCO (1994) advierte una disminución de los efectivos de esta especie en dicha zona. También la bermejuela es más ingerida en el Orbigo que en el resto de los tramos, pero presente en todos ellos.

Los dos tramos referidos muestran en común, aunque escasamente representada, la presencia de gambusia en sus estómagos. El hecho de que esta especie vive en aguas muy someras, y por ello poco aptas para el lucio, podría explicar su escasa presencia.

Por su parte la zona del Barbo está caracterizada por presas muy circunstanciales. Aves y decápodos son las únicas presas diferenciales. En los dos casos la aportación a la dieta es mínima. La ingesta de aves es totalmente accidental y los decápodos encontrados han sido pertenecientes a los géneros *Procambarus*, que en el momento de los muestreos iniciaba la colonización de la zona de estudio y *Palaemonetes*, con un área de distribución restringida. También carpa, black-bass, reptiles, arácnidos y mamíferos contribuyen a la diferenciación a esta zona. Todos ellos muy escasamente representados y siempre coincidente su presencia en el tramo denominado Esla.

Las peculiaridades del Esla pueden advertirse en la Figura 59. Ostrácodos, homópteros y lepidópteros son las únicas presas que únicamente están en este área y siempre mínimamente representados. Los Cladóceros, dípteros, efemerópteros y zigópteros, aunque presentes en todos los tramos estudiados, muestran claramente mayor frecuencia en éste.

Variaciones en la dieta de áreas de estudio relativamente próximas también han sido observadas por diferentes autores: TONER (1959), BRACKEN (1973), MANN (1976, 1982), CRAIG & SMILEY (1986) y SANTAMARÍA (1993, 1995).

VARIACIONES DE LA DIETA EN FUNCION DE LA TALLA

En una primera aproximación se comparan los datos referentes a la utilización de invertebrados o vertebrados (fundamentalmente peces) citados en las publicaciones que se han revisado sobre esta especie. En todo caso hay que tener en cuenta que el volumen

principal de información procede de zonas donde la especie es autóctona y no se trata, como en la cuenca del Esla, de poblaciones de reciente colonización.

Si bien el espectro de la dieta es en parte coincidente con los datos aportados por la bibliografía, y siempre teniendo en cuenta las peculiaridades zoogeográficas, existen diferencias en la utilización de los recursos. Así, de forma general los ejemplares de este estudio han comido invertebrados hasta tallas elevadas, lo cual no es muy usual. Parece un hecho frecuente en la literatura que en la mayoría de los casos la utilización exclusiva de los peces comienza en tallas muy pequeñas, y también parece que la transición de la dieta de invertebrados a vertebrados es más precoz en casos de lagos y embalses que en ríos.

Así en lagos de Norteamérica, HUNT & CARBINE (1951) encuentran en los ejemplares más pequeños gasterópodos, crustáceos, insectos y ácaros, pero a partir de los 50 mm la dieta se hace casi exclusivamente ictiófaga. Algo mayor (85 mm) es la talla encontrada por LAWLER (1965), a partir de la cual es escasa la aparición de invertebrados. PRIEGEL & KROHN (1975) estudiando la alimentación de las primeras etapas de desarrollo del lucio en un lago de Wisconsin (tallas inferiores a 50 mm) hallan invertebrados; cladóceros, copépodos e insectos. Por su parte FAGO (1977) en la zona de inundación de un lago advierte, también para los alevines, el consumo de invertebrados durante las primeras semanas de vida, a partir de la sexta semana el canibalismo es el recurso más utilizado. Mientras WOLFERT & MILLER (1978) únicamente encuentran peces en los lucios examinados del lago Ontario.

Sin embargo CRAIG & SMILEY (1986) encuentran en dos de los tres lagos que estudian en Alberta un componente invertebrado importante en la dieta del lucio, mientras en el tercero solo es testimonial, representados por pupas de dípteros, motivado por las características diferenciales de los lagos. Por su parte CHAPMAN *et al.* (1989) en nueve lagos canadienses demuestran que el lucio es potencialmente capaz de alimentarse sobre invertebrados y vertebrados, utilizando los primeros hasta 60 cm de longitud, coincidiendo con SAMMONS *et al.* (1994). Estos describen que en un lago Dakota del Sur el componente invertebrado de la dieta es importante en tallas de hasta 60 cm, siendo muy escaso a partir de dicha longitud lo cual se acerca a los resultados expuestos.

Igualmente en los lagos de las Islas Británicas existen diferencias claras en los resultados encontrados: FROST (1954) establece en 35 mm la talla del cambio de dieta, aunque aparecen invertebrados bentónicos en ejemplares de hasta 49 cm, MUNRO (1957) describe la importancia de los invertebrados hasta que alcanzan los 50 cm, talla a partir de la cual ingieren anfibios y lucios, siendo éste el único pez disponible en el lago escocés que ha estudiado. TONER (1959) aunque no hace referencia a tallas concretas solo encuentra una escasa presencia de crustáceos y únicamente en uno de los tres lagos estudiados. Mientras, KENNEDY (1969) señala la importancia de los invertebrados en la dieta del lucio hasta el segundo año de vida. En Suecia, EKLOV & HAMRIN (1989) encuentran anisópteros en lucios de hasta 12 cm de longitud.

Los trabajos realizados en embalses de nuestro país muestran resultados bien distintos. Mientras MARTÍNEZ (1985) describen la importancia, variable a lo largo del año, de los invertebrados, particularmente abundantes en los meses de marzo, junio y agosto para el embalse de Santillana, SÁNCHEZ ISARRIA *et al.* (1988) solo encuentra vertebrados en dos embalses de Cataluña, si bien en este caso el número de ejemplares analizados es reducido y su longitud es siempre superior a 30 cm. En las lagunas de Ruidera, en ejemplares de tallas superiores a 24,4 cm, ELVIRA *et al.* (en prensa) evidencia que la población de lucio persiste gracias a su especialización en cangrejo rojo, aunque también incorpora en su dieta otros invertebrados.

Los resultados obtenidos en los trabajos que se han realizado en diferentes ríos también muestran amplia gama de resultados. En algunos se encuentra una dieta fundamentalmente ictiófaga, HUNT (1965) en un río truchero de Wisconsin, en ejemplares de 25 a 66 cm encuentra algún crustáceo, aunque el componente fundamental está formado por peces, coincidiendo con STEPHENSON & MOMOT (1991) que consideran escasamente frecuente la ingesta de invertebrados y HOLLAND & HUSTON (1985) muestran la importancia de los invertebrados en el primer año de vida de los lucios para el alto Mississippi.

En el trabajo realizado por BRACKEN (1973) en dos ríos trucheros de Irlanda sobre lucios de hasta tres años de edad advierte la presencia relevante de invertebrados. En el río Robe el cangrejo de río (*Austropotamobius pallipes*) es presa preferencial y no aparecen insectos, mientras en el río Camlin el cangrejo solo es ingerido por los ejemplares de primer año y en las siguientes clases de edad es elevada la presencia de insectos; peces y anfibios completan la alimentación en ambos casos.

En Inglaterra MANN (1976) destaca la presencia de invertebrados en lucios de hasta 70 cm de longitud, para el río Stour, con aportaciones importantes en los meses de mayo y junio. Los grupos presentes son crustáceos, ninfas de efémeras y más raramente larvas de tricópteros y anélidos, mientras en el río Frome (MANN, 1982) la dieta es fundamentalmente ictiófaga, con solo el 1% en peso de invertebrados, pero refleja que consume gran variedad de presas, dependiendo en gran medida de la disponibilidad de las mismas. En un estudio posterior (MANN, 1985) realizado en el río Avon durante cinco años consecutivos, obtiene que los ejemplares de la clase de edad 0+ ingieren, en porcentaje numérico, elevada proporción de invertebrados, pero se reduce drásticamente para los individuos de más de un año.

LE LOUARN & BAGLINIERE (1985) describen la dieta de un río truchero francés basada en la ingesta de peces, siendo testimonial la presencia de invertebrados.

ALESSIO (1975) estudia dos cuencas fluviales bien diferenciadas, la del Po, en la zona septentrional de Italia y la desembocadura de los ríos Nicesolo y Livenza con resultados también distintos. En la primera, aunque la dieta tiene un gran componente íctico, son muy abundantes los crustáceos, también están representados gasterópodos, anélidos y anfibios y en la segunda los peces son el componente fundamental y como exclusivo representante de

invertebrados aparecen los crustáceos. El mismo ALESSIO (1982, 1983) describe con mayor profundidad el espectro alimentario en la cuenca del Po, insistiendo en que la porción invertebrada constituye una parte importante de la dieta. Destaca *Asellus* y *Echinogammarus*, como crustáceos mejor representados, gasterópodos, oligoquetos y muy pocos insectos.

En la misma cuenca del Esla y con una parte de los ejemplares que aquí se presentan se realizó un estudio preliminar de la alimentación de esta especie (PENA *et al.*, 1987) en el que ya se aportaba un amplio espectro de presas consumidas y se señalaba el cambio de dieta que se produce a medida que se incrementa la talla.

SOSTOA & LOBÓN-CERVIÁ (1989) en el río Matarraña, de la Vertiente Mediterránea señalan una mínima presencia de invertebrados en ejemplares durante su primer año de vida. Por su parte SANTAMARÍA (1993, 1995) en sendos estudios de la alimentación del lucio en el río Tormes sólo encontraron invertebrados, con porcentajes de frecuencia notables, en el segundo de ellos, además los vertebrados que componen la dieta muestran una composición bien distinta en los dos casos.

En el presente estudio el componente invertebrado de la dieta es importante hasta alcanzar tallas elevadas, aunque el ejemplar más pequeño que se alimentó de peces medía 6 cm. Como se ha descrito, hasta que alcanza 60 cm de longitud persiste la ingestión de invertebrados. Desde los 40 o 50 cm, según se consideren los resultados del método numérico o la frecuencia de aparición, la dominancia es de diferentes especies de peces presa. La alternancia de estas especies está vinculada con su tamaño en relación con el del depredador.

La elevada diversidad y homogeneidad que presenta la dieta, fundamentalmente en tallas comprendidas entre los 20 y los 80 cm, corroboran la idea de una dieta generalista y apuntan una escasa selección del alimento, si bien este extremo exigiría una comparación relacionando la ingesta con la disponibilidad cuantitativa del alimento.

RELACION TALLA DEPREDADOR / PRESA

La relación entre la talla de las presas consumidas y la del depredador es manifestada de forma general en la mayoría de los trabajos de alimentación de esta especie. HUNT & CARBINE (1951) en un estudio con ejemplares de longitudes restringidas entre 11 y 150 mm advierten la sustitución de los taxones presa que se van produciendo cuando se incrementa el tamaño.

FROST (1954) establece que esta relación se traduce, en los ejemplares más pequeños, en un cambio de alimento, es decir paso de una dieta basada en invertebrados a incorporar peces en ella. Posteriormente se produce un cambio en las especies de peces consumidas hacia las de talla más elevada, y hacia individuos de mayor talla dentro de las especies consumidas. HEALY (1956) corrobora esta tendencia.

También LAWLER (1965) advierte esta relación pero restringida a aquellas especies de mayor talla. Para las especies de pequeña talla (no sobrepasan 9 cm) establece que la relación con la talla es mínima y expone que en estos casos la relación se establece entre el número de presas consumidas y el tamaño del predador. Este sería el caso de los ejemplares estudiados por ELVIRA *et al.* (en prensa), que al mostrar especialización por el cangrejo rojo, y teniendo este una talla máxima limitada no pueden manifestar relación con la talla de las presas. A este respecto los ejemplares estudiados ponen de manifiesto un descenso en el número medio de presas por estómago, que se estabiliza cuando la dieta se hace ictiófaga.

En el presente estudio las presas que tienen mayor importancia en la dieta van incrementando su tamaño a medida que lo hace la longitud del lucio, limitado por su capacidad para ingerirlas. Por el contrario LE LOUARN & BAGLINIERE (1985) siempre encuentran peces pequeños, sea cual sea la talla del lucio.

JUANES (1994) afirma que cuando los peces crecen incorporan a su dieta presas más grandes, porque se incrementa la vulnerabilidad de éstas, aunque las pequeñas presas nunca quedan excluidas, ya que su vulnerabilidad permanece alta, hecho que también constatan los presentes resultados. Pequeños peces, como bermejuela y gobio, son ingeridos hasta los 80 cm del predador. MANN (1982) encuentra en el río Frome que cuando el lucio crece come relativamente menos sobre pequeños peces bentónicos, aunque selecciona positivamente dos especies (locha y cavilat) pese a que sus hábitos no son coincidentes. De la misma forma ha señalado que el tamaño de presa se incrementa con la talla del lucio, aunque continúa comiendo presas pequeñas (30-80 mm) cuando alcanza los 70 cm de longitud (MANN, 1976).

Semejantes son las conclusiones de BAGENAL (1977) y DIANA (1979). HART & CONNELLAN (1984) fundamentan este hecho en que obtienen la mayor eficacia de captura en presas de 2 a 3,9 gramos. HART & HAMRIN (1990) justifican la selección de pequeñas presas por la facilidad de capturarlas, aunque las consideran menos deseables en la relación energía / tiempo de captura.

Diferentes resultados se obtienen al considerar el tamaño relativo de los peces presa. PROKES (1993) cita los resultados de Popova (1965) quien encuentra que el tamaño de las presas respecto al predador desciende desde el 42% de la longitud del lucio en individuos de primer año hasta el 12% en grandes depredadores (80 cm). Muy próximos a estos resultados son los obtenidos por JUANES (1994) quien obtiene un 50% de tamaño relativo de presa en el momento de la transición al piscivorismo, con descenso drástico hasta estabilizarse en el 10%, para este autor la tendencia de la media de talla de presa tiende hacia el mínimo tamaño ésta. CRAIG & KIPLING (1983) establecen en el 45% la talla preferida. HOLLAND & HUSTON (1984), por el contrario, obtienen que ejemplares de 3,8 a 11,9 cm comen presas que alcanzan el 20% de su longitud.

MANN (1976) obtiene tallas relativas de presas fundamentalmente por debajo del 27% de la talla del lucio (que coincide con la longitud relativa que ha calculado para el estómago

de lucio), aunque encuentra, para todas las tallas estudiadas algunas presas de tallas comprendidas entre el 27 y el 50%, más cerca de lo obtenido en este estudio.

A este respecto NURSALL (1973) establece que el tamaño relativo de las presas óptimas están entre 1/4 y 1/3 de la longitud del lucio.

Los resultados del presente trabajo muestran que la tendencia es a ingerir peces cada vez más grandes. Se ha descrito la correlación positiva entre el tamaño del pez capturado y aquel del depredador que lo había ingerido, que se traduce en un cambio de presas y un aumento del tamaño de las mismas, tanto para el conjunto de los ejemplares como para las zonas delimitadas. Por una parte la correlación entre la longitud del pez-presa y el lucio es positiva y significativa, y por otra la media de la longitud relativa de esos peces muestra, tras un ligero descenso cuando el lucio alcanza los 40 cm, una tendencia a incrementarse en función de la talla de éste predador, con valores en torno al 30%.

CAMBIOS ESTACIONALES EN LA DIETA

Las modificaciones en la representación de los diferentes taxones, puesta de manifiesto en el estudio mensual elaborado con el total de los ejemplares, sobre todo aquellos que están más influenciados por la climatología, confirman el oportunismo alimentario de esta especie. Así es destacable el hecho de que la frecuencia de los individuos que únicamente ingieren invertebrados se ve incrementada en los momentos en que éstos eclosionan o se producen explosiones demográficas de determinados grupos (en primavera y en otoño).

Además el comportamiento mostrado por la diversidad y los valores alcanzados por la uniformidad a lo largo del año sugieren la escasa selección de presas, quedando limitada la utilización de las mismas a la accesibilidad condicionada por el tamaño de la boca del depredador y la oportunidad de su captura.

Estos hechos confirman la escasa selección que realiza sin haber efectuado en este trabajo una cuantificación paralela de las presas disponibles en el medio. CHAPMAN *et al* (1989) aseveran que es un depredador oportunista capaz de modificar sus estrategias alimentarias en respuesta a los cambios ambientales. A este respecto SOSTOA & LOBÓN-CERVIÁ (1989) encuentran significativa correlación entre la dieta y la abundancia de las presas en el medio.

MANN (1982) evidencia la complejidad de factores que conlleva la evaluación de la variación de la dieta, fundamentalmente disponibilidad, selección y abundancia estacional. MAUCK & COBLE (1971) y WAHL & STEIN (1988) introducen el concepto de vulnerabilidad, frente a la simple variación estacional del alimento propuesta por FROST (1954), HEALY (1956) y LAWLER (1965).

No obstante algunos autores han demostrado el rechazo por aquellas presas dotadas de estructuras morfológicas antipredatorias (BEYERLE, 1978; EKLOV & HAMRIN, 1989),

coincidiendo con WOLFERT & MILLER (1978) y NAVARRO & JOHSON (1992), quienes sugieren la selección de presas de radios blandos frente a aquellas de radios espinosos. En este estudio las únicas especies presa que se podrían considerar "armadas" serían la carpa y el black-bass, que son ingeridos en escasas ocasiones y en pequeño número y el barbo, con un primer radio duro en la dorsal aunque menos armado, que es presa habitual.

Con todo ello la utilización de todo tipo de hábitat, con movimientos frecuentes, como han mostrado CHAPMAN & MACKAY (1984) facilitaría la alimentación sobre una gran cantidad de presas, reforzado por la aseveración de SAVINO & STEIN (1989) quienes consideran al lucio capaz de capturar con éxito presas en hábitats heterogéneos.

PREDACION SOBRE TRUCHA

En cuanto a la predación efectuada sobre trucha, mencionable por su importancia como especie objeto de pesca deportiva en la cuenca de estudio, los resultados han mostrado escasa incidencia, por debajo de los reflejados por LE LOUARN & BAGLINIERE (1985) que muestra un 5% sobre el total de las presas ingeridas. Parecidas apreciaciones encuentra MANN (1976, 1982), y mayor presión sobre esta especie encuentra MANN (1985), que comprueba que la extracción de lucios reduce considerablemente la predación sobre trucha. No obstante ARRIGNON (1966) define al lucio como especie indeseable para un río truchero; HUNT (1965) y BRACKEN (1973) obtienen frecuencias elevadas de ingestión de trucha en los ríos considerados. Por el contrario SANTAMARÍA (1993, 1995) apenas encuentra trucha en los estómagos que analizados.

En el Orbigo fue capturada por lucios de todas las tallas, con discreta presencia (2,08% de los estómagos con contenido lo que correspondía al 0,75% de las presas capturadas), mientras en el Esla y Tera únicamente aparece de forma aislada en algunos rangos de talla (en Esla en lucios de más de 20 cm de longitud y en Tera en aquellos que superaron los 40 cm) y en la zona de Barbo sólo fue ingerida por lucios de longitudes comprendidas entre 40 y 60 cm y con frecuencia muy pequeña, como corresponde a la escasa representación de esta especie en dicho tramo.

El dato más relevante corresponde a un 15% de frecuencia de aparición de trucha en los estómagos de los ejemplares capturados durante el mes de febrero.

CANIBALISMO

En este estudio aparece canibalismo en todas las zonas consideradas con mayor importancia en la denominada Tera transición y no parece estar limitado a ningún rango de talla determinado. Coincide con las apreciaciones de buena parte de los autores que advierten una moderada presencia de este hecho: HUNT & CARBINE (1951), FROST (1954), HEALY (1955,

1956), LAWLER (1965), KENNEDY (1969), FAGO (1977), MANN (1982). Por el contrario WOLFERT & MILLER (1978) no lo detectan.

PROKES (1993) asocia canibalismo y predación sobre otros peces desde tempranas tallas a ahorro energético frente al consumo de invertebrados. GILES *et al.* (1986) confieren al canibalismo una gran importancia potencial en la regulación del reclutamiento anual; en zonas de alevinaje se intensifica el canibalismo cuando se mezclan líneas diferentes (BRY & GILLET, 1980), probablemente debido a crecimientos diferenciales; precisamente coincidente con las apreciaciones de CRAIG & KIPLING (1983). KIPLING (1983, 1984) asocia el canibalismo con un factor de supervivencia, en ausencia de otro alimento. TREASURER *et al.* (1992) confiere al canibalismo un papel autorregulador de las poblaciones de lucio.

Algo así podrían demostrar los resultados diferenciales obtenidos por SANTAMARÍA (1993, 1995) en el río Tormes, encontrando una reducción elevada del canibalismo en el segundo año, tras haber realizado en el primero la extracción del río de gran número de ejemplares de lucio.

En el resto de trabajos realizados en nuestro país los resultados difieren ostensiblemente, MARTÍNEZ (1985) encuentra un elevado porcentaje de frecuencia, mientras SÁNCHEZ-ISARRIA *et al.* (1988) y ELVIRA *et al.* (en prensa) denotan pequeños valores y SOSTOA & LOBÓN-CERVIÁ (1989) no lo advierten.

En el estudio realizado la mayor aparición de canibalismo en invierno, coincidiendo con el periodo prefreza e inicio de la misma, apunta a la competencia surgida por la acumulación de individuos en los frezaderos, fundamentalmente en aquellas zonas donde es más abundante (tramo del Tera).

El máximo porcentaje de frecuencia de lucios caníbales correspondió a ejemplares de 50 a 70 cm (10%). Mientras el mayor porcentaje numérico de presas de su misma especie se encontraba en estómagos de lucios mayores de 80 cm (8%).

El tamaño de la presa varía entre los 8 y los 40 cm, con una longitud media de 23 cm. De acuerdo con GRIMM (1994) son lucios de orilla, que están ligados a la vegetación donde se refugian de los caníbales. Estos ejemplares con una talla entre 20 y 40 cm deben cazar presas mayores y por tanto compartir el mismo hábitat que los grandes lucios con lo que quedan expuestos a la acción depredadora de éstos (GRIMM & BACKX, 1990).

V. CONCLUSIONES

Primera. Se comprueba el proceso expansivo de la especie llevado a cabo por individuos colonizadores de forma escalonada a lo largo de la cuenca fluvial. Una parte de la población se desplaza aguas arriba colonizando un nuevo tramo y una vez asentada servirá de base para la siguiente expansión.

Segunda. Se describe el patrón de aparición de las escamas. Las primeras se forman en la posición de la línea lateral, delante de la aleta dorsal, de donde progresan hacia la parte anterior y posterior y, alternativamente, se extienden por debajo y por encima de la primera línea formada. Los lucios se cubren de escamas antes que en otras áreas geográficas, cuando alcanzan entre 50 y 60 mm de longitud.

Tercera. Los machos tienen mayor longitud que las hembras al año de edad. A partir de ese momento las hembras son siempre mayores que los machos para la misma clase de edad. Las diferencias son estadísticamente significativas a partir del tercer año.

Cuarta. Los lucios de la cuenca del Esla tienen una longitud media inferior a otras áreas europeas en los dos primeros años de vida, pero exhiben un crecimiento superior en las clases de edad siguientes, que se mantiene elevado hasta edades avanzadas. Esto se entiende relacionado con el cambio del tipo de dieta incorporando mayor porcentaje de vertebrados.

Quinta. En el desarrollo de este estudio se registraron 23 casos de hermafroditismo lo que representa el 0,52% de la muestra. Se trata de la primera cita de este fenómeno en el Paleártico y la segunda vez que se data esta peculiaridad sexual en la especie.

Sexta. La madurez sexual se alcanza gradualmente en el total de la población, iniciándose tempranamente - al año de edad - en un 66% de los machos y el 41 % de las hembras, llegando al 92% de los primeros y el 85% de las segundas a los tres años y al 100% en el cuarto año para ambos sexos.

Septima. Se delimita el periodo de freza entre finales de febrero y principios de mayo para el total de la cuenca, con un máximo en el mes de abril. El desove se relaciona con el aumento de la temperatura y las primeras crecidas. Los lugares de freza son remansos

someros y arroyos con abundante vegetación, constituida fundamentalmente por helófitos: *Phalaris arundinacea*, *Scirpus lacustris*, *Sparganium erectum* y *Typha latifolia* e hidrófitos: *Potamogeton crispus*, *P. pectinatum* y *Ranunculus penicillatus*.

Octava. El espectro general de la dieta caracteriza al lucio como un depredador generalista que aprovecha la abundancia estacional de un determinado tipo de presa. Los valores de diversidad y uniformidad de la dieta sugieren escasa selección, quedando limitada su alimentación tanto por la accesibilidad de las presas como por el tamaño de la boca de cada ejemplar. No obstante, la ausencia de carpín en los estómagos y la escasez de carpa y black-bass podría interpretarse como un rechazo hacia presas dotadas de estructuras anatómicas antidepredatorias.

Novena. El espectro de la dieta es el más amplio de los referenciados en la bibliografía. Aparecen 21 grupos de invertebrados, 13 especies de peces y 15 de otros vertebrados terrestres. Se cita por primera vez la captura de dos culebras de agua pertenecientes a las especies *Natrix natrix* y *N. maura*.

Décima. La tasa de ingesta, expresada como número de presas por estómago, es la mayor de las registradas en la bibliografía consultada. El valor de la misma se eleva a 4,25 en dieta invertebrada y disminuye a 1 cuando aquella se torna ictiófaga.

Undécima. Se fija el cambio del tipo de dieta de forma secuencial con los siguientes valores: casi exclusivamente invertebrada hasta los 20 cm, mixta con dominancia de invertebrados entre los 20 y los 40 ó 50 cm, según se considere numéricamente o por su frecuencia de aparición. Desde esa talla hasta los 60 cm mixta con dominancia de vertebrados y a partir de esta última cifra la ingesta se basa, casi totalmente, en vertebrados. Se destaca la persistencia de los invertebrados como presa que se presenta desde las clases de talla más pequeña hasta los 60 cm.

Duodécima. Se observa correlación positiva y significativa entre la longitud del pez-presa y la longitud del lucio. El tamaño relativo de la primera con ligeras diferencias equivale al 30% de la talla del depredador. La correspondencia del tamaño de la boca del lucio y tamaño medio de la captura se traduce en un cambio de especies-presa.

Decimotercera. La predación sobre trucha ha registrado valores bajos, con un máximo del 2,08% en los contenidos estomacales de los ejemplares del Orbigo y un máximo del 15% en frecuencia sólo en el mes de febrero.

Decimocuarta. El canibalismo se registró en todas las tallas a partir de los 10 cm con un máximo del 10% en el rango de 50 a 70 cm y un tamaño medio de lucio presa de 23 cm.

VI. BIBLIOGRAFIA

- AGÚNDEZ, P. 1986. *Estudio de la reproducción y desarrollo larvario del lucio, Esox lucius L., 1758, en la cuenca del Esla*. Memoria de Licenciatura. Universidad de León. 87 pp.
- AGÚNDEZ, P., J. DOMÍNGUEZ & J.C. PENA. 1987. Sobre la fecundidad del lucio (*Esox lucius*) en la cuenca del Esla. *Tierras de León*, 66: 119-127.
- ALESSIO, G. 1975 a. Recherche sulla biologia del luccio, *Esox lucius* L. (Osteichthyes, Esocidae), in Lomellina Occidentale ed in un "Valle" Veneta. *Boll. Pesca Piscic. Idrobiol.*, 30 (2): 235-256.
- ALESSIO, G. 1975 b. Accrescimento lineare e ponderale del luccio, *Esox lucius* L. (Osteichthyes, Esocidae), in Lomellina Occidentale ed in una "Valle" Veneta. *Boll. Pesca Piscic. Idrobiol.*, 30 (2): 257-275.
- ALESSIO, G. 1982. Le black-bass, *Micropterus salmoides* (Lacep.), dans les eaux italiennes. Un antagoniste du brochet ?. *Bull. Fr. Piscic.*, 292: 1-17.
- ALESSIO, G. 1983. Quelques aspects de la biologie et de l'élevage du brochet (*Esox lucius* L.) en Italie. En: Billard, R. ed. *Le brochet: gestion dans le milieu naturel et élevage*. INRA Publ., Paris, 283-296.
- ALMAÇA, C. 1964. Contribuição para o conhecimento da fauna ictiológica das águas interiores portuguesas. *Bol. Soc. Portuguesa Ciências Naturais*, Ser. 2ª, vol. X: 228-237.
- ALONSO HERRERO, E. 1995. Litología y geomorfología (Memoria). *Atlas del Medio Natural de la provincia de León*. I.T.G.E.- Diputación Provincial de León. Madrid.
- ALVAREZ PELLITERO, M.P., J. PEREIRA-BUENO, M.C. GONZÁLEZ-LANZA. 1980. The parasitofauna of fishes acclimatized in freshwater habitats of the Duero basin (NW Spain). *The Third European Multicolloquium of Parasitology*. Cambridge. 1 pp.
- ANDERSON, R.O. & S. J. GUTREUTER. 1984. Length, Weight, and associated structural indices. En: Nielsen, L.A. & D.L. Johnson ed. *Fisheries Techniques*. American Fisheries Society. Maryland, 283-300.
- ARRIGNON, J. 1966. Action d'une population de brochets (*Esox lucius* L.) sur le cheptel trutticole hébergé par les eaux de première catégorie. *Bulletin de l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Nancy*, 8 (1): 39-47.

- BAGENAL, T.B. 1977. Effects of fisheries on Eurasian perch (*Perca fluviatilis*) in Windermere. *J. Fish Res. Bd. Can.*, 34: 1764-1768.
- BAGENAL, T.B. 1978. Aspects of fish fecundity. En Gerking, S.D. Ed. *Ecology of freshwater fish production*. Blackwell Scientific Publications. Oxford: 75-101.
- BAGENAL, T.B. & F.W. TESCH. 1978. Age and growth. En Bagenal, T.B. ed., *Methods for assessment of fish production in fresh waters*. IBP Handbook N° 3. Blackwell Scientific Publications. Oxford: 101-136.
- BAGENAL, T.B. & E. BRAUM. 1978. Eggs and early life history. En Bagenal, T.B. ed., *Methods for assessment of fish production in fresh waters*. IBP Handbook N° 3. Blackwell Scientific Publications. Oxford: 165-201.
- BANARESCU, P. 1992. *Zoogeography of Fresh Waters*. Vol. 2. Aula-Verlag Ed. Wiesbaden. 1091 pp.
- BARBA, P., N. HEREDIA, L.R. RODRÍGUEZ FERNÁNDEZ Y A. SUÁREZ. 1994. Estratigrafía. En: *Mapa geológico de la provincia de León* (Memoria). I.T.G.E.- Diputación Provincial de León. Madrid. 166 pp.
- BARCLAY, J.J. & P.T. GREGORY, 1981. An experimental test of models predicting life-history characteristics. *Am. Natur.*, 117: 944-961.
- BAUCHOT, R & M.L. BAUCHOT. 1978. Coefficient de condition et indice pondéral chez les Téléostéens. *Cybium*, 3 (4): 3-16.
- BERG, L.S. 1962. *Freshwater fishes of the USSR and adjacent countries. Vol. I. Translated from Russian fourth, improved and augmented edition*. Jerusalem, Israel Program of scientific Translations, IPST Cat n° 741.
- BERVEN, K.A. & D.E. GILL. 1983. Interpreting geographic variation in life-history traits. *Am. Zool.*, 23: 85-98.
- BEYERLE, G.B. 1978. Survival, growth and vulnerability to angling of northern pike and walleyes stocked as fingerlings in small lakes of bluegills or minnows. *Am. Fish. Soc. Spec. Publ.*, 11: 135-139
- BODALY, R.A. & L.F.W. LESACK. 1984. Response of a boreal northern pike (*Esox lucius*) population to lake impoundment: Wupaw Bay, Southern Indian Lake, Manitoba. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 41: 706-714.
- BOËT, P. & H. LE LOUARN. 1985. La croissance du poisson. Techniques d'étude. En: Gerdeaux, D & R. Billard ed. *Gestion piscicole des lacs et retenues artificielles*. INRA. Paris, 125-142.
- BONNER, J.T. 1965. *Size and cycle, an essay on the structure of biology*. Princeton University Press. Princeton. 473 pp.
- BOWEN, S.H. 1984. Quantitative description of the diet. En: Nielsen, L.A. & D.L. Johnson ed. *Fisheries techniques*. American Fisheries Society. Maryland, 325-336.
- BRACKEN, J.J. 1973. The age and growth of pike *Esox lucius* from Irish trout rivers. *Ir. Fish. Invest. (A Freshwater)*, 12: 3-15.
- BRACKEN, J.J. & W.S.T. CHAMP. 1971. Age and growth of pike in five Irish limestone lakes. *Sci. Proc. R. Dublin Soc.*, (B), 3: 1-33.

- BREGAZZI, P.R. & C.R. KENNEDY. 1980. The biology of pike, *Esox lucius* L., in a southern eutrophic lake. *J. Fish Biol.*, 17: 91-112.
- BROWN, V.K. & I. HODEN. 1983. (Eds.). *Diapause and life cycle strategies in insects*. The Hague. Junk. 258 pp.
- BRY, C. & C. GUILLET. 1980. Reduction du cannibalisme precoce chez le brochet (*Esox lucius*) par isolement des fratries. *Bull. Fr. Piscic.* 277: 142-153.
- BUEN, F. de. 1930. Notas sobre la fauna ictiológica de nuestras aguas dulces. Notas y Resum. Ser. II nº 46. *Inst. Esp. Ocean.*: 162.
- BUSS, K. & J. MILLER. 1961. The age and growth of the northern pike in Pennsylvania. *The Pennsylvania Angler*, 2 pp.
- CALDERONI, P. 1965. Contributo allo studio dell'acrescimento del luccio (*Esox lucius* L.) del lago Trasimeno. *Riv. Idrobiol.*, 4: 3-15.
- CALDERONI, P., G. GIOVINAZZO, M. MEARELLI & L. VOLPI. 1980. Contributo alla conoscenza di *Esox lucius* L. del lago Trasimeno. *Riv. Idrobiol.* :347-359.
- CARBINE, W.F. 1941. Observations on the life history of the northern pike, *Esox lucius* L., in Houghton lake, Michigan. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 41: 149-164.
- CASSELMAN, J.M. 1974. Analysis of hard tissue of pike *Esox lucius* L. with special reference to age and growth. En: Bagenal, T.B. ed. *The ageing of fish*. Old Woking, Surrey. Unwin Brothers Ltd., 13-27.
- CASSELMAN, J.M. 1975. Sex ratios of northern pike, *Esox lucius* Linnaeus. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 104: (1): 60-63.
- CASSELMAN, J.M. 1987. Determination of age and growth. En: Weatherley, A.H. & H.S. Gill. *The biology of fish growth*. Academic Press, London, 209-242.
- CERNY, J. 1992. Age, growth and index of production of pike (*Esox lucius* L.) from the Danube arm Trstená na Ostrove. *Biológia* (Bratislava) 47: 153-162.
- COSTELLO, M.J. 1990. Predator feeding strategy and prey importance: a new graphical analysis. *J. Fish Biol.*, 36: 261-263.
- CRAIG, J.F. 1978. A study of the food and feeding of perch, *Perca fluviatilis* L., in Windermere. *Freshwater Biology*, 8: 59-68.
- CRAIG, J.F. & C. KIPLING. 1983. Reproduction effort versus the environment; case histories of Windermere perch, *Perca fluviatilis* L., and pike, *Esox lucius* L. *J. Fish Biol.*, 22: 713-727.
- CRAIG, J.F. & K. SMILEY. 1986. Wayelle, *Stizostedion vitreum*, and northern pike, *Esox lucius*, populations in three Alberta lakes. *J. Fish Biol.*, 29: 67-85.
- COSTA, J. & A. GOUVEIA. 1979. Note sur l'influence du milieu dans la relation poids-longueur et facteur de condition dans trois sous-espèces de poissons nord Portugal. *Publ. Inst. Zool. Dr. A. Nobre*, 144: 10 pp.
- CROSSMAN, E.J. & J.M. CASSELMAN. 1987. *An annotated bibliography of the pike, Esox lucius (Osteichthyes: Salmoniformes)*. Royal Ontario Museum. Toronto. 386 pp.
- CHAPMAN, C.A. & W.C. MACKAY. 1984. Versatility in habitat use by a top aquatic predator, *Esox lucius* L. *J. Fish Biol.*, 25: 109-115.

- CHAPMAN, L.J., W.C. MACKAY & C.W. WILKINSON. 1989. Feeding flexibility in northern pike (*Esox lucius*): Fish versus invertebrate prey. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 46: 666-669.
- CHEN, Y., D.A. JACKSON, & H.H. HARVEY. 1992. A comparison for Von Bertalanffy and polynomial functions in modelling fish growth data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 49 (6): 1228-1235.
- DAGET, J. & J.C. LE GUEN. 1975. Les critères d'âge chez les poissons. En Lamotte, M. & F. Bourliere ed. *Problèmes d'écologie: la démographie des populations de vertébrés*. Masson et Cie. Paris, 253-291.
- DAUBA, F. 1981. *Etude comparative de la faune des poissons dans les écosystèmes de deux réservoirs: Luzech (Lot) et Chastang (Dordogne)*. These. Institut National Polytechnique de Toulouse. 228 pp.
- DAVID, H.A., H.O. HARTLEY & E.S. PEARSON. 1954. The distribution of the ration in a single normal sample of range to standard deviation. *Biometrika*, 41: 482-493.
- DENNO, R.F. & M. DINGLE. 1981. *Insect life history patterns: Habitat and geographic variation*. Springer-Verlag. New York. 315 pp.
- DERVIN, C. 1988. *Comment interpréter les résultats d'une analyse factorielle des correspondances ?*. STAT-ITCF. Paris. 68 pp.
- DESSELLE, J.L. 1990. Analyses multivariées sous contraintes: Présentation à partir d'exemples, réalisation pratique à l'aide du logiciel Biomeco. *Mémoire de D.A.A. E.N.S.A. Montpellier*. 30 pp.
- DIANA, J.S. 1979. The feeding pattern and daily ration of a top carnivore, the northern pike (*Esox lucius*). *Can. J. Zool.*, 57: 2121-2127.
- DIANA, J.S. 1987. Simulation of mechanisms causing stunting in northern pike populations. *Trans. Am. Fish. Soc.* 116: 612-617.
- DOADRIO, I., B. ELVIRA & Y. BERNAT (Eds). 1991. *Peces continentales españolas. Inventario y clasificación de zonas fluviales*. ICONA. Colección Técnica. Madrid. 220 pp.
- DOMÍNGUEZ, J., J.C. PENA & G. GONZÁLEZ. 1989. First occurrence of hermaphrodite pike, *Esox lucius* L., in the Esla basin (Spain). *J. Fish Biol.*, 34: 973-975.
- EKLOV, P. & S.F. HAMRIN. 1989. Predatory efficiency and prey selection: interactions between pike *Esox lucius*, perch *Perca fluviatilis* and rudd *Scardinius erythrophthalmus*. *Oikos*, 56: 149-156.
- ELVIRA, B. 1988. Clave preliminar de las escamas de los peces de agua dulce de España, a nivel de familia. *Doñana, Acta Vertebrata*, 15 (2): 177-185.
- ELVIRA, B. 1995 b. Native and exotic freshwater fishes in Spanish river basin. *Freshwater Biology*, 33: 103-108.
- ELVIRA, B. 1995 a. Freshwater fishes introduced in Spain and relationships with autochthonous species. En Voigtlander, C.W. Ed. *The state of the world's fisheries resources*. Proceedings of the World Fisheries Congress, Theme-3. Oxford and IBH Publishing Co. Pvt. Ltd., New Delhi: 261-264 pp.
- ELVIRA, B., G.G. NICOLA & A. ALMODOVAR. (en prensa). Pike, *Esox lucius*, and red swamp crayfish, *Procambarus clarkii*: a new case of predator-prey relationship between aliens in central Spain. *J. Fish Biol.*

- FAGO, D.M. 1977. Northern pike production in managed spawning and rearing marshes. *Tech. Bull. Wisconsin Dep. Nat. Resources*, 96: 1-30.
- FERNÁNDEZ, M., M.C. FERNÁNDEZ & E. LUIS. 1988. Características estructurales de la vegetación macrófita en la cuenca del río Orbigo (León). *Actas del Congreso de Biología Ambiental*: 313-324.
- FERNÁNDEZ, M., M.C. FERNÁNDEZ & A. DEL RÍO. 1990. Estudio comparativo de los ríos de la cuenca del Orbigo en base a las variaciones en la estructura y composición de las comunidades de macrófitos. *Scientia gerundensis*, 16 (1): 87-98.
- FERNÁNDEZ, M. & M.C. FERNÁNDEZ. 1993. La vegetación ribereña en el río Esla. Poster VII Congreso Español de Limnología. Bilbao.
- FORNEY, J.L. 1968. Production of young northern pike in a regulated marsh. *N. Y. Fish. Game. J.*, 15 (2): 143-154.
- FORTIN, R., P. DUMONT & H. FOURNIER. 1983. La reproduction du grand brochet (*Esox lucius* L.) dans certains plans d'eau du sud du Québec (Canadá). En Billard R., Ed. *Le brochet: gestión dans le milieu naturel et élevage*. I.N.R.A. Publ. Paris: 39-51.
- FRANKLIN, D.R. & L.L. SMITH. 1960 a. Notes on the early growth and allometry of the northern pike, *Esox lucius* L. *Copeia*, 2: 143-144.
- FRANKLIN, D.R. & L.L. SMITH. 1960 b. Note on development of scale patterns in the northern pike, *Esox lucius* L. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 89 (1): 83.
- FRANKLIN, D.R. & L.L. SMITH. 1963. Early life history of the northern pike (*Esox lucius* L.) with special reference to the factors influencing the numeral strength of year classes. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 92 (2): 91-110.
- FROST, W. 1954. The food of pike, *Esox lucius* L., in Windermere. *J. Anim. Ecol.*, 23: 339-360.
- FROST, W. & C. KIPLING. 1959. The determination of the age and growth of pike (*Esox lucius* L.) from scales and opercular bones. *Journal du Conseil permanent international pour l'exploration de la mer*, 24: 314-341.
- FROST, W. & C. KIPLING. 1967. Removal of pike (*Esox lucius*) from Windermere and some of its effect on the population dynamics of that fish. *Proceedings of the third British Coarse Fish Conference*. Liverpool, 53-56.
- FROST, W. & C. KIPLING. 1968. Experiments on the effect of temperature on the growth of young pike, *Esox lucius* L. *Salmon and Trout Magazine*, 184: 170-178.
- GARCÍA-JALÓN, D. & M. GONZÁLEZ DEL TÁNAGO. 1983. Estudio biotipológico de las comunidades piscícolas de la cuenca del Duero. *Bol. Est. C. Ecol.*, 12 (24): 57-66.
- GEE, A.S. 1978. The distribution and growth of coarse fish in gravel-pit lakes in south-east England. *Freshwater Biology*, 8: 385-394.
- GIBERT, A.M. 1913. *Fauna ictiológica de Cataluña*. Mem. de la Inst. Cat. de Hist. Nat. Barcelona.
- GILES, N., R.M. WRIGHT & M.E. NORD. 1986. Cannibalism in pike fry, *Esox lucius* L.: some experiments with fry densities. *J. Fish Biol.*, 29: 107-113.

GRIMM, M.P. 1994. The characteristics of the optimum habitat of northern pike (*Esox lucius* L.). En: Cowx, I.G. Ed. *Rehabilitation of freshwater fisheries*. Fishing News Books. Oxford. 486 pp.

GRIMM, M.P. & J.J.G.M. BACKX. 1990. The restoration of shallow eutrophic lakes, and the role of northern pike, aquatic vegetation and nutrient concentration. *Hydrobiologia* 200/201: 557-566.

GUTIERREZ-CALDERÓN, E. 1951. L'acclimatation du brochet en Espagne. *Travaux de l'Association Internationale de Limnologie théorique et appliquée*, XI: 69-74.

GUTIERREZ-CALDERÓN, E. 1954. El lucio en España. *Caza y Pesca*, 140: 490-493.

GUTIERREZ-CALDERÓN, E. 1955. Acclimatation du brochet en Espagne. *Verh. Int. Verein. Ther. Angew. Limnol*, 12: 536-542.

GUTIERREZ-CALDERÓN, E. 1969. *El lucio (su biología y aprovechamiento)*. Ministerio de Agricultura. Madrid. 87 pp.

HART, P.J.B. & B. CONNELLAN. 1984. Cost of prey capture, growth rate and ration size in pike, *Esox lucius* L., as functions of prey weight. *J. Fish. Biol.* 25: 279-292.

HART, P.J.B. & S.F. HAMRIN. 1990. The role of behaviour and morphology in the selection of prey by pike. En: Hughes R.N. Ed. *Behavioural mechanisms of food selection* (NATO ASI series vol. 20. Springer. Berlin Heidelberg. New York: 235-254.

HASSLER, T.J. 1969. Biology of the northern pike in Oake reservoir, 1959 through 1965. *Tech. Pap. U. S. Fish. Wildl. Serv.* 29: 13 pp.

HASSLER, T.J. 1970. Environmental influence on early development and year-class strength of northern pike in lake Oahe and Sharpe, South Dakota. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 99 (2): 369-375.

HEALY, A. 1955. Fishes of Lough Rea, CO. Galway, Ireland. *Salmon and trout magazine*, 246-252.

HEALY, A. 1956. Pike (*Esox lucius* L.) in three Irish Lakes. *Sci. Proc. R. Dublin Soc.*, 27: 51-63.

HELLAWEL, J.M. & R. ABEL. 1971. A rapid volumetric method for the analysis of the food of fishes. *J. Fish. Biol.*, 3: 29-37.

HERNÁNDEZ, M.V. 1986, 1987. Memorias del Control de la población de *Esox lucius* (lucio) y estudio de su biología en la provincia de Zamora. Servicio Territorial de Medio Ambiente y O.T. de Zamora. (Informe inédito).

HILE, R. 1970. Body-scale relation and calculation of growth in fishes. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 3: 468-474.

HOLCIK, J. 1968. Life history of the pike *Esox lucius* Linnaeus, 1758, in the Klíčava reservoir. *Věstník Cs. Spol. Zool.* 32 (2): 166-180.

HOLLAND, L.E. & M.L. HUSTON. 1984. Relationship of young-of-the-year northern pike to aquatic vegetation types in backwaters of the upper Mississippi river. *North Am. J. Fish. Management*, 4: 514-522.

HOLLAND, L.E. & M.L. HUSTON. 1985. Distribution and food habits of young-of-the-year fishes in a backwater lake of the upper Mississippi river. *J. Freshw. Ecol.*, 3 (1).

- HUET, M. 1949. Aperçu des relations entre la pente et les populations piscicoles des eaux courantes. *Schweiz. Z. Hydrol.* 11: 333-351.
- HUET, M. 1959. Profiles and biology of Western European streams as related to fish management. *Trans. Am. Fish. Soc.* 88: 155-163.
- HUNT, R.L. 1965. Food of northern pike in a Wisconsin trout stream. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 94 (1): 95-97.
- HUNT, R.L. & W.F. CARBINE. 1951. Food of young pike, *Esox lucius* L., and associated fishes in Peterson's ditches, Houghton lake, Michigan. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 80: 67-83.
- HYNES, H.B.N. 1950. The food of fresh-water sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*), with a review of methods used in studies of the food of fishes. *J. Anim. Ecol.*, 19: 36-58.
- HYNES, H.B.N. 1976. Biology of Plecoptera. *A Rev. Ent.*, 21: 135-153.
- HYNES, H.B.N. 1977. *A key to the adults and nymphs of British Stoneflies (Plecoptera)*. Freshwater Biological Association. Sci. Publ. 17, 90 pp.
- HYSLOP, E.J. 1980. Stomach contents analysis: a review of methods and their application. *J. Fish Biol.*, 17: 411-429.
- ILLIES, J. & L. BOTOSANEANU. 1963. Problemes et méthodes de la classification et de la zonation écologique des eaux courantes, considérées surtout du point de vue faunistique. *Mitt. int. Verein. theor. angew. Limnol.* 12: 57 pp.
- INSKIP, P.D. 1982. *Habitat suitability index models: northern pike*. Washington, U.S. Department of Interior, Fish and Wildlife Service. 40 pp.
- JEARLD, A. 1984. Age determination. En: Nielsen, L.A. & D.L. Johnson ed. *Fisheries Techniques*. American Fisheries Society. Maryland, 301-324.
- JOHNSON, L.D. 1969. Food of angler-caught northern pike in Murphy Flowage. *Tech. Bull. Wisc. Dep. Nat. Resour.*, 42: 26 pp.
- JUANES, F. 1994. What determines prey size selectivity in piscivorous fishes ?. En Stouder, D.J. & K.L. Fresh (eds.). *Theory and application in fish feeding ecology*. Belle W. Baruch Library in Marine Sciences, n° 18, University of South Carolina Press, Columbia: 79-100.
- JUNE, F.C. 1971. The reproductive biology of northern pike, *Esox lucius*, in lake Oahe, an upper Missouri river storage reservoir. *Reservoir Fisheries and Limnology. Spec. Publ. n° 8 Am. Fish. Soc.*: 53-71.
- JUNE, F.C. 1977. Reproductive patterns in seventeen species of warmwater fishes in a Missouri river reservoir. *Env. Biol. Fish.*, 2 (3): 285-296.
- KEMPINGER, J.J. & R.F. CARLINE. 1978. Changes in population density, growth, and harvest of northern pike in Escanaba lake after implementation of a 22-inch size limit. Dep. Nat. Res. Madison. Wisconsin. *Techn. Bull.*, N° 104:1-15.
- KENNEDY, M. 1969. Irish pike investigations: spawning and early life history. *Irish Fisheries Invest.*, A (5): 4-33.
- KIPLING, 1983. Changes in the population of pike (*Esox lucius*) in Windermere from 1944 to 1981. *J. An. Ecol.*, 52: 989-999.

- KIPLING, 1984. A study of perch (*Perca fluviatilis* L.) and pike (*Esox lucius* L.) in Windermere from 1941 to 1982. *Journal Conseil Int. Explor. Mer*, 41: 259-267.
- KIPLING, C. & W.E. FROST. 1969. Variations in the fecundity of pike *Esox lucius* L. in Windermere. *J. Fish Biol.* 1: 221- 237.
- KUBECKA, J. 1990. Age composition, growth and reproduction of the northern pike (*Esox lucius*) of the Rímor reservoir. *Jihoceské muzeum v Českých Budejovicích Přírodní Vědy*: 114-118.
- LAGLER, K.F. 1956. *Freshwater fishery biology*. Wm. C. Brown Co. Dubuque. Iowa. 421 pp.
- LAINE, A.O. & W.T. MOMOT. 1991. Accuracy of using scales and cleitra for aging northern pike from an oligotrophic Ontario lake. *North American Journal of Fisheries Management*, 11: 220-225.
- LARSEN, K. 1966. Studies on the biology of Danish stream fishes. II. The food of pike (*Esox lucius* L.) in trout stream. *Meddr Danm. Fisk. og Havunders*, 4: 271-326.
- LAWLER, G.H. 1965. The food of the pike, *Esox lucius*, in Heming lake, Manitoba. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 22 (6): 1357-1377.
- LE LOUARN, H. & J.L. BAGLINIERE. 1985. Quelques éléments de la biologie du brochet (*Esox lucius* L, 1758) sur une rivière à salmonidés: Le Scorff. *Cybium*, 9 (1): 75-87.
- LOBÓN-CERVIÁ, J. B. ELVIRA & P.A. RINCÓN. 1989. Historical changes in the fish fauna of the river Duero basin. En Petts, G.E., H. Moller & A.L. Roux Eds.: *Historical change of large alluvial rivers: Western Europe*. John Wiley & Sons. Chichester. 221-232 pp.
- LOZANO, L. 1952. *Los peces fluviales de España*. Minist. Agricultura. Madrid. 251 pp.
- LUCKINBILL, L.S. 1984. An experimental analysis of a life history theory. *Ecology*, 765: 1170-1184.
- MACAN, T T. 1959. *Guía de animales invertebrados de agua dulce*. EUNSA Ed. Universidad de Navarra. Pamplona. 118 pp.
- MACAN, T.T. 1970. *A key to the nymphs of british species of Ephemeroptera with notes on their ecology*. Freshwater Biological Association. Sci. Publ. N° 20: 68 pp.
- MACAN, T.T. 1976. *A key to the adults of the british water bugs (Hemiptera-Heteroptera)*. Freshwater Biological Association. Sci. Publ. N° 16: 78 pp.
- MAHONEY, R. 1971. *Laboratory techniques in zoology*. Butterworth & Co. Ltd. Ed. London. 404 pp.
- MAITLAND, P.S. 1972. *Key to british freshwater fishes*. Freshwater Biological Association. Scientific Publ., 27. 139 pp.
- MALUQUER, J. 1919. *Piscicultura*. Barcelona.
- MANN, R.H.K. 1976. Observations on the age, growth, reproduction and food of the pike *Esox lucius* L. in two rivers in southern England. *J. Fish Biol.*, 8: 179-197.
- MANN, R.H.K. 1982. The annual food consumption and prey preferences of pike (*Esox lucius*) in the river Frome, Dorset. *J. Anim. Ecol.*, 51: 81-95.
- MANN, R.H.K. 1985. A pike management strategy for a trout fishery. *J. Fish Biol.*, 27 (A): 227-234.

- MARTÍNEZ, J.B. 1985. El lucio, treinta años después. *Vida Silvestre*, 3: 80-92.
- MASSÉ, G. P., DUMONT & R. FORTIN. 1993. Survie oeufs-juveniles et force des classes d'âge des grands brochets (*Esox lucius*) de la rivière aux Pins, près de Montreal, Quebec. *Can. J. Zool.*, 71 (2): 368-375.
- MATALLANAS, J. 1981. Regimen alimentario de *Ophidion rochei* (Pisces, Ophidiidae) en el Mediterráneo español. Comparación con el de *O. barbatum*. *Bol. Inst. Espa. Oceano.*, VI: 174-185.
- MAUCK, W.L. & D.W. COBLE. 1971. Vulnerability of some fishes to northern pike (*Esox lucius*) predation. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 28: 957-969.
- MCCAFFERTY, W.P. & A.V. PROVONSHA. 1981. *Aquatic Entomology*. Science Books International Ed. Boston. Massachusetts. 448 pp.
- MCCARRAHER, D.B. & R.E. THOMAS. 1972. Ecological significance of vegetation to northern pike, *Esox lucius*, spawning. *Trans. Am. Fish. Soc.* 101: 560-563.
- MELCON, L. 1964. *Métodos y artes de pesca*. Ser. Nacional de Pesca fluvial y Caza. Doc. Téc. Serie Piscic. publ. 4 Madrid. 274 pp.
- M.O.P.U. 1983. *Análisis de calidad de aguas*. Dirección General de Obras Hidráulicas. Año: 1981-82. Red oficial del MOPU.
- M.O.P.U. 1984. *Análisis de calidad de aguas*. Dirección General de Obras Hidráulicas. Año: 1982-83. Red oficial del MOPU.
- M.O.P.U. 1985. *Análisis de calidad de aguas*. Dirección General de Obras Hidráulicas. Año: 1983-84. Red oficial del MOPU.
- M.O.P.U. 1986. *Análisis de calidad de aguas*. Dirección General de Obras Hidráulicas. Año: 1984-85. Red oficial del MOPU. 501 pp.
- M.O.P.U. 1987. *Análisis de calidad de aguas*. Dirección General de Obras Hidráulicas. Año: 1985-86. Red oficial del MOPU. 505 pp.
- M.O.P.U. 1988. *Análisis de calidad de aguas*. Dirección General de Obras Hidráulicas. Año: 1986-87. Red oficial del MOPU. 515 pp.
- MORALES, A. 1980. Los peces fósiles del yacimiento achelense de Aridos (Arganda, Madrid). *Ocupaciones achelenses en el Valle del Jarama*. Dip. Prov. Madrid: 93-104.
- MUNRO, W.R. 1957. The pike of Loch Choin. *Freshwater and Salmon Fish. Res.*, 16: 16 pp.
- MURPHY, G.I. 1968. Patterns in life history and the environment. *Am. Natur.*, 102: 391-403.
- NAVARRO, J.E. & D.L. JOHNSON. 1992. Ecology of stocked northern pike in two lake Erie controlled wetlands. *Wetlands*, 12 (3): 171-177.
- NEUMANN, R.M., D.W. WILLIS & S.M. SAMMONS. 1994. Seasonal growth of northern pike (*Esox lucius*) in a South Dakota glacial lake. *J. Freshw. Ecol.*, 9 (3): 191-196.
- NURSALL, J.R. 1973. Some behavioural interactions of spottail shiners (*Notropis hudsonius*), yellow perch (*Perca flavescens*), and northern pike (*Esox lucius*). *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 30: 1161-1178.
- OLIVA, O. & A.S. NAIKSATAM. 1979. Note on the growth of some fishes from the river Dunajec. *Věstník Československé Společnosti Zoologické*, 43 (4): 278-282.

- PARAGAMIAN, V.L. 1976. Population characteristics of northern pike in the Plover river, Wisconsin. *The Progressive Fish-Culturist*, 38 (3): 160-163.
- PARDO, L. 1951. *Acuicultura continental*. Salvat Ed. Barcelona. 43 pp.
- PAULIAN, R. 1971. *Atlas des larves d'insectes de France*. N. Boubée. Paris. 221 pp.
- PEARCE, W.A. 1961. The upper St. Lawrence river ice fishery. N.Y. *Fish Game J.*, 8: 32-6.
- PENA, J.C. 1986. Introducción y expansión del lucio (*Esox lucius* L., 1758) en la Península Ibérica: síntesis general y estudio de las poblaciones en la cuenca del Esla. *Limnética*, 2: 241-251.
- PENA, J.C., G. GONZÁLEZ & V. HERNÁNDEZ. 1991. Descripción de una trampa para captura de reproductores de lucio (*Esox lucius*). Comunicación III Jornadas Ictiol. Iber. Perlorá. 1 pp.
- PENA, J.C., F.J. PURROY & J. DOMÍNGUEZ. 1987. Primeros datos de la alimentación del lucio, *Esox lucius* L., 1758, en la cuenca del Esla (España). *Actas IV Congreso Esp. Limnología*: 271-280.
- PENCZAK, T., J. LOBÓN-CERVIÁ, K. O'HARA & H. JAKUBOWSKI. 1986. Production and food consumption by fish populations in the Pilawa and Dobrzyca rivers, North Poland. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 33 (3,4): 345-372.
- PIELOU, E.C. 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. *J. Theor. Biol.*, 13: 131-144.
- PILLAY, T.V.R. 1952. A critique of the methods of study of food of fishes. *J. Zool. Soc. India*, 4: 185-200.
- PIVNIKA, K. 1991. Long-term study of the growth of four fish species in the Klicava reservoir with respect to the changes of abundance and temperature. *Environmentalica*, 5 (1-2): 91-106.
- POUPE, J. 1974. Note on growth of the pike, *Esox lucius* Linnaeus, 1758 in the central bohemian inundation area of the river Labe. *Věst. Cs. Spol. Zool.* 38 (4): 279-284.
- PRIEGEL, G.R. & D.C. KROHN. 1975. Characteristics of a northern pike spawning population. Wisconsin Dep. Nat. Res. *Techn. Bull.*, 86:1-18.
- PROKES, M. 1993. Growth of pike (*Esox lucius*) larvae and juveniles in the Musov reservoir. *Folia Zoologica*, 42 (1): 77-93.
- QUIGLEY, M. 1977. *Key to the major invertebrate groups found in streams and rivers*. Edward Arnold Ed. London. 81 pp.
- RAAT, A. 1988. *Synopsis of biological data on the northern pike Esox lucius Linnaeus, 1758*. F.A.O. Fisheries Synopsis N° 30 Rev. 2. Roma. 178 pp.
- REGUERAS, J.I. 1995. Capturas de pescadores profesionales en el río Esla. *Brigecio* (4-5): 235-244.
- RINCON, P.A., J.C. VELASCO, N. GONZÁLEZ-SANCHEZ & C. POLLO. Fish assemblages in small streams in western Spain: The influence of an introduced predator. *Arch. Hydrobiol.* 118 (1): 81-91.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S. 1995. Clasificación bioclimática del mundo. *Folia Botanica Matritensis* 16: 1-25.
- ROSE, M.R. 1983. Theories of life history evolution. *Am. Zool.*, 23: 15-23.

- SAMMONS, S.M., C.G. SCALET & R.M. NEUMANN. 1994. Seasonal and size-related changes in the diet of northern pike from a shallow prairie lake. *J. Freshw. Ecol.*, 9 (4): 321-329.
- SÁNCHEZ-ISARRIA, M.A., L. CABANAS, E. ESPINOSA, E. TUTOR & M. SERRANO. 1988. Análisis de la composición de la dieta natural del lucio (*Esox lucius* L.) de tamaño mayor de 30 cm. *Actas Col. Luso-Esp. Ecol Bacias Hidrogr. e Rec. Zool.*: 359-364.
- SANSONI, G. 1988. *Atlante per il riconoscimento dei macroinvertebrati dei corsi d'acqua italiani*. APR & B Ed. Trento. 190 pp.
- SANTAMARÍA, A. 1993. Alimentación del lucio en invierno. *Trofeo Pesca*, I (7): 22-27.
- SANTAMARÍA, A. 1995. Descaste y estudio de las poblaciones de lucios en el Tormes. *Trofeo Pesca*, 24: 40-44.
- SAVINO, J.F. & R.A. STEIN. 1979. Behavioural interactions between fish predators and their prey: effects of plant density. *Anim. Behav.*, 37: 311-321.
- SCHINDLER, O. 1975. *Unsere Süßwasserfische*. Kosmos Franckh. Stuttgart. 236 pp.
- SHANNON, C.E. & C.D. WEAVER. 1949. *The mathematical theory of communication*. University of Illinois. Press Urbana.
- SIEFERT, R.E., W.A. SPOOR & R.F. SYRETT. 1973. Effects of reduced oxygen concentrations on northern pike (*Esox lucius*) embryos and larvae. *J. Fish. Res. Board Can.*, 30 (6): 849-852.
- SNEATH, P.H.A. & R.R. SOKAL. 1973. *Numerical taxonomy the principle and practice of numerical classification*. W.H. Freeman. San Francisco.
- SNOW, H.E. 1974. Effects of stocking northern pike in Murphy flowage. Wisconsin Dep. Nat. Res. *Techn. Bull.*, N° 79:1-20.
- SNOW, H.E. 1982. Hypothetical effects of fishing regulations in Murphy Flowage. *Tech. Bull. Wisc. Dep. Nat. Resour.*, 131: 15 pp.
- SNOW, H.E. & T.D. BEARD. 1972. A ten-year study of native northern pike in Bucks lake, Wisconsin. Wisconsin Dep. Nat. Res. *Techn. Bull.*, N° 56:1-20.
- SNYDER, D.E. 1984. Fish eggs and larvae. En: Nielsen, L.A. & D.L. Johnson ed. *Fisheries Techniques*. American Fisheries Society. Maryland: 165-197.
- SOKAL, R.R. & F.J. ROHLF. 1981. *Biostatistics*. 2ª ed. W.H. Freeman and Co. San Francisco
- SOLMAN, V.E. 1945. The ecological relations of pike, *Esox lucius* L., and waterflow. *Ecology*, 26 (2): 157-170.
- SORENSEN, T. 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analysis of the vegetation on Danish Commons. *Biologiske Skrifter*, 5 (4): 1-34.
- SORBE, J.C. 1972. *Ecologie et ethologie alimentaire de l'ichthyofaune chalutable du plateau continental sud Gasgogne*. Tesis 3e. Cycle. Univ. Aix-Marseille, 125 pp.
- SOSTOA, A. & J. LOBÓN-CERVIÁ. 1989. Observations on feeding relationships between fish predators and fish assemblages in a Mediterranean stream. *Regulated Rivers: Research and Management*, 4: 157-163.

- SOUCHON, Y. 1983. La reproduction du brochet (*Esox lucius* L., 1758) dans le milieu naturel. En Billard R., Ed. *Le brochet: gestión dans le milieu naturel et élevage*. I.N.R.A. Publ. Paris: 21-37.
- SPARRE, P. 1987. *Computer programs for fish stock assessment. Length-based Fish Stock Assessment*. F.A.O. Fisheries Techn. Paper 101. Roma. 218 pp.
- STEARNS, S.C. 1976. Life history tactics: a review of the ideas. *Q. Rev. Biol.*, 51: 3-47.
- STEEL, R.G.D. & J.H. TORRIE. 1985. *Bioestadística: Principios fundamentales*. McGraw-Hill Ed. México. 622 pp.
- STEPHENSON, S.A. & W.T. MOMOT. 1991. Foods habits and growth of walleye, *Stizostedion vitreum*, smallmouth bass, *Micropterus dolomieu*, and northern pike, *Esox lucius*, in the Kaministiquia river, Ontario. *Canadian Field-Naturalist*, 105 (4): 517-521.
- SUKHANOVA, G.I. 1979. The spawning and fecundity of the pike, *Esox lucius*, in Vilyuy reservoir. *J. Ichthyol.*, 19 (2): 74-79.
- TABACHNICK, B.G. & L.S. FIDELL, 1986. *Using multivariate statistics*. Harper and Row, Publ. New York. 746 pp.
- TAYLOR, F. & R. KARBAN. 1986. *The evolution of insect life cycles*. Springer-Verlag. New York. 287 pp.
- TOKESHI, M. 1991. Graphical analysis of predator feeding strategy and prey importance. *Freshwater Forum*, 1: 179-183.
- TONER, E.D. 1959. Predation by pike in three Irish lakes. *Rep. Sea and Inland Fisheries*, 1-7.
- TONER, E.D. & G.H. LAWLER. 1969. Synopsis of biological data on the pike *Esox lucius* Linnaeus, 1758. FAO Fish. Synop., 30 (1): 32 pp.
- TREASURER, J.W. 1988. Measurement of regurgitation in feeding studies of predatory fishes. *J. Fish Biol.*, 33: 267-271.
- TREASURER, J.W. 1990. The annual reproductive cycle of pike, *Esox lucius* L., in two Scottish lakes. *J. Fish Biol.* 36: 29-46.
- TREASURER, J. W., R. OWEN & E. BOWERS. 1992. The population dynamics of pike, *Esox lucius*, and perch, *Perca fluviatilis*, in a simple predator-prey system. *Environmental Biology of Fishes*, 34: 65-78.
- VELASCO, J.C. 1994. *Atlas de los peces de las provincias de Salamanca y Zamora. Valoración de especies y tramos fluviales*. Tesis Doctoral. Universidad de Salamanca. Salamanca. 335 pp.
- VELAZ DE MEDRANO, L. 1949. Nota informativa sobre el lucio. *Montes* nº 25: 11-22.
- VERA, R. 1978. *Claves de determinación de familias y géneros del orden Trichoptera (larvas) de la región Paleártica Occidental*. Univ. Complutense de Madrid. 122 pp.
- VOOREN, C.M. 1972. Ecological aspects of the introduction of fish species into natural habitats in Europe, with special reference to the Netherlands: A literature survey. *J. Fish Biol.*, 4: 565-583.
- VOSTRADOWSKY, J. 1977. The age and growth of pike (*Esox lucius* L.) in the artificial reservoir Lipno. *Práce Vúrh Vodnany*, 10: 21-46.

- WAHL, D.H. & R.A. STEIN. 1988. Selective predation by three esocids: the role of prey behavior and morphology. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 117: 142-151.
- WEATHERLEY, A.H. 1972. *Growth and ecology of fish populations*. Academic Press. London. 293 pp.
- WEBER, G. 1991. Analyse statistique de peuplements lombriciens en milieu forestier. Rapport du stage au laboratoire de Zooécologie du sol (INRA/CNRS). Montpellier.
- WHEELER, A. 1978. *Key to the fishes of Northern Europe*. F. Warne Ed. London. 380 pp.
- WILLIS, D.W. 1989. Proposed standard length-weight equation for northern pike. *North Am. J. Fish. Manag.*, 9: 203-208.
- WINDEL J.T. & S.H. BOWEN. 1978. Methods for study of fish diets based on analysis of stomach contents. En: Bagenal, T. Ed. *Methods for assessment of fish production in fresh waters*. IBP Handbook N° 3. Oxford. Blackwell Scientific Publications, pp. 219-226.
- WOLFERT, D.R. & T.J. MILLER. 1978. Age, growth, and food of northern pike in eastern lake Ontario. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 107 (5): 696-702.
- WOOTTON, R.J. 1990. *Ecology of teleost fishes*. Chapman and Hall Ed. London. 404 pp.
- WRIGHT, R.M. 1990. The population biology of pike, *Esox lucius* L., in two gravel pit lakes, with special reference to early life history. *J. Fish Biol.*, 36: 215-229.
- WRIGHT, R.M. & E.A. SHOESMITH. 1988. The reproductive success of pike, *Esox lucius*: aspects of fecundity, egg density and survival. *J. Fish. Biol.*, 33: 623-636.

VII. ANEXOS

Anexo I: Fichas con la información relativa a los diagramas ombrotérmicos de las estaciones representadas en la Fig. 3. Boñar, Villafer, Hospital de Órbigo y la Bañeza.

BOÑAR (LEON) Altitud: 975 m
 Latitud: 42 ° 52 'N Longitud: 1 ° 38 'W
 Período de observación térmica.....: 1938 - 1969 (32)
 Período de observación pluviométrica: 1938 - 1969 (32)

	T	M	m	T'	m'	P	ETP
ENE.	2.2	7.5	-3.1	14.0	-10.1	123	7
FEB.	3.2	8.6	-2.1	15.9	-8.6	91	11
MAR.	6.4	12.4	0.5	19.2	-5.8	114	29
ABR.	8.4	14.8	2.3	22.7	-3.5	73	43
MAY.	11.5	18.3	4.7	26.4	-1.6	88	68
JUN.	15.5	23.2	7.8	31.1	1.6	63	96
JUL.	18.1	27.1	9.2	33.8	3.9	24	115
AGO.	17.9	26.9	8.8	33.1	3.5	27	106
SET.	15.1	22.9	7.4	30.3	1.1	60	76
OCT.	11.0	17.4	4.5	24.0	-1.9	91	49
NOV.	5.8	11.4	0.2	18.6	-6.1	127	21
DIC.	2.7	7.6	-2.3	14.2	-9.3	128	9
Total	9.8	16.5	3.2	23.6	-3.1	1009	630

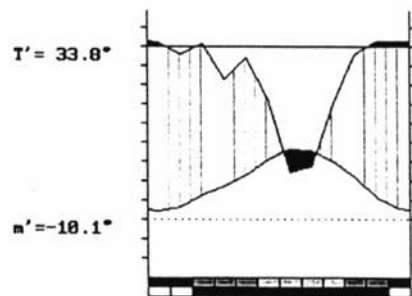
INDICES Y DIAGNOSIS BIOCLIMATICA

Indice de termicidad..... (It): 142
 Indice de termicidad compensado..... (Itc): 142
 Indice de continentalidad simple..... (Ic): 15.9
 Indice de diurnalidad..... (Id): 17.9
 Indice ombrotérmico..... (Io): 8.57
 Indice ombrotérmico estival bimensual..... (Ios2): 1.42
 Indice ombrotérmico estival trimestral.... (Ios3): 2.21
 Indice ombrotérmico estival cuatrimestral. (Ios4): 3.21
 Indice de ombro-evaporación anual..... (Ioe): 1.60
 Indice de aridez anual..... (Iar): 0.6
 Temperatura positiva anual..... (Tp): 1178
 Temperatura negativa anual..... (Tn): 0
 Temperatura estival..... (Tv): 515
 Precipitación positiva..... (Pp): 1009

N° de meses	P>4T	P:2T a 4T	P: T a 2T	P<T	T<=0°
	9	1	2	0	0

Tipo de continentalidad.....: Semioceánico
 Cintura latitudinal.....: Eutemplada
 Macrobioclima: TEMPLADO Bioclima: OCEANICO
 Termotipo: EUMONTANO Ombrotipo: HUMEDO SUPERIOR

BOÑAR (LEON) 975 m
 P= 1009 42° 52'N/ 1°38'W 32/ 32 a
 T= 9.8° Ic=15.9 Tp=1178 Tn= 0
 m= -3.1 M= 7.5 Itc= 142 Io= 8.6



TEMPLADO OCEANICO
 EUMONTANO HUMEDO SUPERIOR

VILLAFER (LEON)

Altitud: 727 m

Latitud: 42 ° 7 'N Longitud: 1 ° 53 'W

Período de observación térmica.....: 1968 - 1978 (11)

Período de observación pluviométrica: 1968 - 1978 (11)

	T	M	m	T'	m'	P	ETP
ENE.	3.4	8.1	-1.2	13.4	-8.5	55	7
FEB.	5.5	11.3	-0.3	18.0	-5.8	48	13
MAR.	7.8	15.0	0.2	23.7	-6.2	31	26
ABR.	11.0	19.1	2.8	27.6	-3.2	45	45
MAY.	14.5	22.8	6.2	33.4	-0.2	55	74
JUN.	19.4	28.8	10.5	38.5	4.0	53	112
JUL.	23.4	34.2	12.6	41.0	7.9	22	146
AGO.	22.8	33.6	13.3	40.5	7.2	20	131
SET.	20.8	28.8	9.3	34.5	3.2	32	101
OCT.	13.6	20.0	5.7	30.4	-0.3	44	51
NOV.	7.6	13.6	1.5	21.7	-4.8	34	20
DIC.	3.5	8.0	-0.9	14.6	-7.7	39	7
Total	12.8	20.3	5.0	28.1	-1.2	477	734

INDICES Y DIAGNOSIS BIOCLIMATICA

Indice de termicidad.....	(It):	196
Indice de termicidad compensado.....	(Itc):	206
Indice de continentalidad simple.....	(Ic):	20.0
Indice de diurnalidad.....	(Id):	18.2
Indice ombrotérmico.....	(Io):	3.11
Indice ombrotérmico estival bimensual.....	(Ios2):	0.90
Indice ombrotérmico estival trimestral....	(Ios3):	1.09
Indice ombrotérmico estival cuatrimestral.	(Ios4):	1.46
Indice de ombro-evaporación anual.....	(Ioe):	0.65
Indice de aridez anual.....	(Iar):	1.5
Temperatura positiva anual.....	(Tp):	1534
Temperatura negativa anual.....	(Tn):	0
Temperatura estival.....	(Tv):	670
Precipitación positiva.....	(Pp):	477

N° de meses	P>4T	P:2T a 4T	P: T a 2T	P<T	T<=0°
	5	4	1	2	0

Tipo de continentalidad.....: Semioceánico

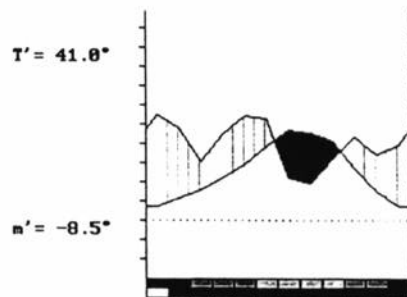
Cintura latitudinal.....: Eutemplada

Macrobioclima: MEDITERRANEO

Bioclima: PLUVIESTACIONAL-OCEANICO

Termotipo: SUPRAMEDITERRANEO INFERIOR Ombrotipo: SUBHUMEDO INFERIOR

VILLAFER (LEON) 727 m
 P= 477 42° 7'N/ 1°53'W 11/ 11 a
 T= 12.8° Ic=20.0 Tp=1534 In= 0
 m= -1.2 M= 8.1 Itc= 206 Io= 3.1



MEDITERRANEO PLUVIESTACIONAL-OCEANICO
 SUPRAMEDITERRANEO INFERIOR SUBHUMEDO INFERIOR

HOSPITAL DE ORBIGO (LEON)

Altitud: 819 m

Latitud: 42 ° 28 'N Longitud: 2 ° 12 'W

Período de observación térmica.....: 1942 - 1970 (29)

Período de observación pluviométrica: 1934 - 1970 (37)

	T	M	m	T'	m'	P	ETP
ENE.	2.9	7.6	-1.8	13.3	-7.8	54	9
FEB.	3.9	9.3	-1.4	15.5	-7.1	46	12
MAR.	7.0	13.0	1.0	20.1	-5.1	54	30
ABR.	9.5	16.1	3.0	23.2	-2.8	43	47
MAY.	12.9	20.2	5.6	27.6	-0.6	46	75
JUN.	16.8	24.7	9.0	32.3	2.7	35	102
JUL.	19.3	27.8	10.9	34.3	5.2	17	120
AGO.	18.1	26.5	9.8	32.5	4.7	19	104
SET.	15.4	22.6	8.3	29.0	2.3	40	75
OCT.	11.0	17.2	4.8	23.5	-0.5	52	47
NOV.	6.3	11.5	1.1	17.6	-4.7	56	21
DIC.	3.3	7.7	-1.1	13.4	-7.3	57	10
Total	10.5	17.0	4.1	23.5	-1.8	517	651

INDICES Y DIAGNOSIS BIOCLIMATICA

Indice de termicidad.....	(It):	163
Indice de termicidad compensado.....	(Itc):	163
Indice de continentalidad simple.....	(Ic):	16.4
Indice de diurnalidad.....	(Id):	15.7
Indice ombrotérmico.....	(Io):	4.09
Indice ombrotérmico estival bimensual.....	(Ios2):	0.94
Indice ombrotérmico estival trimestral....	(Ios3):	1.29
Indice ombrotérmico estival cuatrimestral.	(Ios4):	1.73
Indice de ombro-evaporación anual.....	(Ioe):	0.79
Indice de aridez anual.....	(Iar):	1.3
Temperatura positiva anual.....	(Tp):	1264
Temperatura negativa anual.....	(Tn):	0
Temperatura estival.....	(Tv):	542
Precipitación positiva.....	(Pp):	517

N° de meses	P>4T	P: 2T a 4T	P: T a 2T	P<T	T<=0°
	7	3	1	1	0

Tipo de continentalidad.....: Semioceánico

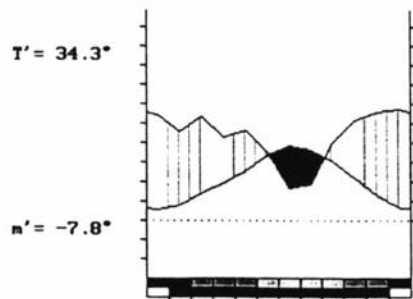
Cintura latitudinal.....: Eutemplada

Macrobioclima: MEDITERRANEO

Bioclima: PLUVIESTACIONAL-OCEANICO

Termotipo: SUPRAMEDITERRANEO INFERIOR Ombrotipo: SUBHUMEDO INFERIOR

HOSPITAL DE ORBIGO (LEON) 819 m
 P= 517 42° 28'N/ 2°12'W 29/ 37 a
 T= 10.5° Ic=16.4 Tp=1264 Tn= 0
 m= -1.8 M= 7.6 Itc= 163 Io= 4.1



MEDITERRANEO PLUVIESTACIONAL-OCEANICO
 SUPRAMEDITERRANEO INFERIOR SUBHUMEDO INFERIOR

LA BAÑEZA (LEON)

Altitud: 771 m

Latitud: 42 ° 18 'N Longitud: 2 ° 13 'W

Período de observación térmica.....: 1948 - 1970 (23)

Período de observación pluviométrica: 1948 - 1970 (23)

	T	M	m	T'	m'	P	ETP
ENE.	3.4	7.5	-0.6	13.2	-7.8	43	9
FEB.	4.6	9.5	-0.2	15.0	-7.1	44	13
MAR.	7.8	13.6	2.1	19.9	-5.1	40	32
ABR.	9.9	16.1	3.8	23.8	-2.8	37	46
MAY.	13.4	20.0	6.8	27.8	-0.6	38	75
JUN.	17.5	24.9	10.2	32.9	2.7	34	104
JUL.	20.2	28.6	11.9	34.7	5.2	10	125
AGO.	19.3	27.4	11.2	33.1	4.7	11	110
SET.	16.5	23.0	9.1	31.0	2.3	27	79
OCT.	12.3	18.6	6.0	25.0	-0.5	41	51
NOV.	6.8	11.8	1.8	17.9	-4.7	47	21
DIC.	3.7	7.8	-0.3	13.8	-7.3	39	10
Total	11.3	17.4	5.2	24.0	-1.8	411	674

INDICES Y DIAGNOSIS BIOCLIMATICA

Indice de termicidad.....	(It) :	181
Indice de termicidad compensado.....	(Itc) :	181
Indice de continentalidad simple.....	(Ic) :	16.8
Indice de diurnalidad.....	(Id) :	14.7
Indice ombrotérmico.....	(Io) :	3.03
Indice ombrotérmico estival bimensual.....	(Ios2) :	0.54
Indice ombrotérmico estival trimestral.....	(Ios3) :	0.97
Indice ombrotérmico estival cuatrimestral.....	(Ios4) :	1.32
Indice de ombro-evaporación anual.....	(Ioe) :	0.61
Indice de aridez anual.....	(Iar) :	1.6
Temperatura positiva anual.....	(Tp) :	1354
Temperatura negativa anual.....	(Tn) :	0
Temperatura estival.....	(Tv) :	570
Precipitación positiva.....	(Pp) :	411

N° de meses	P>4T	P:2T a 4T	P: T a 2T	P<T	T<=0°
	5	3	2	2	0

Tipo de continentalidad.....: Semioceánico

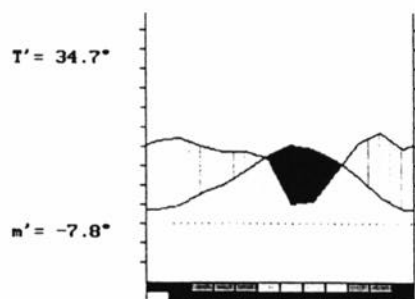
Cintura latitudinal.....: Eutemplada

Macrobioclima: MEDITERRANEO

Bioclima: PLUVIESTACIONAL-OCEANICO

Termotipo: SUPRAMEDITERRANEO INFERIOR Ombrotipo: SUBHUMEDO INFERIOR

LA BANEZA (LEON) 771 m
 P= 411 42° 18'N/ 2°13'W 23/ 23 a
 T= 11.3° Ic=16.8 Tp=1354 Tn= 0
 m= -0.6 M= 7.5 Itc= 182 Io= 3.0



MEDITERRANEO PLUVIESTACIONAL-OCEANICO
 SUPRAMEDITERRANEO INFERIOR SUBHUMEDO INFERIOR

Anexo II. Relación de localidades de muestreo. La letra del código indica el tramo en que han sido incluidas; así B incluye los puntos de la zona de barbo, T aquellos del tramo de transición del Tera, E los incluidos en el tramo de transición del Esla y O los del mismo tramo del Orbigo.

<i>LOCALIDAD</i>	<i>RIO</i>	<i>CODIGO</i>
Castropepe	Esla	B-1
Puente de Castro	Esla	B-2
Castrogonzalo	Esla	B-3
Benavente	Esla	B-4
Belvis	Esla	B-5
Cimanes de la Vega	Esla	B-6
Villafer	Esla	B-7
Villademor de la Vega	Esla	B-8
Milles de la Polvorosa	Tera	B-9
Mozar	Tera	B-10
Benavente	Orbigo	B-11
Sta. Cristina de la Polvorosa	Orbigo	B-12
Manganeses	Orbigo	B-13
Villabrázaro	Orbigo	B-14
Manganeses	Eria	B-15
Manganeses (Molino)	Eria	B-16
Alija del Infantado	Orbigo	B-17
La Nora	Jamuz	B-18
Valcavado	Orbigo	B-19
Regueras de Abajo	Orbigo	B-20
Fuentes de Ropel	Cea	B-21
Burganes de Valverde	Ayo. Retuerta	T-1
Villanazar	Tera	T-2
Aguilar de Tera	Ayo. Bonul	T-3
Quiruelas de Vidriales	Tera	T-4
Micereces de Tera	Tera	T-5
Camarzana de Tera	Ayo. Regato	T-6
Camarzana de Tera	Tera	T-7
Calzadilla de Tera	Tera	T-8
Vega de Tera	Tera	T-9
Mózar	Ayo. Almucera	T-10
Villanazar	Ayo. Almucera	T-11
Quiruelas de Vidriales	Ayo. Almucera	T-12
Navianos de Valverde	Ayo. Castrón	T-13
Mózar	Ayo. Castrón	T-14
Villanazar	Ayo. Castrón	T-15
Valencia de D. Juan	Esla	E-1
Cabañas	Esla	E-2
Benamariel	Esla	E-3
Fresno de la Vega	Esla	E-4
Cabreros del Río	Esla	E-5
Campo de Villavidel	Esla	E-6
Vega de Infanzones	Esla	E-7
Villarroañe	Esla	E-8
Palanquinos	Esla	E-9
Roderos	Porma	E-10
Nogales	Porma	E-11
Villaverde Sandoval	Porma	E-12

Anexo II. Continuación

<i>LOCALIDAD</i>	<i>RIO</i>	<i>CODIGO</i>
Marne	Porma	E-13
Puente Villarente	Porma	E-14
Puente Villarente	Moro	E-15
Villafañe	Porma	E-16
Villimer	Porma	E-17
La Bañeza	Orbigo	O-1
Valdesandinas	Orbigo	O-2
Vecilla de la Vega	Orbigo	O-3
Villazala	Orbigo	O-4
Oteruelo de la Vega	Orbigo	O-5
Villamediana	Orbigo	O-6
Seisón de la Vega	Orbigo	O-7
Villoria	Orbigo	O-8
Veguellina	Orbigo	O-9
Hospital de Orbigo	Orbigo	O-10
Villamor	Orbigo	O-11
Benavides	Orbigo	O-12
Sta. Marina del Rey	Orbigo	O-13
Sardonedo	Orbigo	O-14
La Bañeza	Tuerto	O-15
Sta. Colomba de la Vega	Tuerto	O-16

Anexo III. Relación de muestreos efectuados con indicación de la cuadrícula UTM y número de ejemplares capturados en cada fecha y localidad.

AÑO	MES	DIA	LOCALIDAD	UTM	RIO	Nº DE TRAMO EJEMPLARES	
82	01	08	VILLAFER	30TTM86	ESLA	1	B
82	01	24	BENAVENTE	30TTM85	ESLA	1	B
82	02	14	CIMANES DE LA VEGA	30TTM86	ESLA	3	B
82	02	21	CIMANES DE LA VEGA	30TTM86	ESLA	1	B
82	02	27	MANGANESES DE LA POLVOROSA	30TTM75	ORBIGO	2	B
82	03	11	MANGANESES DE LA POLVOROSA	30TTM75	ORBIGO	3	B
82	03	24	MANGANESES DE LA POLVOROSA	30TTM75	ERIA	9	B
82	03	27	MANGANESES DE LA POLVOROSA	30TTM75	ERIA	2	B
82	04	11	MANGANESES DE LA POLVOROSA	30TTM75	ERIA	1	B
82	08	24	MANGANESES DE LA POLVOROSA	30TTM75	ERIA	1	B
82	09	17	VILLABRAZARO	30TTM76	ORBIGO	2	B
82	09	20	MANGANESES DE LA POLVOROSA	30TTM75	ORBIGO	1	B
82	09	21	VILLABRAZARO	30TTM76	ORBIGO	1	B
82	09	25	VILLABRAZARO	30TTM76	ORBIGO	1	B
82	10	05	MANGANESES DE LA POLVOROSA	30TTM75	ERIA	4	B
82	10	05	MANGANESES DE LA POLVOROSA	30TTM75	ORBIGO	8	B
82	10	05	MANGANESES DE LA POLVOROSA	30TTM75	ERIA	1	B
82	10	09	VILLADEMOR DE LA VEGA	30TTM88	ESLA	1	B
82	10	11	FUENTES DE ROPEL	30TTM85	CEA	1	B
82	10	12	FUENTES DE ROPEL	30TTM85	CEA	3	B
82	10	16	VILLADEMOR DE LA VEGA	30TTM88	ESLA	2	B
82	11	13	VILLADEMOR DE LA VEGA	30TTM88	ESLA	1	B
82	11	29	MANGANESES DE LA POLVOROSA	30TTM75	ORBIGO	8	B
82	11	29	MOZAR	30TTM64	TERA	1	B
82	12	21	BENAVENTE	30TTM85	ESLA	1	B
82	12	21	BENAVENTE	30TTM85	ORBIGO	3	B
83	01	19	FUENTES DE ROPEL	30TTM85	CEA	1	B
83	01	19	PUENTE DE CASTRO	30TTN91	ESLA	10	B
83	01	24	VILLABRAZARO	30TTM76	ORBIGO	9	B
83	01	30	MANGANESES DE LA POLVOROSA	30TTM75	ORBIGO	1	B
83	02	05	CALZADILLA DE TERA	29TQG45	TERA	12	T
83	02	26	MANGANESES DE LA POLVOROSA	30TTM75	ORBIGO	1	B
83	02	26	VILLABRAZARO	30TTM76	ORBIGO	4	B
83	03	12	VILLABRAZARO	30TTM76	ORBIGO	1	B
83	03	12	VILLARROÑE	30TTN90	ESLA	1	E
83	03	20	CABREROS DEL RIO	30TTM89	ESLA	2	E
83	03	20	CAMPO DE VILLAVIDEL	30TTN90	ESLA	1	E
83	03	26	MANGANESES DE LA POLVOROSA	30TTM75	ERIA	4	B
83	03	26	VILLABRAZARO	30TTM76	ORBIGO	2	B
83	03	27	MANGANESES DE LA POLVOROSA	30TTM75	ERIA	7	B
83	03	29	MANGANESES DE LA POLVOROSA	30TTM75	ERIA	6	B
83	05	19	VILLABRAZARO	30TTM76	ORBIGO	2	B
83	05	23	VILLABRAZARO	30TTM76	ORBIGO	1	B
83	06	29	MANGANESES DE LA POLVOROSA	30TTM75	ORBIGO	4	B
83	07	02	VILLARROÑE	30TTN90	ESLA	4	E
83	07	09	VILLARROÑE	30TTN90	ESLA	4	E
83	08	29	MANGANESES DE LA POLVOROSA	30TTM75	ORBIGO	9	B
83	08	29	VILLABRAZARO	30TTM76	ORBIGO	9	B
83	09	16	MANGANESES DE LA POLVOROSA	30TTM75	ORBIGO	3	B
83	09	17	CASTROGONZALO	30TTM85	ESLA	1	B
83	09	24	CASTROGONZALO	30TTM85	ESLA	1	B
83	09	26	MANGANESES DE LA POLVOROSA	30TTM75	ORBIGO	16	B
83	10	13	CASTROPEPE	30TTM85	ESLA	6	B

Anexo III. Continuación.

83	10	13	MANGANESES DE LA POLVOROSA	30TTM75	ORBIGO	1	B
83	11	15	SANTA COLOMBA DE LA VEGA	30TTM69	TUERTO	12	O
83	11	15	VILLAFER	30TTM86	ESLA	3	B
83	12	03	LA NORA	30TTM67	JAMUZ	39	B
83	12	06	VILLAFER	30TTM86	ESLA	1	B
84	03	17	VILLABRAZARO	30TTM76	ORBIGO	2	B
84	03	19	REGUERAS DE ABAJO	30TTM68	ORBIGO	1	B
84	03	25	VILLARROAÑE	30TTN90	ESLA	1	E
84	03	31	VILLARROAÑE	30TTN90	ESLA	3	E
84	04	02	VILLARROAÑE	30TTN90	ESLA	2	E
84	04	03	VILLARROAÑE	30TTN90	ESLA	1	E
84	04	04	MOZAR	30TTM64	TERA	2	B
84	04	09	VECILLA DE LA VEGA	30TTM69	ORBIGO	4	O
84	04	11	ALIJA DEL INFANTADO	30TTM66	ORBIGO	6	B
84	04	12	RODEROS	30TTN90	PORMA	1	E
84	04	23	SANTA MARINA DEL REY	30TTN61	ORBIGO	2	O
84	06	05	VILLARROAÑE	30TTN90	ESLA	1	E
84	06	07	VECILLA DE LA VEGA	30TTM69	ORBIGO	1	O
84	06	11	VILLARROAÑE	30TTN90	ESLA	1	E
84	06	14	VILLARROAÑE	30TTN90	ESLA	2	E
84	06	19	VECILLA DE LA VEGA	30TTM69	ORBIGO	1	O
84	06	19	VILLAZALA	30TTM69	ORBIGO	1	O
84	09	16	BELVIS	30TTM86	ESLA	1	B
84	10	13	LA NORA	30TTM67	JAMUZ	3	B
84	10	24	VILLARROAÑE	30TTN90	ESLA	66	E
84	12	21	VALCAVADO	30TTM67	ORBIGO	2	B
85	02	01	SANTA MARINA DEL REY	30TTN61	ORBIGO	26	O
85	02	28	MOZAR	30TTM64	AYO. ALMUCERA	17	T
85	02	28	SANTA MARINA DEL REY	30TTN61	ORBIGO	5	O
85	03	08	MOZAR	30TTM64	AYO. ALMUCERA	23	T
85	03	09	MANGANESES DE LA POLVOROSA	30TTM75	ORBIGO	2	B
85	03	12	VILLARROAÑE	30TTN90	ESLA	69	E
85	03	16	NOGALES	30TTN90	PORMA	1	E
85	03	19	VILLARROAÑE	30TTN90	ESLA	1	E
85	03	21	NOGALES	30TTN90	PORMA	9	E
85	03	26	MOZAR	30TTM64	AYO. ALMUCERA	48	T
85	03	28	MARNE	30TTN91	PORMA	16	E
85	03	30	VILLORIA	30TTM69	ORBIGO	1	O
85	04	01	MANGANESES DE LA POLVOROSA	30TTM75	ERIA	1	B
85	04	09	MANGANESES DE LA POLVOROSA	30TTM75	ORBIGO	1	B
85	04	13	MANGANESES DE LA POLVOROSA	30TTM75	ORBIGO	2	B
85	05	05	VEGA DE INFANZONES	30TTN90	ESLA	1	E
85	05	08	VILLAFANE	30TUN01	PORMA	2	P
85	05	10	VILLIMER	30TUN01	PORMA	2	E
85	05	11	VECILLA DE LA VEGA	30TTM69	ORBIGO	9	O
85	06	16	CABREROS DEL RIO	30TTM99	ESLA	3	E
85	09	19	VALCAVADO	30TTM67	ORBIGO	1	B
86	02	25	MOZAR	30TTM64	AYO. ALMUCERA	77	T
86	02	26	MOZAR	30TTM64	AYO. ALMUCERA	8	T
86	02	27	MOZAR	30TTM64	AYO. ALMUCERA	13	T
86	02	28	MOZAR	30TTM64	AYO. ALMUCERA	73	T
86	03	03	MOZAR	30TTM64	AYO. CASTRON	4	T
86	03	03	NAVIANOS DE VALVERDE	30TTM64	AYO. CASTRON	9	T
86	03	04	MOZAR	30TTM64	AYO. CASTRON	7	T
86	03	05	MOZAR	30TTM64	AYO. ALMUCERA	73	T
86	03	06	MOZAR	30TTM64	AYO. CASTRON	63	T
86	03	07	BURGANES DE VALVERDE	30TTM64	AYO. RETUERTA	7	T
86	03	07	MOZAR	30TTM64	AYO. ALMUCERA	37	T
86	03	07	MOZAR	30TTM64	AYO. CASTRON	1	T
86	03	10	MICERECES DE TERA	30TTM65	TERA	2	T
86	03	10	MOZAR	30TTM64	AYO. ALMUCERA	39	T
86	03	11	MICERECES DE TERA	30TTM65	TERA	20	T
86	03	11	MOZAR	30TTM64	AYO. ALMUCERA	24	T
86	03	11	VILLANAZAR	30TTM65	AYO. ALMUCERA	9	T
86	03	12	MILLES DE LA POLVOROSA	30TTM74	TERA	3	B
86	03	12	MOZAR	30TTM64	AYO. ALMUCERA	21	T
86	03	12	VEGA DE TERA	29TQG35	TERA	17	T

Anexo III. Continuación.

86	03	13	MOZAR	30TTM64	AYO. ALMUCERA	34	T
86	03	14	MOZAR	30TTM64	AYO. ALMUCERA	13	T
86	03	14	MOZAR	30TTM64	AYO. CASTRON	2	T
86	03	15	VECILLA DE LA VEGA	30TTM69	ORBIGO	2	O
86	03	16	VILLANAZAR	30TTM65	AYO. ALMUCERA	1	T
86	03	17	BURGANES DE VALVERDE	30TTM64	AYO. RETUERTA	6	T
86	03	17	MOZAR	30TTM64	AYO. ALMUCERA	33	T
86	03	18	CALZADILLA DE TERA	29TQG45	TERA	4	T
86	03	18	MOZAR	30TTM64	AYO. ALMUCERA	20	T
86	03	18	VEGA DE TERA	29TQG35	TERA	17	T
86	03	19	MICERECES DE TERA	30TTM65	TERA	8	T
86	03	19	MOZAR	30TTM64	AYO. ALMUCERA	17	T
86	03	20	MOZAR	30TTM64	AYO. ALMUCERA	16	T
86	03	20	QUIRUELAS VIDRIALES	30TTM65	AYO. ALMUCERA	23	T
86	03	21	BURGANES DE VALVERDE	30TTM64	AYO. RETUERTA	9	T
86	03	21	MOZAR	30TTM64	AYO. ALMUCERA	13	T
86	03	23	VECILLA DE LA VEGA	30TTM69	ORBIGO	5	O
86	03	24	MICERECES DE TERA	30TTM65	TERA	19	T
86	03	24	MOZAR	30TTM64	AYO. ALMUCERA	22	T
86	03	25	MOZAR	30TTM64	AYO. ALMUCERA	12	T
86	03	25	QUIRUELAS VIDRIALES	30TTM65	AYO. ALMUCERA	12	T
86	03	26	MOZAR	30TTM64	AYO. ALMUCERA	32	T
86	03	26	NAVIANOS DE VALVERDE	30TTM64	AYO. CASTRON	7	T
86	03	28	VECILLA DE LA VEGA	30TTM69	ORBIGO	1	O
86	03	31	CAMARZANA DE TERA	29TQG45	TERA	9	T
86	03	31	MOZAR	30TTM64	AYO. ALMUCERA	21	T
86	03	31	VILLANAZAR	30TTM65	AYO. ALMUCERA	8	T
86	04	01	MOZAR	30TTM64	AYO. ALMUCERA	70	T
86	04	02	MOZAR	30TTM64	AYO. ALMUCERA	36	T
86	04	03	MOZAR	30TTM64	AYO. ALMUCERA	61	T
86	04	04	MOZAR	30TTM64	AYO. ALMUCERA	35	T
86	04	04	VILLABRAZARO	30TTM76	ORBIGO	3	B
86	04	08	MOZAR	30TTM64	AYO. ALMUCERA	6	T
86	04	08	VILLABRAZARO	30TTM76	ORBIGO	8	B
86	04	08	VILLANAZAR	30TTM65	AYO. ALMUCERA	30	T
86	04	18	MANGANES DE LA POLVOROSA	30TTM75	ERIA	5	B
86	04	25	VILLAFRUELA	30TUN02	PORMA	30	E
86	05	14	STA. CRISTINA POLVOROSA	30TTM75	ORBIGO	1	B
86	06	06	MARNE	30TTN91	PORMA	33	E
86	06	06	NOGALES	29TPG98	PORMA	4	E
86	06	13	VILLARROAÑE	30TTN90	ESLA	12	E
86	06	20	VILLARROAÑE	30TTN90	ESLA	23	E
86	06	23	VILLADEMOR DE LA VEGA	30TTM88	ESLA	1	B
86	06	25	BENAMARIEL	30TTM89	ESLA	1	E
86	07	02	PALANQUINOS	30TTN90	ESLA	21	E
86	07	02	VILLARROAÑE	30TTN90	ESLA	8	E
86	07	11	SANTA MARINA DEL REY	30TTN61	ORBIGO	2	O
86	07	23	VECILLA DE LA VEGA	30TTM69	ORBIGO	7	O
86	07	23	VILLAZALA	30TTM69	ORBIGO	2	O
86	09	03	LA BAÑEZA	30TTM68	TUERTO	5	O
86	09	03	VALDESANDINAS	30TTM69	ORBIGO	21	O
86	10	24	VILLAFRUELA	30TUN02	PORMA	6	E
86	11	02	BENAMARIEL	30TTM89	ESLA	2	E
86	11	07	HOSPITAL DE ORBIGO	30TTN60	ORBIGO	26	O
86	11	21	VILLARROAÑE	30TTN90	ESLA	47	E
86	12	05	PALANQUINOS	30TTN90	ESLA	2	E
86	12	16	LA NORA	30TTM67	JAMUZ	26	B
86	12	16	VALCAVADO	30TTM67	ORBIGO	8	B
86	12	22	MARNE	30TTN91	PORMA	17	E
87	01	05	LA BAÑEZA	30TTM68	ORBIGO	27	O
87	01	18	SANTA MARINA	30TTN61	ORBIGO	1	O
87	01	23	HOSPITAL DE ORBIGO	30TTN60	ORBIGO	22	O
87	01	30	HOSPITAL DE ORBIGO	30TTN60	ORBIGO	11	O
87	01	30	SANTA MARINA DEL REY	30TTN61	ORBIGO	20	O
87	02	06	NOGALES	29TPG98	PORMA	9	E
87	02	13	VILLARENTE	30TTN91	PORMA	15	E
87	02	17	MOZAR	30TTM64	AYO. ALMUCERA	46	T

Anexo III. Continuación.

87	02	24	MOZAR	30TTM64	AYO. ALMUCERA	11	T
87	02	25	MOZAR	30TTM64	AYO. ALMUCERA	17	T
87	03	04	MOZAR	30TTM64	AYO. ALMUCERA	82	T
87	03	05	MARNE	30TTN91	PORMA	25	E
87	03	05	MOZAR	30TTM64	AYO. ALMUCERA	49	T
87	03	05	VILLAFRUELA	30TUN02	PORMA	14	E
87	03	05	VILLARENTE	30TTN91	PORMA	17	E
87	03	06	LA NORA	30TTM67	JAMUZ	32	B
87	03	06	MOZAR	30TTM64	AYO. ALMUCERA	23	T
87	03	06	VILLARROAÑE	30TTN90	ESLA	29	E
87	03	09	HOSPITAL DE ORBIGO	30TTN60	ORBIGO	19	O
87	03	09	MOZAR	30TTM64	AYO. ALMUCERA	59	T
87	03	10	LA NORA	30TTM67	JAMUZ	17	B
87	03	10	MICERECES DE TERA	30TTM65	TERA	17	T
87	03	10	MOZAR	30TTM64	AYO. ALMUCERA	17	T
87	03	12	CAMPO DE VILLAVIDEL	30TTN90	ESLA	1	E
87	03	12	HOSPITAL DE ORBIGO	30TTN60	ORBIGO	11	O
87	03	12	LA NORA	30TTM67	JAMUZ	25	B
87	03	12	MARNE	30TTN91	PORMA	55	E
87	03	12	MOZAR	30TTM64	AYO. ALMUCERA	11	T
87	03	13	MOZAR	30TTM64	AYO. ALMUCERA	9	T
87	03	13	NAVIANOS DE VALVERDE	30TTM64	AYO. CASTRON	3	T
87	03	13	VILLAFRUELA	30TUN02	PORMA	15	E
87	03	13	VILLARENTE	30TTM67	MORO	2	E
87	03	16	BURGANES DE VALVERDE	30TTM64	AYO. RETUERTA	9	T
87	03	16	VILLANAZAR	30TTM65	AYO. ALMUCERA	29	T
87	03	17	CABAÑAS	30TTM98	ESLA	5	E
87	03	17	FRESNO DE LA VEGA	30TTM99	ESLA	11	E
87	03	17	HOSPITAL DE ORBIGO	30TTN60	ORBIGO	7	O
87	03	17	LA NORA	30TTM67	JAMUZ	5	B
87	03	17	VILLANAZAR	30TTM65	AYO. ALMUCERA	2	T
87	03	18	BENAVIDES DE ORIBGO	30TTN60	ORBIGO	20	O
87	03	18	SANTA MARINA	30TTN61	ORBIGO	36	O
87	03	18	VILLAMOR	30TTN60	ORBIGO	35	O
87	03	20	MICERECES DE TERA	30TTM65	TERA	16	T
87	03	20	MOZAR	30TTM64	AYO. ALMUCERA	13	T
87	03	20	RODEROS	30TTN90	PORMA	59	E
87	03	20	VILLANAZAR	30TTM65	AYO. ALMUCERA	15	T
87	03	20	VILLARROAÑE	30TTN90	ESLA	82	E
87	03	23	MANGANESOS DE LA POLVOROSA	30TTM75	ORBIGO	19	B
87	03	23	VALENCIA DE D. JUAN	30TTM98	ESLA	6	E
87	03	23	VEGA DE TERA	29TQG35	TERA	16	T
87	03	24	MOZAR	30TTM64	AYO. ALMUCERA	5	T
87	03	24	VILLANAZAR	30TTM65	AYO. ALMUCERA	11	T
87	03	26	PALANQUINOS	30TTN90	ESLA	7	E
87	03	26	QUIRUELAS VIDRIALES	30TTM65	AYO. ALMUCERA	3	T
87	03	26	QUIRUELAS VIDRIALES	30TTM65	TERA	5	T
87	03	26	VILLANAZAR	30TTM65	AYO. ALMUCERA	20	T
87	03	27	HOSPITAL	30TTN60	ORBIGO	10	O
87	03	27	LA BAÑEZA	30TTM68	ORBIGO	1	O
87	03	27	LA NORA	30TTM67	JAMUZ	7	B
87	03	27	MARNE	30TTN91	PORMA	43	E
87	03	27	MOZAR	30TTM64	AYO. ALMUCERA	3	T
87	03	27	VILLANAZAR	30TTM65	AYO. CASTRON	18	T
87	03	27	VILLARENTE	30TTM67	MORO	18	E
87	03	28	VILLARENTE	30TTM67	MORO	1	E
87	03	30	AGUILAR DE TERA	30TTM65	AYO. BONUL	1	T
87	03	30	MICERECES DE TERA	30TTM65	TERA	5	T
87	03	30	VILLANAZAR	30TTM65	AYO. CASTRON	6	T
87	03	31	VILLANAZAR	30TTM65	AYO. CASTRON	27	T
87	03	31	VILLVERDE SANDOVAL	30TTN90	PORMA	24	E
87	04	01	VILLANAZAR	30TTM65	TERA	18	T
87	04	02	HOSPITAL DE ORBIGO	30TTN60	ORBIGO	14	O
87	04	02	LA NORA	30TTM67	JAMUZ	11	B
87	04	02	SANTA MARINA	30TTN61	ORBIGO	30	O
87	04	02	VALDESANDINAS	30TTM69	ORBIGO	2	O
87	04	02	VILLANAZAR	30TTM65	AYO. ALMUCERA	20	T

Anexo III. Continuación.

87	04	03	VILLAFRUELA	30TUN02	PORMA	6	E
87	04	03	VILLANAZAR	30TTM65	AYO. ALMUCERA	24	T
87	04	06	CAMARZANA DE TERA	29TQG45	AYO. EL REGATO	5	T
87	04	06	MARNE	30TTN91	PORMA	13	E
87	04	06	VILLANAZAR	30TTM65	AYO. ALMUCERA	3	T
87	04	06	VILLARENTE	30TTM67	MORO	10	E
87	04	09	MARNE	30TTN91	PORMA	59	E
87	04	10	MARNE	30TTN91	PORMA	37	E
87	04	10	SANTA MARINA	30TTN61	ORBIGO	1	O
87	04	13	MARNE	30TTN91	PORMA	28	E
87	04	13	VILLAFRUELA	30TUN02	PORMA	8	E
87	04	14	SANTA MARINA	30TTN61	ORBIGO	2	O
87	04	15	BENAVIDES DE ORBIGO	30TTN60	ORBIGO	13	O
87	04	15	SANTA MARINA	30TTN61	ORBIGO	19	O
87	04	15	SARDONEDO	30TTN61	ORBIGO	66	O
87	04	20	HOSPITAL DE ORBIGO	30TTN60	ORBIGO	11	O
87	04	27	SANTA MARINA	30TTN61	ORBIGO	4	O
87	04	27	SARDONEDO	30TTN61	ORBIGO	4	O
87	04	27	VILLAMOR	30TTN60	ORBIGO	33	O
87	04	28	VILLAMOR	30TTN60	ORBIGO	1	O
87	04	30	VILLARENTE	30TTM67	MORO	2	E
87	04	30	VILLARROAÑE	30TTN90	ESLA	9	E
87	05	04	MARNE	30TTN91	PORMA	23	E
87	05	07	VECILLA DE LA VEGA	30TTM69	ORBIGO	35	O
87	05	14	SANTA MARINA	30TTN61	ORBIGO	1	O
87	05	14	SARDONEDO	30TTN61	ORBIGO	3	O
87	05	19	LA BAÑEZA	30TTM68	TUERTO	9	O
87	05	22	MARNE	30TTN91	PORMA	19	E
87	06	03	MOZAR	30TTM64	AYO. ALMUCERA	1	T
87	06	03	VILLARROAÑE	30TTN90	ESLA	1	E
87	06	04	MARNE	30TTN91	PORMA	1	E
87	06	16	LA BAÑEZA	30TTM68	ORBIGO	60	O
87	06	19	OTERUELO DE LA VEGA	30TTM69	ORBIGO	1	O
87	06	19	STA. COLOMBA DE LA VEGA	30TTM69	TUERTO	29	O
87	06	23	MARNE	30TTN91	PORMA	32	3
87	07	06	VILLARROAÑE	30TTN90	ESLA	13	E
87	07	10	OTERUELO DE LA VEGA	30TTM69	ORBIGO	3	O
87	07	31	HOSPITAL DE ORBIGO	30TTN60	ORBIGO	20	O
87	08	06	HOSPITAL DE ORBIGO	30TTN60	ORBIGO	14	O
87	08	07	SANTA MARINA	30TTN61	ORBIGO	68	O
87	08	07	VILLAMOR	30TTN60	ORBIGO	29	O
87	08	28	VILLAMEDIANA	30TTM69	ORBIGO	31	O
87	08	31	SEISON DE LA VEGA	30TTM69	ORBIGO	46	O
87	09	02	VILLORIA	30TTM69	ORBIGO	91	O
87	09	07	VEGUELLINA DE ORBIGO	30TTN60	ORBIGO	185	O

Anexo IV. Análisis de varianza de la media de longitud entre sexos por clases de edad (sexo muestra la variación entre grupos y el error aquella dentro de los grupos).

Edad = 1

Fuentes	Grados de libertad	Suma de cuadrados	F	p
Sexo	1	3280,12	4,94	0,0276
Error	159	104879,32		
Total	160	108159,66		

Edad = 2

Fuentes	Grados de libertad	Suma de cuadrados	F	p
Sexo	1	5165	2,58	0,109
Error	317	633872,89		
Total	318	639038,15		

Edad = 3

Fuentes	Grados de libertad	Suma de cuadrados	F	p
Sexo	1	30903,88	16,24	0,0001
Error	305	580544,55		
Total	306	611448,43		

Edad = 4

Fuentes	Grados de libertad	Suma de cuadrados	F	p
Sexo	1	55409,67	21,45	0,0001
Error	207	532236,49		
Total	208	587646,16		

Edad = 5

Fuentes	Grados de libertad	Suma de cuadrados	F	p
Sexo	1	90490,49	34,34	0,0001
Error	198	521715,09		
Total	199	612207,58		

Edad = 6

Fuentes	Grados de libertad	Suma de cuadrados	F	p
Sexo	1	112260,12	24,73	0,0001
Error	124	562944,96		
Total	125	675205,09		

Edad = 7

Fuentes	Grados de libertad	Suma de cuadrados	F	p
Sexo	1	167336,38	46,28	0,0001
Error	104	376069,87		
Total	105	543406,25		

Edad = 8

Fuentes	Grados de libertad	Suma de cuadrados	F	p
Sexo	1	34800,02	11,59	0,001
Error	37	108106,49		
Total	38	142906,51		

Edad = 9

Fuentes	Grados de libertad	Suma de cuadrados	F	p
Sexo	1	77804,24	8,82	0,0067
Error	24	211733,76		
Total	25	289538,00		

Anexo V. Análisis de varianza de la media de longitud entre los tramos estudiados para cada clase de edad y sexo (tramo muestra la variación entre grupos y error la variación dentro de los grupos).

MACHOS

Edad = 1

Fuentes	Grados de libertad	Suma de cuadrados	F	p
Tramo	3	2172,33	1,27	0,2897
Error	100	57132,13		
Total	103	59304,46		

Edad = 2

Fuentes	Grados de libertad	Suma de cuadrados	F	p
Tramo	3	12164,99	2,22	0,080
Error	175	309852,77		
Total	178	322017,76		

Edad = 3

Fuentes	Grados de libertad	Suma de cuadrados	F	p
Tramo	3	32588,85	6,20	0,0005
Error	170	297814,75		
Total	173	330403,60		

Edad = 4

Fuentes	Grados de libertad	Suma de cuadrados	F	p
Tramo	3	41960,53	6,02	0,0007
Error	123	285694,30		
Total	126	327654,83		

Edad = 5

Fuentes	Grados de libertad	Suma de cuadrados	F	p
Tramo	3	8956,88	1,74	0,0167
Error	96	164578,37		
Total	99	173535,25		

Edad = 6

Fuentes	Grados de libertad	Suma de cuadrados	F	p
Tramo	3	2446,42	0,24	0,8657
Error	57	191020,47		
Total	60	193466,89		

Edad = 7

Fuentes	Grados de libertad	Suma de cuadrados	F	p
Tramo	3	2506,65	0,22	0,8805
Error	41	154281,38		
Total	44	156788,03		

HEMBRAS

Edad = 1

Fuentes	Grados de libertad	Suma de cuadrados	F	p
Tramo	3	6644,95	3,0	0,0384
Error	53	39077,49		
Total	56	45722,44		

Edad = 2

Fuentes	Grados de libertad	Suma de cuadrados	F	p
Tramo	3	8918,50	1,35	0,2615
Error	136	299936,33		
Total	139	308854,83		

Edad = 3

Fuentes	Grados de libertad	Suma de cuadrados	F	p
Tramo	3	17264,97	2,72	0,0472
Error	127	268605,25		
Total	130	285870,22		

Edad = 4

Fuentes	Grados de libertad	Suma de cuadrados	F	p
Tramo	3	12408,01	1,67	0,1806
Error	77	190787,54		
Total	80	203195,56		

Edad = 5

Fuentes	Grados de libertad	Suma de cuadrados	F	p
Tramo	3	34098,74	3,47	0,0194
Error	90	294849,47		
Total	93	328948,21		

Edad = 6

Fuentes	Grados de libertad	Suma de cuadrados	F	p
Tramo	3	9889,69	0,56	0,6459
Error	57	337667,10		
Total	60	347556,78		

Edad = 7

Fuentes	Grados de libertad	Suma de cuadrados	F	p
Tramo	3	4619,80	0,41	0,7443
Error	57	212546,85		
Total	60	217166,64		

Anexo V. Continuación.

Edad = 8

Fuentes	Grados de libertad	Suma de cuadrados	F	p
Tramo	2	5204,44	0,75	0,4883
Error	15	51893,41		
Total	17	57097,85		

Edad = 8

Fuentes	Grados de libertad	Suma de cuadrados	F	p
Tramo	2	32532,69	9,40	0,0013
Error	20	34608,03		
Total	22	67140,72		

Edad = 9

Fuentes	Grados de libertad	Suma de cuadrados	F	p
Tramo	2	28782,03	14,77	0,028
Error	3	2923,19		
Total	5	31705,22		

Edad = 9

Fuentes	Grados de libertad	Suma de cuadrados	F	p
Tramo	2	13110,32	0,67	0,5225
Error	17	165184,61		
Total	19	178294,93		

Anexo VI. Valores medios del coeficiente de condición y desviación estandar (DE) para los diferentes meses y clases de talla consideradas.

	MACHOS			HEMBRAS		
	Nº	MEDIA	DE	Nº	MEDIA	DE
E	49	0,744	0,107	52	0,877	0,161
F	130	0,755	0,136	207	0,817	0,145
M	1019	0,681	0,117	1011	0,723	0,163
A	468	0,698	0,151	284	0,715	0,133
My	50	0,726	0,11	35	0,778	0,123
J	93	0,709	0,112	72	0,772	0,101
Jl	35	0,799	0,119	41	0,821	0,143
Ag	125	0,794	0,017	79	0,78	0,09
S	169	0,758	0,167	158	0,752	0,084
O	50	0,688	0,106	52	0,702	0,117
N	43	0,739	0,082	54	0,771	0,098
D	54	0,669	0,094	40	0,798	0,159
	Nº	MEDIA	DE	Nº	MEDIA	DE
<10	9	0,629	0,0814	4	0,645	0,0537
10-20	283	0,691	0,1857	171	0,682	0,2118
20-30	518	0,733	0,01847	324	0,699	0,1418
30-40	461	0,707	0,0993	326	0,728	0,1186
40-50	377	0,679	0,1088	277	0,738	0,1304
50-60	348	0,7	0,0964	380	0,77	0,1401
60-70	229	0,709	0,0879	318	0,78	0,1509
70-80	54	0,767	0,0977	180	0,791	0,1492
80-90	5	0,783	0,1231	72	0,84	0,1447
90-100				30	0,838	0,1583
>100				3	0,803	0,067

Anexo VII. Valores medios y desviaciones estandar del coeficiente de condición relativa para los diferentes meses y clases de talla consideradas.

	MACHOS			Nº	HEMBRAS		
	Nº	MEDIA	DE		MEDIA	DE	
E	49	1,008	0,14	52	1,007	0,12	
F	130	1,013	0,18	207	1,015	0,174	
M	1019	1,013	0,18	1011	1,023	0,23	
A	468	1,017	0,21	284	1,016	0,18	
My	50	1,013	0,15	35	1,011	0,15	
J	93	1,011	0,16	72	1,007	0,12	
Jl	35	1,009	0,14	41	1,011	0,17	
Ag	125	1,013	0,21	79	1,006	0,12	
S	169	1,014	0,22	158	1,004	0,09	
O	50	1,004	0,1	52	1,004	0,09	
N	43	1,005	0,1	54	1,003	0,09	
D	54	1,006	0,11	40	1,008	0,13	
		MEDIA	DE	Nº	MEDIA	DE	
<10	9	0,955	0,11	4	0,979	0,09	
10-20	283	1,006	0,24	171	1,034	0,32	
20-30	518	1,042	0,26	324	1,006	0,2	
30-40	461	1,017	0,13	326	1,01	0,16	
40-50	377	0,981	0,15	277	1,011	0,17	
50-60	348	1,004	0,13	380	1,025	0,17	
60-70	229	1,013	0,12	318	1,015	0,18	
70-80	54	1,039	0,11	180	1,001	0,17	
80-90	5	1,08	0,06	72	1,042	0,17	
90-100				30	1,015	0,19	
>100				3	0,959	0,03	

Anexo VIII. Índice gonadosomático. Valores medios obtenidos, desviación estándar (D.E.), valores máximos y mínimos y número de ejemplares para cada sexo y mes.

HEMBRAS

Meses	Media	D.E.	Máximo	Mínimo	Nº ejemplares
Enero	12,51	7,93	28,25	1,31	49
Febrero	19,91	7,90	40,20	0,18	162
Marzo	15,55	9,27	38,46	0,16	611
Abril	9,87	9,92	42,19	0,31	186
Mayo	2,29	5,14	12,38	0,16	34
Junio	2,22	5,34	19,40	0,14	33
Julio	0,45	0,18	0,85	1,89	31
Agosto	0,80	0,49	1,89	0,08	45
Septiembre	0,72	0,68	3,40	0,12	152
Octubre	4,08	2,53	8,39	0,33	32
Noviembre	6,62	5,48	17,52	0,34	53
Diciembre	9,01	6,04	20,19	0,15	40

MACHOS

Meses	Media	D.E.	Máximo	Mínimo	Nº ejemplares
Enero	2,26	1,24	5,79	0,20	47
Febrero	2,00	0,97	5,39	0,31	34
Marzo	1,72	1,22	6,18	0,02	466
Abril	1,45	1,12	6,21	0,05	244
Mayo	0,69	0,49	2,16	0,17	46
Junio	0,22	0,20	1,11	0,04	32
Julio	0,20	0,12	0,43	0,04	24
Agosto	1,47	1,23	4,95	0,04	68
Septiembre	2,12	1,25	5,07	0,11	166
Octubre	2,49	1,40	6,65	0,30	30
Noviembre	2,07	0,82	4,40	0,98	42
Diciembre	1,76	1,13	5,02	0,19	50

Anexo IX. Análisis de covarianza del peso de las gónadas en función de la longitud de los ejemplares y el mes de captura. Ecuaciones resultantes para cada mes.

Hembras

Fuentes	Grados de libertad	Suma de cuadrados	F	p
Log LT	1	1249,03	6659,62	0,0001
Mes	11	295,19	143,08	0,0001
Error	1415	265,39		
Total	1427	1809,61		

Enero	Log Peso gónadas = 10,11 + 4,32 Log LT
Febrero	Log Peso gónadas = 10,26 + 4,32 Log LT
Marzo	Log Peso gónadas = 10,14 + 4,32 Log LT
Abril	Log Peso gónadas = 9,92 + 4,32 Log LT
Mayo	Log Peso gónadas = 9,25 + 4,32 Log LT
Junio	Log Peso gónadas = 8,91 + 4,32 Log LT
Julio	Log Peso gónadas = 8,70 + 4,32 Log LT
Agosto	Log Peso gónadas = 8,92 + 4,32 Log LT
Septiembre	Log Peso gónadas = 9,03 + 4,32 Log LT
Octubre	Log Peso gónadas = 9,69 + 4,32 Log LT
Noviembre	Log Peso gónadas = 9,84 + 4,32 Log LT
Diciembre	Log Peso gónadas = 9,86 + 4,32 Log LT

Machos

Fuentes	Grados de libertad	Suma de cuadrados	F	p
Log LT	1	559,04	5525,98	0,0001
Mes	11	63,22	56,81	0,0001
Error	1236	125,04		
Total	1248	747,30		

Enero	Log Peso gónadas = 0,72 + 3,86 Log LT
Febrero	Log Peso gónadas = 0,62 + 3,86 Log LT
Marzo	Log Peso gónadas = 0,33 + 3,86 Log LT
Abril	Log Peso gónadas = 0,03 + 3,86 Log LT
Mayo	Log Peso gónadas = -0,97 + 3,86 Log LT
Junio	Log Peso gónadas = -1,31 + 3,86 Log LT
Julio	Log Peso gónadas = -1,06 + 3,86 Log LT
Agosto	Log Peso gónadas = 0,25 + 3,86 Log LT
Septiembre	Log Peso gónadas = 0,99 + 3,86 Log LT
Octubre	Log Peso gónadas = 1,12 + 3,86 Log LT
Noviembre	Log Peso gónadas = 0,82 + 3,86 Log LT
Diciembre	Log Peso gónadas = 0,53 + 3,86 Log LT

Anexo X. Resultados del análisis factorial de correspondencias realizado con la dieta de los tramos estudiados.

ANALISIS FACTORIAL DE CORRESPONDENCIAS

DIMENSIONES	TOTAL	ACTIVAS	SUPPLEMENTARIAS
Taxones-presa	39	39	0
Tramos	4	4	0

PUNTOS DE COLUMNAS ACTIVAS :

136.2 170.6 138.5 161.2

EDICION DE PRIMEROS VALORES PROPIOS :

VALOR PROPIO NO CERO = 1.000000

TRACE = .53531930

EFFECTIVO TOTAL = 607.

1	2	3
2449892	.1623291	.1280010

CORRELACIONES CANONICAS :

.4949638 .4029009 .3577723

PORCENTAJES DE INERCIA:

45.77 30.32 23.91

EDICIÓN DE COORDENADAS Y CONTRIBUCIONES

Nº MÁXIMO COORDENADAS CONTRIBUCIONES CORRELACIONES

F1 F2 F3 F1 F2 F3 F1 F2 F3

PUNTOS COLUMNAS ACTIVAS

Zona de Barbo	225	525	-30	-627	3631	544	231	0	2	748	250
Transición Esla	281	366	272	-134	-524	85	31	603	202	49	749
Trans. Orbigo	228	633	569	465	305	302	304	166	512	341	147
Trans. Tera	266	639	-751	273	-14	612	122	0	883	116	0

PUNTOS LÍNEAS ACTIVAS

Bivalvos	1	632	-550	543	-186	1	2	0	479	466	55
Gasterópodos	10	394	592	197	70	14	2	0	889	98	12
Oligoquetos	8	197	411	-149	76	6	1	0	858	113	29
Hirudíneos	52	261	-260	436	-60	14	61	1	258	728	14
Cladóceros	22	754	385	-496	-600	13	33	62	197	326	477
Ostrácodos	1	2554	549	-333	-1464	1	1	15	118	43	839
Anfipodos	39	621	344	-410	579	19	40	102	191	270	539
Decápodos	2	3452	-61	-1556	1014	0	36	19	1	701	298
Isópodos	16	2763	-1518	677	-40	150	45	0	834	166	1
Arácnidos	2	985	298	-836	-444	1	8	3	90	710	200
Efemerópteros	76	221	308	4	-355	29	0	75	430	0	570
Zigópteros	109	416	199	-307	-531	18	63	240	95	227	678
Anisópteros	44	287	-193	-499	22	7	67	0	130	869	2
Plecópteros	20	1495	-1121	456	-176	102	26	5	840	139	21
Heterópteros	35	413	-629	-46	122	56	0	4	959	5	36
Homópteros	0	2554	549	-333	-1464	0	0	4	118	43	839
Megalópteros	17	289	-128	198	-483	1	4	31	57	136	807
Coleópteros	53	158	-82	-322	-218	1	34	20	42	656	301
Lepidópteros	0	2554	549	-333	-1464	0	0	4	118	43	839
Tricópteros	21	270	-431	275	-91	16	10	1	688	282	31
Dípteros	22	315	165	-33	-536	2	0	48	86	4	910
Trucha A. Iris	1	2763	-1518	677	-40	12	3	0	834	166	1
Trucha	8	326	418	378	90	5	7	0	537	439	25
Lucio	24	995	-911	338	-226	81	17	9	834	115	51
Barbo	43	327	-428	-200	323	32	11	35	559	123	318
Carpa	3	2738	-8	-1449	798	0	34	13	0	767	233
Boga	81	375	-111	-346	493	4	60	153	33	320	647
Gobio	81	329	-432	325	191	61	52	23	568	321	111
Escallo	9	365	399	-166	422	6	1	12	436	76	488
Bermejuela	121	617	656	399	165	212	119	26	697	258	44
Tenca	2	611	-484	321	-523	2	1	5	384	169	447
Lamprehuela	30	1783	1000	789	401	124	116	38	561	349	90
Gambusia	1	1062	-468	864	311	1	5	1	206	703	91
Black-Bass	5	2738	-8	-1449	798	0	69	26	0	767	233
P.S.D.	23	177	-160	-328	209	2	15	8	145	608	247
Anfibios	11	331	182	510	-192	1	17	3	101	787	112
Reptiles	1	1869	74	-1284	463	0	11	2	3	882	115
Aves	1	3452	-61	-1556	1014	0	12	6	1	701	298
Mamíferos	5	521	-251	-673	75	1	14	0	121	868	11

Anexo XI. Matriz de correlaciones obtenidas entre la frecuencia de cada taxón representado en la dieta de las diferentes tallas, consideradas dos a dos. Significación: *** = $p < 0,001$, ** = $p < 0,01$, * = $p < 0,05$, NS = No significativo.

	<10	10-20	20-30	30-40	40-50	50-60	60-70	70-80	80-90	90-100
<10										
10-20	0,77 ***									
20-30	0,38 *	0,82 ***								
30-40	0,24 NS	0,69 ***	0,94 ***							
40-50	0,08 NS	0,50 **	0,78 ***	0,91 ***						
50-60	-0,05 NS	0,19 NS	0,38 *	0,52 **	0,69 ***					
60-70	-0,03 NS	0,08 NS	0,18 NS	0,34 NS	0,53 **	0,89 ***				
70-80	-0,09 NS	-0,04 NS	0,07 NS	0,23 NS	0,41 *	0,74 ***	0,93 ***			
80-90	-0,02 NS	-0,06 NS	-0,05 NS	0,04 NS	0,16 NS	0,37 *	0,65 ***	0,82 ***		
90-100	-0,24 NS	-0,11 NS	-0,08 NS	-0,01 NS	0,07 NS	0,11 NS	0,43 *	0,68 ***	0,88 ***	

Anexo XII. Matriz de correlaciones obtenidas entre la frecuencia de cada taxón representado en la dieta de los diferentes meses, considerados dos a dos. Significación: *** = $p < 0,001$, ** = $p < 0,01$, * = $p < 0,05$, NS = No significativo.

	Enero	Febrero	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre
Enero												
Febrero	0,50 **											
Marzo	0,45 **	0,60 ***										
Abril	0,45 **	0,56 ***	0,84 ***									
Mayo	0,17 NS	0,31 NS	0,70 ***	0,63 ***								
Junio	0,14 NS	0,35 *	0,73 ***	0,58 ***	0,91 ***							
Julio	0,59 ***	0,38 *	0,57 ***	0,58 ***	0,76 ***	0,71 ***						
Agosto	0,64 ***	0,53 **	0,55 **	0,74 ***	0,30 NS	0,13 NS	0,41 *					
Septiembre	0,52 **	0,39 *	0,49 **	0,70 ***	0,30 NS	0,20 NS	0,48 *	0,89 ***				
Octubre	0,25 NS	0,39 *	0,73 ***	0,69 ***	0,90 ***	0,85 ***	0,72 ***	0,35 NS	0,32 NS			
Noviembre	0,60 ***	0,53 **	0,59 ***	0,73 ***	0,90 ***	0,13 NS	0,28 NS	0,96 ***	0,79 ***	0,37 *		
Diciembre	0,68 ***	0,36 *	0,50 **	0,36 *	0,36 *	0,46 **	0,67 ***	0,13 NS	0,08 NS	0,40 *	0,12 NS	