

Trucha común – *Salmo trutta* Linnaeus, 1758

Carlos Alonso González¹, Javier Gortázar Rubial², Diego García de Jalón¹

¹Laboratorio de Zoología, ETS Ingenieros de Montes, Universidad Politécnica de Madrid, Avda. Ramiro de Maeztu, SN. 28040 Madrid

²Ecohidráulica, SL. Rodríguez San Pedro, 13. 28015 Madrid

Versión 4-04-2012

Versiones anteriores: 3-11-2010



Identificación

De aspecto fusiforme, muy ligeramente comprimido lateralmente y dotado de un pedúnculo caudal ancho y fuerte. Un carácter común a toda la familia Salmonidae es la presencia de una aleta adiposa situada entre la dorsal y la caudal, y más próxima a esta última. El género *Salmo* se distingue de otros géneros de su familia por las escamas de la línea lateral – más circulares que en *Salvelinus* y *Hucho*, mayores que las de líneas adyacentes y solapadas con las anteriores y posteriores; la ausencia de manchas en la aleta caudal y una aleta anal dotada de entre 6 y 9 radios ramificados. La dorsal y anal son más cortas que en el género *Oncorhynchus*. Se distingue de otras especies del género *Salmo* por la caudal con márgenes coloreados en individuos menores de 200 mm, 13 a 16 escamas entre la base de la adiposa y la línea lateral, la maxila llega o sobrepasa al margen posterior del ojo, aleta adiposa de color rojo o anaranjado en juveniles y adultos sedentarios, y dientes vomerinos. A menudo con manchas negras y rojas, generalmente rodeadas de un ocelo blanco que se extienden incluyendo el opérculo. Muchas poblaciones de la vertiente mediterránea y alguna de la vertiente cantábrica de la península ibérica mantienen las marcas de alevín hasta la edad adulta (Kottelat y Freyhof, 2007).

Sistemática

La proliferación de descripciones de especies en la segunda mitad del siglo XIX hizo que la trucha común, una especie de extensa distribución geográfica, sometida a aislamiento de poblaciones locales, adaptada a un rango amplio de condiciones ambientales y con una gran diversidad de ecotipos y estrategias de vida, se describieran hasta 50 especies a partir de variedades de trucha común (Behnke, 1986), algunas de las cuales reflejaban únicamente estadios de desarrollo (Watson, 1999). A lo largo del siglo XX se estableció una clasificación basada en diferencias de estrategia de vida materializándose en la irregularidad taxonómica de introducir el término *forma* para designar ecotipos en la nomenclatura científica, siendo frecuente ver clasificaciones de la especie que hacen referencia a las tres estrategias de vida más definidas: *S. t. forma trutta* a la trucha anádroma (reo); *S. t. forma lacustris* a la trucha residente en lagos y *S. t. forma fario* a la trucha sedentaria, presente en ríos y arroyos. A finales del siglo XX la situación entre los taxónomos era de acuerdo general en que se trataba de una única especie politépica (Elliott, 1994) con un continuo de estrategias de vida (Milner, 2003; Cucherousset, 2005).

La revisión más crítica de esta clasificación la proponen Kottelat y Freyhof (2007), asignando el nombre de *Salmo trutta* a las poblaciones anádromas de truchas atlánticas (hasta la cuenca del Duero, incluida, como límite meridional) y las poblaciones sedentarias y lacustres que derivan de ellas, con la excepción de algunas poblaciones de cuencas atlánticas de los Pirineos que mantienen las marcas de alevín en estado adulto (por lo menos hasta 220 mm de talla furcal). Estas últimas y las poblaciones originarias de la vertiente mediterránea de la Península Ibérica Kottelat y Freyhof (2007) las incluyen en la especie *Salmo cetti*, que ocuparía también Córcega, Cerdeña, Sicilia y la cuenca italiana del Tirreno.

En la Península Ibérica hay poblaciones sedentarias y hay poblaciones migradoras, no encontrándose la forma lacustre, presente en Europa central. Las poblaciones anádromas son los denominados reos, que emigran al mar donde permanecen desde varios meses a varios años antes de volver a los ríos para reproducirse. En la Península Ibérica solamente hay poblaciones de reos en los ríos de Galicia, norte de Portugal y el Cantábrico. Aunque truchas sedentarias y reos presentan muchas diferencias morfológicas, ecológicas y demográficas, pueden encontrarse en simpatria y pueden reproducirse entre sí (Caballero et al., 2006).

Descripción

Es un pez esbelto, con unas proporciones corporales en las que la longitud total es aproximadamente 4 ó 5 veces la longitud de la cabeza. La relación longitud-peso puede expresarse según la fórmula $P[g] = a \cdot LT[cm]^b$, donde $a = 0,0097$ y $b = 3,08$ (varias referencias, en www.fishbase.org), y P es el peso en vivo y LT es la longitud total.

La dorsal es corta, con un número de radios ramificados que oscila entre 8 y 11, presenta el borde anterior convexo y unas tres veces más largo que el posterior y nace ligeramente más cerca de la cabeza que del origen de la caudal. La aleta adiposa es pequeña y nace más cerca del origen de la caudal que del borde posterior de la dorsal. La aleta anal es como la dorsal en forma pero menor, con 6 a 9 radios. Cuando se encuentra plegada los radios anteriores recubren a los últimos. La aleta caudal aparece escotada en juveniles y esta escotadura se va haciendo menos conspicua con la edad hasta que en ejemplares viejos llega a ser recta o, incluso, convexa. Las aletas pectorales son algo más largas que las pelvianas. La inserción de estas últimas se encuentra debajo de la parte posterior de la base de la dorsal.

Las escamas son redondeadas y pequeñas disponiéndose en número que varía entre 110 y 115 en la línea lateral (Lozano Rey, 1935). Son tetraploides con un número de cromosomas $2n=80$ (Doadrio, 2002).

La morfología varía mucho según el hábitat (Pakkasmaa y Piironen, 2001) y una mayor longitud de la región caudal parece dotar a los individuos de una mayor capacidad para mantener la natación contra corriente (Ojanguren y Braña, 2003). El color es muy variable entre y dentro de poblaciones; generalmente tienen dorso pardo u oliváceo, flancos verdosos, ocres o amarillentos y vientre amarillento más claro o blanquecino, pudiendo cambiar de tonalidad según la claridad u oscuridad del hábitat que ocupan. Algunos ejemplares son blanquecinos con la misma coloración en tonos más pálidos, y otros son casi negros con el vientre grisáceo y oscuro. Las manchas rojas y negras oceladas, distribuidas por la región dorsal y parte superior de los flancos donde frecuentemente aparecen por debajo de la línea lateral; no llegan al vientre ni a la caudal. La aleta adiposa no tiene manchas negras, y en juveniles y adultos residentes aparece coloreada de naranja o rojo. Con frecuencia presenta manchas negras más grandes en el opérculo. Los alevines de hasta 100 mm muestran una serie de grandes manchas grisáceas y oscuras ovaladas, con el eje mayor vertical que se prolongan en la región dorsal. Estas manchas desaparecen con la edad, aunque en muchas poblaciones ibéricas permanecen en edad adulta (Figuras 1 y 2).



Figura 1. Coloración de trucha común de la clase de edad 2+ de diferentes cuencas; de arriba abajo: río Narla. (C) D. García de Jalón; río Tormes. (C) C. Alonso; río Alberche. (C) C. Alonso; río Castril. (C) J. Gortázar; río Gabriel. (C) J. Gortázar.



Figura 2. Coloración de trucha común de distintas procedencias según clases de edad; de arriba abajo: 1+ (río Cabriel) (C) J. Gortázar; 2+ (río Alberche) (C) C. Alonso; 3+ (río Alberche) (C) C. Alonso; 4+ (río Pelayo, Tiétar) (C) P. Vizcaíno; 5+ (río Castriel) (C) J. Gortázar.

En el proceso de “esguinado”, como se conoce los cambios fisiológicos que sufren las truchas anádromas, y al liberarse guanina en la epidermis, las escamas de los alevines van perdiendo el aspecto pardo para adquirir una librea plateada que los hace más aptos para su vida en el mar. En este estado mantienen las manchas negras pero muy atenuadas. Al retornar los reos, y cuando llevan 4 a 6 semanas en agua dulce, van perdiendo el color plateado para recuperar los tonos pardos, diferenciándose de las truchas residentes por la falta de colores definidos y una librea bronceína con tenues halos en lugar de ocelos rodeando las manchas. Al mismo tiempo en los machos se desarrolla la mandíbula inferior llegando a curvar hacia arriba y hacia atrás con más intensidad en los individuos más viejos, aunque nunca de forma tan llamativa como en los machos de salmón atlántico (Ade, 1989).

Se ha detectado una tasa media de hibridación natural con salmón en ríos cantábricos del 2-3% (García de Leaniz y Verspoor, 1989). En todos los casos de hibridación analizados en España, los híbridos eran crías de hembras colonizadoras y machos residentes (Horrero et al., 2011)¹.

Tamaño y peso

En la Península Ibérica las truchas sedentarias raramente superan los 50 cm de longitud y los 2 kg de peso, aunque en otros puntos de su distribución actual puede llegar a alcanzar 90 cm de longitud y 18 kg de peso. Los reos tienen una forma similar a la de las sedentarias, si bien el mayor crecimiento que experimentan al mar (Berg y Jonsson, 1990) hace que un reo sea significativamente mayor que las truchas sedentarias de su misma cohorte.

En una muestra de los ríos Ucero y Avión-Milanos (cuenca del Duero, Soria) (n= 450), la talla máxima alcanzada es 40 cm y el peso 950 g (Lobón-Cerviá et al., 1986).

Variación geográfica

Hay gran variación de coloración entre las poblaciones ibéricas. Generalmente las poblaciones cantábricas son más oscuras. La talla difiere entre poblaciones de ríos de las cuencas del Tajo y Duero (Nicola y Almodóvar, 2002).

Hay cinco linajes mitocondriales cuyo origen tuvo lugar durante las glaciaciones del Pleistoceno. Uno de ellos se ha denominado Atlántico, que engloba todas las poblaciones de esta cuenca incluyendo además las poblaciones del Atlas (Marruecos). Otro se denomina Danubio, que incluye las poblaciones de las cuencas de los mares Negro, Caspio, Aral y golfo Pérsico. En la cuenca del Mediterráneo hay tres linajes, uno asociado con la cuenca del Adriático, que se denomina marmoratus; otro, denominado Mediterráneo, asociado predominantemente con poblaciones de ríos que vierten en las regiones occidentales de la cuenca. Un tercero, denominado Adriático, asociado sobre todo con poblaciones orientales de la cuenca del Mediterráneo (Bernatchez, 2001).

Las truchas de las cuencas del Tajo, Duero y cuencas cantábricas comparten un haplotipo, indicando una relación histórica entre las cuencas atlánticas. Las poblaciones mediterráneas comparten un haplotipo excepto la cuenca del Segura, que comparte un haplotipo mediterráneo y otro meridional, este último presente en el sur peninsular (Machordon et al., 2000).

En el noroeste ibérico se ha observado estructuración de poblaciones, definiéndose varios grupos geográficos: río Duero, río Tajo, río Sil y ríos cantábricos incluyendo las poblaciones anádromas (Sanz et al., 2000). Hay variación genética significativa entre poblaciones de varios ríos cantábricos (Ulla, Tambre, Mandeo, Eume, Landro, Masma) y aislamiento por distancia, con flujo genético restringido entre ríos vecinos (Campos et al., 2007).

El haplotipo del Duero se encuentra en las partes superiores del río Duero y del Miño. En las partes inferiores del río Duero y del Miño se encuentran haplotipos atlánticos de distribución más amplia (Martínez et al., 2007; Bouza et al., 2008). Ambos linajes entran en contacto en el curso medio del Duero (Martínez et al., 2007) y del Miño (Vilas et al., 2010). En el río Duero hay poblaciones intermedias en los ríos Caracena, Cega, Riaza, Tormes, Esla, Orbigo y Negro. Hay haplotipo del Duero en el Pisuerga y atlántico en el Agueda. Las truchas del curso inferior tienen la cabeza y la mandíbula más largas y la cabeza más alta y son más robustas (Hermida et al., 2009).

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 4-04-2012

Hábitat

La trucha habita principalmente tramos de aguas limpias, frescas y bien oxigenadas, por lo que en la Península Ibérica se encuentra sobre todo en las cabeceras de los ríos; si bien en el hábitat adecuado para la trucha puede llegar en el Cantábrico hasta el nivel del mar. El uso y las preferencias del hábitat experimentan cambios ontogénicos, lo que hace que las poblaciones se estructuren en edades siguiendo el curso de los ríos. Los alevines eclosionan en la grava de los frezaderos situados en aguas corrientes y oxigenadas de los cursos altos de los ríos, y permanecen alimentándose del saco vitelino hasta que absorben el 75% de su volumen, momento en el cual emergen de la grava y empiezan a ingerir alimento exterior en la columna de agua en las cercanías del frezadero. En este estadio los alevines son muy territoriales (Kalleberg, 1958; Héland, 1999; Lahti *et al.*, 2001) y defienden un área de alimentación individual en zonas poco profundas (<30 cm) y en las proximidades de las orillas con corriente moderada (0,2-0,5 m³·s⁻¹) (Roussel y Bardonnnet, 1999). Los ejemplares que no son capaces de defender su territorio se dejan arrastrar por la corriente hacia tramos aguas abajo y en su mayoría mueren (Elliott, 1994). El uso del hábitat cambia conforme los ejemplares van creciendo y aumentando de tamaño.

En las poblaciones sedentarias las truchas pueden permanecer cerca de su tramo de nacimiento o moverse cambiando con cierta frecuencia el lugar de alimentación. Los años

buscan refugios en los cursos altos de los ríos, proporcionados por el medio intersticial de bolos y bloques. Las truchas adultas de estas poblaciones suelen habitar tramos más remansados en los que utilizan como refugio las raíces y vegetación sumergida en las orillas de tablas y grandes pozas (Heggenes, 2002). Se ha observado una utilización de las zonas de alimentación estructurada por individuos con diferente estatus de alimentación; de esta forma los ejemplares dominantes se alimentan en el crepúsculo y los otros peces lo hacen en otros momentos del día (Alanara *et al.*, 2001).

Hay segregación espacial de clases de edad según la profundidad, encontrándose los individuos de mayor talla a mayor profundidad. Se ha observado en el río Eska (Navarra) a individuos 0+ en zonas con una profundidad de 20-35 cm y una velocidad de 0,5-0,8 m s⁻¹ (Ayllón *et al.*, 2009). Las truchas prefieren aguas más profundas y lentas según aumentan su tamaño. El óptimo de sitios para juveniles y adultos aumenta con la presencia de pozas y con la profundidad máxima de éstas Ayllón *et al.*, 2010b)¹.

Las preferencias de microhábitat de los individuos de edad 0+ no varían entre ríos con poca o mucha corriente, sin embargo en individuos 1+ y en adultos (>1+) las preferencias cambian por efecto de la interacción entre profundidad y velocidad de la corriente afecta, siendo controlado este efecto por la disponibilidad de cobertura (Ayllón *et al.*, 2009).

Cuando hay lagos o embalses accesibles muchas truchas se mueven a ellos en los primeros estadios de desarrollo, aunque muchas otras permanecen como residentes en los tramos adyacentes a su lugar de nacimiento (Jonsson, 1985; Gortázar *et al.*, 2007).

Las truchas anádromas pueden elegir esta estrategia durante el segundo o el tercer año de vida moviéndose al estuario e incluso a áreas costeras cercanas a la desembocadura (<100 km), donde utilizan aguas someras (Lyse *et al.*, 1998; Knutsen *et al.*, 2001), permaneciendo en ellas sólo durante un verano o durante dos o más años (Jensen, 1968; Went, 1962; Jonsson y Jonsson, 2002).

En ríos la trucha común muestra preferencia por sustratos de cantos y bolos, aunque también utilizan fondos de grava, arena y limo. El uso de pozas se incrementa durante la noche. (Heggenes *et al.*, 1999), en las que los juveniles de trucha cambian de predominantemente diurnos a patrones de actividad nocturna a la llegada del invierno (Bremset, 2000). Durante el invierno utiliza aguas más lentas que en verano (Heggenes y Dokk, 2001), aunque en la Península Ibérica, donde la temperatura es relativamente alta durante todo el año, estas diferencias se atenúan (Rincón y Lobón-Cerviá, 1993). Sin embargo, el uso del hábitat está fuertemente influido por la disponibilidad del mismo (Eiso y Greenberg, 2001; Greenberg *et al.*, 2001; Heggenes *et al.*, 2002). Los cambios estacionales en el uso de microhábitats están relacionados con cambios en la disponibilidad de hábitat. A mayor volumen y velocidad de la corriente las truchas seleccionan zonas de mayor profundidad (Rincón y Lobón-Cerviá, 1993).

En ambientes lacustres se alimentan en profundidades próximas a la superficie (Haraldstad y Jonsson, 1983; Jonsson y Gravem, 1985; Schei y Jonsson, 1989; Langeland *et al.*, 1991).

Abundancia

La densidad media observada en España para las poblaciones de esta especie es de 0,14 individuos·m⁻², variando entre 0,24 ind·m⁻² en Galicia y 0,09 ind·m⁻² en el Sistema Ibérico y el Sureste de la península, respectivamente (Alonso, C., Gortázar, J., García de Jalón, D., datos no publicados). En el río Jarama (Madrid), se han estimado abundancias que varían entre 211 y 960 individuos ha⁻¹ (Lobón-Cerviá y Penczak, 1984). En los ríos Ucero y Aviión-Milanos (cuenca del Duero, Soria), la densidad varió entre 18 y 3.903 individuos ha⁻¹ (Lobón-Cerviá *et al.*, 1986). En ríos pirenaicos se han estimado abundancias de truchas que varían entre 0,355 y 0,898 individuos/m² (García de Jalón *et al.*, 1986).

La densidad poblacional es un parámetro que está muy afectado por la heterogeneidad espacial, la calidad y cantidad de alimento y el comportamiento territorial de la especie (Elliott, 1994). Sin embargo, se puede estimar la densidad máxima de una población debida a las limitaciones que ofrece el hábitat en espacio y alimento. En el primer caso el mecanismo de actuación sobre la población es el tamaño del territorio que defienden los alevines (S, m²), siendo éste función de la longitud furcal (LF, cm) según la expresión $\log_{10}S = 2,61 \log_{10}LF -$

2,83 ajustada para varias especies de salmónidos por Grant y Kramer (1990). De esta expresión se puede deducir la densidad máxima de alevines limitada por el espacio (D_E , ind. m^{-2}) en función de su longitud total (LT, cm) según la expresión $D_E = 587 \cdot LT^{-2,57}$ (Marschall y Crowder, 1995). La densidad puede estar asimismo limitada por la disponibilidad de alimento, siendo la tasa de consumo el mecanismo de actuación sobre la población en este caso y es función asimismo de la talla corporal (Elliott, 1975). Marschall y Crowder (1995) estimaron la densidad máxima de alevines en una población limitada por el alimento (D_A , ind. m^{-2}) en función de la longitud total de los individuos, expresándola como $D_A = 506 \cdot LT^{-2,33}$.

En la Península Ibérica, la densidad y la biomasa son negativamente dependientes de la anchura y del porcentaje de cantos rodados en el mesohábitat, según un análisis realizado en ríos de la Comunidad Valenciana (Alcalá-Hernández et al., 2007). Según otro estudio se ha observado que la densidad máxima de truchas por unidad de longitud de cauce (DL, ind./m) en un río es proporcional a la anchura media del tramo (A, m) según la ecuación $DL = A \cdot (-0,62 \cdot \ln A + 2,12)$ (Alonso, C., Gortázar, J., García de Jalón, D., datos no publicados).

La densidad de los alevines limita, para una tasa de mortalidad dada, la densidad del resto de la cohorte. La tasa instantánea de mortalidad viene determinada por la capacidad del hábitat para mantener los individuos de una cohorte en edades sucesivas. La supervivencia de las larvas está condicionada por el tamaño y la composición del saco vitelino (Vandeputte et al., 2002).

La producción, entendida como la biomasa producida por una población por unidad de tiempo, es un parámetro que sintetiza la densidad, crecimiento de los individuos y tasa de mortalidad de las cohortes. En una revisión de las producciones observadas de trucha común en distintas poblaciones de toda su área de distribución actual, Klemetsen *et al.* (2003) citan un rango de variación entre 0,14 y 54,70 $g \cdot m^{-2} \cdot año^{-1}$ (Elliott, 1994), siendo la tasa de crecimiento la principal causa de las diferencias observadas. Los rangos de variación interanual de la producción para una sola población son de 8,86 y 33,9 $g \cdot m^{-2} \cdot año^{-1}$ para reos en un río del norte de Inglaterra entre 1967 y 1990 (Elliot, 1985 1993, 1994); entre 12,2 y 36,0 $g \cdot m^{-2} \cdot año^{-1}$ en un río de Norte América (Brynildson y Brynildson, 1984); y entre 14,1 y 33,1 $g \cdot m^{-2} \cdot año^{-1}$ en un río danés (Mortensen, 1978, 1985).

En la península ibérica se han registrado producciones de trucha de 46,1 $g \cdot m^{-2} \cdot año^{-1}$ en un tramo del río Uvero (Sistema Ibérico) cercano a su nacimiento, variando entre dicho valor y 1,3 $g \cdot m^{-2} \cdot año^{-1}$ en tramos aguas abajo (Lobón-Cerviá *et al.*, 1986). En Pirineos, en el río Gállego, García de Jalón *et al.* (1986) encontraron mayores producciones en rápidos (26,8 $g \cdot m^{-2} \cdot año^{-1}$) que en remansos (18,2 $g \cdot m^{-2} \cdot año^{-1}$) e inferiores en el río Escarra (5,61 $g \cdot m^{-2} \cdot año^{-1}$). En la Cordillera Cantábrica, en el río Chabatchos se han registrado producciones máximas de 42 $g \cdot m^{-2} \cdot año^{-1}$ variando entre dicho valor y 16 $g \cdot m^{-2} \cdot año^{-1}$ en el mismo tramo en el período de 1986 a 1992 (Lobón-Cerviá, 2003). En 16 ríos de las cuencas de los ríos gallegos Arnoia, Ulla, Sor, Lor y Eo, García de Jalón *et al.* (1990) midieron una producción media de 11,4 $g \cdot m^{-2} \cdot año^{-1}$, con un máximo de 45,7 $g \cdot m^{-2} \cdot año^{-1}$ en el río Turía (cuenca del Eo) y un mínimo de 0,9 $g \cdot m^{-2} \cdot año^{-1}$ en un tramo medio del río Ulla. En comunidades pluriespecíficas de tramos altos del río Jarama (Sistema Central) se han registrado producciones anuales que varían entre 0,08 y 0,11 $g \cdot m^{-2} \cdot año^{-1}$ (Lobón-Cerviá y Penczak, 1984). La elevada producción de las poblaciones de trucha que no alcanzan tamaños poblacionales elevados, situación que se da con frecuencia en los ríos de montaña ibéricos, hace que la tasa de renovación anual o producción/biomasa (B , $g \cdot m^{-2}$) (P/B , $año^{-1}$) sea alta y que pocos individuos alcancen edades y tallas muy grandes (García de Jalón y González del Tánago, 1983; García de Jalón, 1992), recayendo en los adultos jóvenes la mayor responsabilidad en el reclutamiento anual (Lobón-Cerviá, 2009). En este sentido, en el alto Tormes se han registrado producciones de 12,8 $g \cdot m^{-2} \cdot año^{-1}$ en tramos con una clase de edad 0+ muy abundante y de 4,3 $g \cdot m^{-2} \cdot año^{-1}$ en tramos con población más envejecida; registrando tasas de renovación anual de 1,2 y 0,6 $año^{-1}$, respectivamente (Alonso y García de Jalón, 2001).

Un estudio de los factores de la variación especial y temporal de la producción anual y de la tasa de renovación (producción/biomasa) en truchas de 12 sitios del río Esva durante 14 años, mostró que había gran variación en la producción anual (1,9-40,3 g/m^2 por año) y en la tasa de renovación (0,76-2,4 por año). El reclutamiento y la densidad media anual fueron los factores denso-dependientes más importantes de la producción. Mientras que la producción de la clase del año fue determinada por el reclutamiento, la producción anual fue determinada por la

densidad anual media. La profundidad es un determinante importante de la variación espacial en la producción, siendo máxima en sitios con profundidad intermedia y menor en sitios con poca y máxima profundidad (Lobón-Cerviá et al., 2011) ¹.

La producción de truchas se correlaciona con las características del sustrato del fondo de los ríos que son indicativas de una mayor productividad del agua. En ríos con sustrato calizo la productividad es mayor que en ríos con sustrato silíceo (Almodóvar et al., 2006).

Estatus de conservación

Categoría Mundial IUCN: Preocupación menor LC (Freyhof y Kottelat, 2010).

Categoría España IUCN: Vulnerable VU 1cde (Doadrio, 2002).

Categoría Portugal IUCN: Trucha sedentaria: Preocupación menor LC; Reo: En peligro crítico CR (A2bce+3ce+4bce) (Varios, 2006).

Doadrio (2002) propone su inclusión en la categoría “Vulnerable” justificándola por la una reducción estimada del 20% de su abundancia en los últimos años debida a la introgresión genética estimada en el 5-10%; la pérdida de hábitat por infraestructuras hidráulicas; los vertidos de aguas residuales; la introducción de depredadores alóctonos como el lucio (*Esox lucius*) y el exceso de pesca.

En la legislación nacional la especie es objeto de pesca según el Decreto 1095/89 y se permite su comercialización en el Real Decreto 1118/89. La Ley 42/2007 Ley del Patrimonio Natural y la Biodiversidad no incluyen a la trucha común en ninguno de sus anexos.

Factores de amenaza

Doadrio (2002) cita como factores de amenaza sobre la especie a:

-La introgresión genética procedente de ejemplares de repoblación (Blanco et al., 1998; Cagigas et al., 1999; García-Marín et al., 1999; Machordom et al., 1999; Almodóvar et al., 2001). Las truchas procedentes de piscifactoría tienen escasa viabilidad en ríos; en una muestra de ríos del noroeste ibérico solamente 4 de 197 individuos procedían de reproducción en cautividad y la introgresión genética era baja mientras que en embalses se detectó mayor introgresión (Martínez et al., 1993).

Se ha observado mayor persistencia de truchas nativas que de piscifactoría en zonas sometidas a pesca, lo que sugiere que la suelta de peces procedentes de piscifactoría es un método poco efectivo para la viabilidad de poblaciones (García-Marín et al., 1998).

-La suelta de ejemplares de piscifactoría puede incrementar las tasas de hibridación con salmones (Castillo et al., 2008).

-La pesca deportiva (Almodóvar y Nicola, 1998). La pesca tiene efectos sobre la estructura de poblaciones, según se ha observado en ríos de Asturias, disminuyendo la diversidad de edades, la esperanza de vida y la proporción de individuos por encima del límite legal de talla mínima (Braña et al., 1992).

-La introducción de especies de peces ictiófagos como el lucio (*Esox lucius*).

-La alteración del hábitat fluvial por obras hidráulicas. La modificación del régimen hidrológico producida por la explotación de embalses de regadío y de generación hidroeléctrica reduce la disponibilidad de hábitat de condiciones físicas idóneas para la especie (García de Jalón et al., 1988a, 1988b, 1996; Almodóvar y Nicola, 1999) y afecta a la dinámica de las poblaciones de esta especie al alterar las condiciones hidráulicas de los frezaderos durante el período de incubación de los huevos y desarrollo de las larvas (Liebig et al., 1999; Alonso et al., 2008). La regulación del régimen de caudales transforma el régimen de avenidas y estiajes atenuando la ventaja competitiva de las especies reófilas en favor de especies generalistas mejor adaptadas a tramos o ríos de aguas lentas (García de Jalón et al., 1992). Después de la regulación, en el río Hoz Seca (cuena del Tajo), la densidad y biomasa disminuyeron río abajo el 50% y el 43% respectivamente. También se produjeron cambios en la estructura de edades por la disminución de juveniles (Almodóvar y Nicola, 1999).

-La actividad minera en los cauces (graveras y canteras).

-La contaminación química por vertidos. Se han encontrado insecticidas organoclorados en truchas de ríos leoneses (Terán y Sierra, 1987), fluoruros en el río Duratón (Camargo, 1991) y metales pesados en los ríos Urola (Legorburu et al., 1988), Piles y Pigueña (Linde et al., 1996, 1999).

Medidas de conservación

La designación de refugios genéticos, como la realizada en el río Ter (Pirineos orientales), en la que no se ha permitido la suelta de truchas de piscifactoría desde 1997, ha permitido la protección de poblaciones de truchas nativas libres de contaminación genética (Araguas et al., 2008).

Para preservar la diversidad genética de truchas en espacios protegidos se debería considerar cada cuenca como una unidad de manejo. Se ha detectado mediante el uso de marcadores genéticos la presencia en espacios naturales protegidos de truchas procedentes de piscifactorías que fueron introducidos en tramos no protegidos de los ríos (Hórreo y García-Vázquez, 2011)¹.

Tramos degradados del río Tajuña fueron restaurados teniendo en cuenta los requerimientos de hábitat de la trucha, disminuyendo el atrincheramiento del canal, incrementando la sinuosidad del río y recuperando la vegetación riparia (Gortázar et al., 2011)¹.

La introducción de troncos en ríos de 3-13 m de anchura en el parque natural Aiako Harria (País Vasco) simulando la caída de árboles muertos bajo condiciones naturales, aumentó la biomasa de truchas, especialmente durante la freza. También se detectó una tendencia hacia más truchas de edad 2+ o mayores (Antón et al., 2011)¹.

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 4-04-2012

Distribución geográfica

El área de distribución de la especie se extiende por Europa, oeste de Asia, noreste del Atlántico, mar Báltico, mar del Norte, mar Mediterráneo, mar Negro y mar Caspio. Especie introducida en numerosos sitios de todo el mundo a partir de 1863 (Eschmeyer, 2010).

En la Península Ibérica ocupa las cabeceras de los ríos de las cuencas cantábricas, de Galicia, Duero, Tajo, Guadalquivir, mediterráneas andaluzas, Segura, Júcar, Ebro y litorales catalanas. Falta en la cuenca del Guadiana y en algunos ríos del litoral levantino y el sur de la península (Figura 1) (Doadrio, 2002).

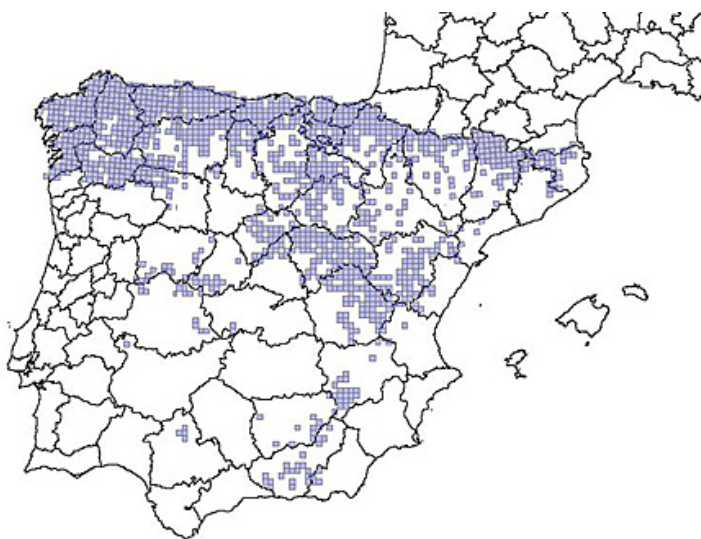


Figura 1. Distribución de la trucha común en la Península Ibérica. Según Doadrio (2002).

La distribución actual está fuertemente condicionada por las repoblaciones llevadas a cabo a lo largo del siglo XX en toda la península. De esta forma existen poblaciones actuales que son íntegramente procedentes de repoblación, como la que habita la Ribera del Huelva en Huelva y Sevilla.

Los reos se encuentran en la vertiente cantábrica y Galicia, alcanzando su límite sur en el río Lima (Portugal) (Antunes et al., 2006).

Ecología trófica

Consumidor oportunista (Klemetsen et al., 2003), de dieta carnívora e ictiófaga según la clasificación de Hyatt (1979) y experimentando cambios ontogénicos de dieta entre invertebrados y peces, a partir de los 150 mm empieza a consumir peces – variando los datos en España entre los 120 mm (Sánchez, 2009) y los 200 mm (Suárez et al., 1988)-, y son predominantemente ictiófagos a partir de los 310 mm - los que crecen más rápido se hacen ictiófagos antes (mismo proceso que hace que los que crecen más rápido se hagan anádromos (Cucherousset et al., 2005) – en lago Femund los ictiófagos más jóvenes (4 años y 175 mm) y los entomófagos más viejos (9 años y 360 mm) (Jonsson et al., 1999); o ictiófago facultativo (L'Abée-Lund et al., 1992).

Según su espectro alimentario es eurifágica (amplio espectro y con muchas variaciones) (Nikolsky, 1963). Manifiesta un carácter generalista-oportunista (Sostoa y Lobón-Cerviá, 1989) variando la dieta (Bridcut y Giller, 1995) para adaptarse a la disponibilidad estacional (Oscoz et al., 2000), entre ríos (García de Jalón y Barceló, 1987) y entre microhábitats de un mismo río (Greenberg y Dahl, 1998; Nislow et al., 1998) aprovechando todos los recursos disponibles.

El tamaño de las presas con las que se alimenta aumenta con el tamaño del individuo: tanto en su etapa de bentívoro -de larvas de insectos y quironómidos a larvas de especies de Ephemeroptera, Plecoptera, Simuliidae y Trichoptera (Jonsson y Gravem, 1985; Haraldstad et al., 1987; Neveu, 1999; Rincón y Lobón-Cerviá, 1999; Steingrimsson y Gislason, 2002), como en su etapa de ictiófago (L'Abée-Lund et al., 1992; Næsje et al., 1998).

La intensidad de alimentación se incrementa con el régimen de temperaturas en primavera y verano – aunque llegado a una temperatura determinada (~18°C) la entrada de energía se desploma rápidamente (Elliott, 1994), observándose un máximo de actividad en primavera coincidente con el mínimo contenido de grasa del pez (Jonsson y Jonsson, 1997, 1998; Berg et al., 2000), siendo menores las diferencias en las poblaciones del sur de Europa (Rincón y Lobón-Cerviá, 1993).

La selección de las presas las hace mediante la síntesis de su precisión visual con los factores morfométricos, de contraste de colores (Healey, 1984) y fisiológicos de la presa que determinan su vulnerabilidad y accesibilidad para los salmónidos (Wankowski, 1979); por ello en ríos suelen seleccionar ninfas y larvas de grandes animales del bentos y larvas y adultos de animales terrestres arrastrados por la deriva (Gårnas y Hvisten, 1985; Suárez et al., 1988).

Individualmente exhibe especialización alimentaria al menos durante períodos de tiempo en los que se alimenta fundamentalmente de un tipo de recuso concreto como larvas de quironómidos o zooplankton (Grey, 2001), mostrando un pauta de “*predator switching*” que, basado en una limitación perceptiva del depredador, se concentra en capturar las presas significativamente más abundantes (Rincón y Lobón-Cerviá, 1999).

Depredador visual (Klemetsen et al., 2003), sólo come en la capa fótica en lagos (Langeland et al., 1991) (zoobentos en aguas poco profundas, aunque incrementan su actividad pelágica al hacerse más viejos y mayores); exclusivamente zooplanktívoro en algunos casos (Klemetsen, 1967; Schei y Jonsson, 1989), y generalmente toman tamaños de partículas más pequeñas que en ríos (Keeley y Grant, 2001).

Los reos durante su permanencia en el mar se alimentan de crustáceos marinos, poliquetos (más en primavera), peces (más en otoño) e insectos de superficie (Pemberton, 1976; Fahy, 1983; Grønvik y Klemetsen, 1987; Lyse et al., 1998; Knutsen et al., 2001) en aguas poco profundas y salobres. En el mar se hace antes ictiófago que en el río ((Keeley y Grant, 2001),

depredando entonces sobre aguaciosos (*Ammodytes tobianus* L.) fundamentalmente, junto con clupeidos como el arenque (*Clupea harengus* L.) o el espadín (*Sprattus sprattus* (L.)) (Crisp, 2000).

En reos cantábricos, las presas básicas son los insectos acuáticos y en particular los efemerópteros. Peces, gasterópodos y crustáceos (Gammaridae) aparecen como presas secundarias con frecuencias de consumo bajas (Toledo et al., 1993).

En términos generales y subrayando la variabilidad expuesta, se pueden extraer algunas proporciones generales en la composición de la dieta de la trucha tal como expone Sánchez (2009) en su detallada revisión de este aspecto. En un esquema simplificado los quironómidos dominan en la dieta, variando su proporción en peso entre el 7% (Berrios *et al.*, 2002) y el 27% (Pedley y Jones, 1978); siendo detectada selectividad positiva hacia géneros de esta familia que realizan migraciones en la columna de agua (Brown *et al.*, 1976). En la mayoría de los estudios revisados por Sánchez (2009) los efemerópteros, otros dípteros, tricópteros y, en menor medida, los plecópteros son los siguientes grupos codominantes en la dieta. Los gammáridos son, cuando están presentes en la comunidad, uno de los grupos más abundantes en la dieta llegando a suponer más del 80% en abundancia en truchas de más de dos años en el río Larraun (Navarra) (Oscoz *et al.*, 2000). La abundancia de presas aéreas en la alimentación llegan a suponer más del 50% (Hunt, 1975; Kawaguchi y Nagano, 2001), llegando al 90% si además incluyen adultos voladores de macroinvertebrados bentónicos (Nelly-Quin y Bracken, 1990; Sánchez *et al.*, 2007).

Respecto de este esquema general se observan variaciones en truchas de las diferentes regiones de la península ibérica (Álvarez Pellitero, 1981; Domínguez Carrillo y Purroy Iraizoz, 1983; López Álvarez, 1984; García de Jalón y Serrano, 1985; Montañés y Lobón-Cerviá, 1986; García de Jalón y Barceló, 1987; Suarez *et al.*, 1988; García de Jalón *et al.*, 1990; Santamarina, 1993; Rincón y Lobón-Cerviá, 1999; Oscós *et al.*, 2000, 2005, 2008; Montori *et al.*, 2006; Teixeira y Cortes, 2006; Sánchez, 2009). En una revisión de los trabajos de alimentación de la especie en la cuenca del Duero, García de Jalón y Serrano (1985) refieren el estudio de Álvarez Pellitero (1981) en el que no observa variaciones cualitativas a lo largo del año en la dieta de la trucha en los ríos de León, detectando una variación en el porcentaje de relleno del estómago entre un mínimo en noviembre-enero y un máximo en junio. Esta misma autora encuentra preferencia por larvas y ninfas de fondo (tricópteros, dípteros efemerópteros y plecópteros en orden de importancia), siendo entre junio y agosto el período en que se encuentra la mayor abundancia de insectos de superficie en los estómagos de las truchas. Domínguez Carrillo y Purroy Iraizoz (1983) confirman los resultados de Álvarez Pellitero (1981) en truchas de León. López Álvarez (1984) compara el contenido de estómagos con la composición de la comunidad de macroinvertebrados a nivel de especie en los ríos Pisuerga, Arlanzón, Carrión, Esla, Porma, Cea, Bernesga y Órbigo detectando una alta selectividad que se hace máxima en otoño y mínima en primavera-verano. Este autor clasifica los invertebrados detectados en los estómagos en tres grupos: (a) los que se mantienen en la misma proporción (efemerópteros, tricópteros y plecópteros); (b) los que varían su proporción en los estómagos pero están siempre presentes en ellos (dípteros, coleópteros y moluscos); y (c) los que considera accidentales (tipúlidos, tabánidos, heterópteros y odonatos).

Para la cuenca del río Tajo, y en el Sorbe, se ha observado una proporción de tricópteros del 55% seguida por un 31% de dípteros y un 6,3% de efemerópteros, detectando una selección positiva de especies de los géneros *Rhyacophila*, *Micrasema*, *Allogamus* y Simulidae, al tiempo que una selección negativa de oligoquetos y leptoflébidos (Gallego, B., Mayo, M., García de Jalón, D., datos no publicados).

En dos ríos pirenaicos, el Ara y el Cinca, se ha observado en invierno una selección positiva de *Rhyacophila* spp., Perlidae, *Orectochillus* sp. y *Caenis* sp., además de detectar ciertas presas que son seleccionadas mejor por la trucha cuando forman parte de la deriva que del bentos, como: *Baetis* sp., Hegptageniidae e *Hydropsyche* sp. También se observa una selección negativa de Hydracarina, *Torleya major*, Elmidae, Tanytarsini y Orthocladiinae, rehusando también Psycomyidae cuando forman parte de la deriva y seleccionando este taxón cuando forma parte del bentos (García de Jalón y Barceló, 1987). Oscoz *et al.* (2000) también observan durante el invierno en el río Larraun (Navarra) que las truchas adultas rehusan coleópteros, dípteros y oligoquetos, al tiempo que una selección positivamente gammáridos y moluscos. En un trabajo posterior y en tramos altos del río Erro (Navarra), Oscoz *et al.* (2005) detectaron

que los alevines seleccionan negativamente en la deriva quironómidos, élmidos, y en el bentos élmidos, heptagénidos y leúctridos, seleccionando positivamente riacofílidos del bentos.

En ríos del prepirineo en la cuenca del río Segre, tres tipos de presas dominan (~90%) la dieta de las truchas adultas: ninfas de plecópteros y efemerópteros y larvas de dípteros; siendo la talla del pez el factor que mejor explica la variabilidad intraespecífica de la composición de la dieta en otoño (Montori *et al.*, 2006).

En la cordillera Cantábrica, el patrón general de la composición de la dieta está conformado por los taxones más abundantes en la deriva (*Baetis* sp., quironómidos y simúlidos); y por las mayores ninfas del bentos (*Hydropsyche* sp. y *Rhyacophila* sp.) en los ríos de Asturias (Suárez *et al.*, 1988).

En el río Arnoia, García de Jalón *et al.* (1990) observan selectividad positiva hacia Chironomidae, rehusando Heptageniidae; en el Liñares selecciona Simuliidae y Chironomidae; en el Lor seleccionan *Baetis* sp. *Ancylus fluviatilis*, Simuliidae y Chironomidae, rehusando *Hydropsyche* sp., Goeridae, Hepatogeniidae y Leuctridae; en el Eo seleccionan negativamente Heptageniidae, mostrando preferencia por *Baetis* sp., *Brachycentrus subnubilis* y Simuliidae.

En el noreste de Portugal, los alevines de trucha común silvestre se alimentan predominantemente de las presas más disponibles, como larvas de quironómidos y ninfas de bétidos, incrementándose su depredación sobre organismos de origen terrestre al aumentar de tamaño. En contraste los añales de trucha común procedentes de repoblación muestran una preferencia casi exclusiva por adultos de insectos terrestres y subimagos emergentes (Teixeira y Cortes, 2006).

Las truchas recién nacidas consumen sobre todo larvas de quironómidos y ninfas de Baetidae (Ephemeroptera). Hacen selección positiva de Polycentropodidae y Simuliidae y negativa de Elmidae y Leuctricidae. Con la absorción de la yema la dieta cambia incluyendo estadios adultos aéreos (Sánchez-Hernández *et al.*, 2011)¹.

La importancia relativa del alimento de origen terrestre o de superficie que capturan en la deriva es mayor en algunas poblaciones (Elliott, 1967, 1970) que en otras, en las que el alimento procedente del bentos domina la dieta de la trucha (Neveu, 1980; García de Jalón y Barceló, 1987, Rincón y Lobón-Cerviá, 1999), circunstancia que refleja la plasticidad trófica de una especie con una distribución geográfica tan amplia.

Se ha estimado experimentalmente en un 6% de su peso húmedo la ración diaria de una trucha (Neveu, 1980). Sin embargo se observa en muchos ríos productivos (>10 g·m⁻²·año⁻¹) que la producción de bentos no permite elaborar un presupuesto energético equilibrado con la producción observada de truchas. La paradoja de Allen (Allen, 1951), como se conoce este efecto (Hynes, 1970), fue originalmente explicada como una subestimación de la producción del bentos (Waters, 1988). Sin embargo, estudios posteriores concluyen que constituye una evidencia de que el canibalismo, la ingesta de invertebrados terrestres y la meiofauna son componentes muy importantes en la dieta; además implica que el coeficiente ecotrófico es muy elevado consumiendo no menos que el 80% de la producción de invertebrados, reduciendo significativamente el superávit de la comunidad de bentos, y ejerciendo un control del ecosistema de arriba abajo, limitando la actividad de los fitófagos sobre la producción de perifiton (Huryn, 1996). En efecto parece existir un incremento en la importancia de alimentos de origen terrestre con la edad del pez (Suárez *et al.*, 1988; Montori *et al.*, 2006). Si bien no parece que la selección de presas esté guiada por criterios de optimización de energía, sino por un patrón de explotación del recurso más abundante, manifestada sobre todo al explotar los alimentos de la deriva (Rincón y Lobón-Cerviá, 1999). En este sentido Sánchez (2009) concluye que el principal factor que garantiza índices de condición elevados son dietas abundantes en número de presas y con un claro predominio de presas terrestres. Las circunstancias en las que el pez puede manifestar la selección de presas parecen darse en los tramos fluviales en los que la comunidad de invertebrados se encuentra bien conservada, en este sentido García de Jalón y Barceló (1987) encontraron selectividad en el Ara, con régimen hidrológico íntegro pero no en el Cinca, cuyo régimen hidrológico se encuentra regulado.

El método de lavado de estómagos es una herramienta efectiva para el análisis de la dieta de la trucha (Sánchez-Hernández *et al.*, 2010)¹.

Biología de la reproducción

La trucha común freza en fondos de gravas y cantos, generalmente en aguas corrientes, no obstante en ocasiones se han observado frezas en lagos (Klemetsen, 1967; Scott y Irvine, 2000; Sneider, 2000; Brabrand *et al.*, 2002). La especie se reproduce en otoño o invierno; tanto más pronto en el año cuanto mayor sea la latitud y altitud debido a las bajas temperaturas del agua y los periodos de incubación más largos (Klemetsen *et al.* 2003; Gortázar *et al.*, 2007). En su área de distribución natural la fecha media de freza tiene lugar entre principios de octubre, en Finlandia (Keränen *et al.*, 1974) o Noruega (Rustadbakken *et al.*, 2004; Olsen y Vøllestad, 2003; Jonsson y Jonsson, 1999), y febrero en poblaciones meridionales como Asturias (García y Braña, 1988) y Granada (Gortázar *et al.*, 2007). En el río Castril (Granada) se ha observado un período de reproducción muy extenso (4 meses), registrándose la construcción del último frezadero a principios de abril (Gortázar *et al.*, 2007). Estos autores sugieren que este extenso período reproductivo constituye una ventaja en un régimen hidrológico altamente impredecible como el del río de su estudio.

La freza tiene lugar en el río Dulce (Guadalajara) entre mediados de noviembre y finales de diciembre, con preferencia por sustratos con partículas de 10 – 30 mm de diámetro, una media de 20 cm de profundidad (rango= 4-72 cm) y velocidad media de la lámina de unos 28 cm s⁻¹ (Mayo Rustarazo *et al.*, 1995).

Las hembras de trucha común excavan sus nidos en el sustrato del lecho (Haury *et al.*, 1999), y las grandes a menudo frezan en gravas más gruesas y entierran sus huevos más profundamente que las pequeñas (Fleming, 1996). Una hembra es a menudo cortejada por varios machos competidores, pero un macho grande fertilizará la mayoría de los huevos (Jones y Ball, 1954; Lurgiander *et al.*, 2001). Los machos subordinados, de menor tamaño, pueden contribuir a la fertilización de los huevos de las hembras frezando con un macho grande dominante (García-Vazquez *et al.*, 2001).

Al cabo de unos minutos después de frezar, la hembra cubre los huevos fertilizados con cantos y gravas. Las hembras ponen sólo una parte de sus huevos en cada vez. La segunda parte de los huevos puede ser puesta en un nuevo nido justo delante del primero, o puede ser frezado en un lugar adecuado en otra parte del río.

Una serie de nidos puestos por una hembra se denomina un frezadero. Una hembra puede estar reproductivamente activa durante varios días. No defiende su frezadero después de acabado el período de freza. Por lo general, abandona el área tan pronto como la freza ha terminado, mientras que los machos permanecen más tiempo y si es posible, frezan con más hembras.

Los machos reproductores se quedan a menudo en las zonas de freza durante bastante tiempo después de que todas las hembras hayan desaparecido del área.

Los huevos se incuban mientras están enterrados en la grava entre uno y varios meses, y eclosionan en la primavera siguiente. A partir de entonces, las larvas o eleuteroembriones, se alimentan durante unas semanas del saco vitelino. La duración de los períodos de incubación y alimentación larvaria endógena depende de la temperatura, y son tanto mayores cuanto menor es la temperatura (Crisp, 1988; Elliott y Hurley, 1998a). La temperatura del agua es mayor en el sedimento del fondo que en la columna de agua, por lo tanto la eclosión puede tener lugar antes de lo esperado por la temperatura del agua (Acornley, 1999). Los huevos pueden también eclosionar antes como consecuencia de perturbaciones ambientales o estrés (Næsje y Jonsson, 1988) (Klemetsen *et al.*, 2003).

La trucha común exhibe un amplio rango de estrategias de ciclo vital, expresadas por medio de, por ejemplo, diferentes edades de maduración y patrones migratorios (Milner *et al.*, 2003). Los machos de trucha alcanzan el éxito reproductivo en agua dulce después de pocos años de crecimiento (Baglinière *et al.*, 2001), mientras que algunos de ellos eligen la estrategia de maduración sexual precoz (detallado en Bohlin *et al.*, 1990; Dellefors y Faremo, 1988). Las hembras, cuya aptitud depende fuertemente de su tamaño (Jonsson y Jonsson, 1993), se reproducen a edades mayores que los machos (Baglinière y Maise, 2002). Como tienen mayores requerimientos energéticos para madurar (Euzenat *et al.*, 1999), la selección tiende a

favorecer a las hembras de crecimiento rápido (Jonsson y Jonsson, 1993), que necesitarán emigrar a hábitats más productivos. Tales resultados confirman las observaciones previas de que los machos a menudo predominan entre los peces de agua dulce y las hembras entre los peces anádromos (Jonsson y Jonsson, 1993) (Ver también Movimientos). Los machos precoces, que se reproducen a la edad de 1 año, pasan su vida entera en el arroyo de alevinaje, algunos de ellos con un breve paso por el río principal. Estos exhiben una alta tasa de crecimiento juvenil, y la tasa de maduración está positivamente correlacionada con el crecimiento del primer año (Baglinière y Maisse, 2002). Participan en la reproducción como individuos satélites debido a que son incapaces de defender un territorio reproductivo pero podrán fertilizar algunos de los huevos de las hembras que están frezando fundamentalmente con machos más grandes (Gross, 1985; Bohlin *et al.*, 1990; Jonsson y Jonsson, 1993). La existencia de estas tácticas alternativas proporciona una ventaja selectiva en un ambiente fluctuante y cuando un solo nicho ecológico no permite maximizar la adaptación de la población (Northcote, 1992; Jonsson y Jonsson, 1993) (Cucherousset *et al.*, 2005).

El potencial reproductivo de las hembras está determinado por el número y calidad de sus huevos. Los huevos grandes producen grandes individuos que crecen y compiten mejor por comida y recursos (Elliott, 1994, 1995; Einum y Fleming, 1999). Experimentalmente se ha demostrado que hay un balance entre el tamaño y el número de huevos (Jonsson y Jonsson, 1999). Hay varios factores que influyen en el tamaño del huevo, entre los que el tamaño de la madre es el más importante. El peso medio de los huevos en hembras anádromas de entre 300 y 500 g es de 0,047 y 0,058 g, respectivamente. La descendencia de la trucha de agua dulce criada en condiciones similares fue más grande; 0,069 y 0,074 g en truchas de 300 y 500 g, respectivamente. Además, la fecundidad media en trucha anádroma con pesos entre 100 y 500 g son aprox. 300 y 1500 huevos. La fecundidad correspondiente en residentes es de 270 y 1100 (Jonsson y Jonsson, 1999; Klemetsen *et al.*, 2003).

El número de huevos y su tamaño se incrementa con la talla de la hembra (Nicola y Almodóvar, 2002).

En los ríos Ucero y Avión-Milanos (cuena del Duero, Soria), la fecundidad en hembras cuya longitud varió entre 170 – 270 mm (n= 17) fue de 350 – 1.220 huevos con un diámetro de 26 – 38 mm (Lobón-Cerviá *et al.*, 1986).

La fecundidad muestra variaciones espacio-temporales inducidas por las características ambientales. La talla de la hembra es el determinante más importante del número y tamaño de los huevos pero en sitios en los que las tasas de crecimiento son mayores hacen más puestas de huevos más pequeños en comparación con las hembras de sitios donde crecen menos. Aunque la talla en la madurez sea similar, las hembras de sitios con menor tasa de crecimiento retrasan la madurez un año con respecto a las hembras de sitios con mayor crecimiento (Lobón-Cerviá *et al.*, 1997).

La fecundidad media varía en ríos de las cuencas del Tajo y Duero entre 228,9 huevos en el río Jarama y 710,1 en el río Dulce (Nicola y Almodóvar, 2002).

En reos cantábricos la fecundidad absoluta varía entre 571 y 2.086 huevos, con valores medios de 824,5 y 1175,7 huevos para las hembras de edad de mar 0 + y 1 + respectivamente (Toledo *et al.*, 1993).

La fase de post-emergencia temprana es una etapa crucial en la que los alevines desarrollan el comportamiento natatorio para mantener la posición y alimentarse en agua corriente y durante el cual tiene lugar la dispersión desde los frezaderos. Esta fase está caracterizada por un comportamiento agresivo y territorial y por altas tasas de mortalidad que regulan la población (Kalleberg, 1958; Le Cren, 1973; Elliott, 1994; Heland, 1999) (Milner, 2003), por lo que se considera un período crítico de carácter endógeno.

Estructura de poblaciones

La proporción de machos a hembras no difiere de 1:1 en ríos de las cuencas del Duero y Tajo (Nicola y Almodóvar, 2002).

En ríos de las cuencas del Duero y Tajo, predominan edades entre 0+ y 2+, con una longevidad máxima entre 4 y 5 años. (Nicola y Almodóvar, 2002).

En los ríos Ucero y Aviión-Milanos (cuena del Duero, Soria), la proporción de sexos no difiere de 1:1 en las clases de edad 0+ a 3+, en la clase 4+ predominan los machos (2:1 y 5:2) y el único individuo de la clase 5+ fue un macho (Lobón-Cerviá et al., 1986).

La abundancia de peces en una sección fluvial es el efecto neto de nacimientos, muertes, inmigración y emigración. Típicamente, el número decrece con la edad en la población total, pero en un tramo corto de río, en el que el hábitat local puede favorecer a un estadio de desarrollo concreto, la estructura de edades está a menudo desequilibrada, por ejemplo con más individuos de las clases 1+ y 2+ que de las clases más jóvenes. En consecuencia, tramos adyacentes puede tener estructuras poblacionales muy diferentes, dependiendo del hábitat que ofrezcan. La estructura de edades puede también variar entre años ya que acontecimientos aleatorios alteran el reclutamiento y la supervivencia (Milner, 2003).

Las poblaciones de trucha residentes en agua dulce maduran sexualmente a una edad entre 1 y 10 años. Los peces maduran a mayores edades en localidades frías como lagos de montaña y ríos muy septentrionales (Jonsson *et al.*, 1991a). En la parte meridional del área de distribución de la trucha anádroma, muchos peces se reproducen después de sólo 1 verano en el mar. En el norte, los reproductores más precoces pasan 2-3 veranos en el mar antes de alcanzar la madurez (Jonsson y L'Abée-Lund, 1993). Una parte de los reproductores sobrevive y freza otra vez, pero muchos mueren como consecuencia de la reproducción. En trucha común anádroma, se ha encontrado que cerca del 60% frezan repetidamente en ríos meridionales mientras que el valor correspondiente en los ríos septentrionales es del 30% (Klemetsen *et al.*, 2003).

Los reos permanecen 1–4 años en agua dulce desde su nacimiento (2,2 años de media) y después emigran al mar, donde permanecen desde menos de un año hasta dos años (Caballero et al., 2006).

En reos cantábricos, las edades de mar más frecuentes fueron 0+ y 1+ (Tabla 1) y la mayoría de individuos esguinan con dos años. En todas las clases de edad (río y mar) el número de hembras excede al de machos (Toledo et al., 1993).

Tabla 1. Longitud furcal media (cm) de reos según clases de edad de mar (años) en dos ríos cantábricos. Según Toledo et al. (1993).

	0+	1+	2+	3+
Cares	35,15	43,27	49,63	53,1
Narcea	34,53	41,71	43,9	

En los ríos Ucero y Aviión-Milanos (cuena del Duero, Soria), la puesta tuvo lugar en la segunda quincena de noviembre. Ninguna trucha de la edad 0+ maduró en noviembre. En la clase 1+, con 19 meses de edad en noviembre, estaban maduros el 36% de las hembras y el 28% de los machos. En la clase 2+, con 31 meses de edad en noviembre, estaban maduros el 70% de las hembras y el 79% de los machos. Por último, todos los individuos $\geq 3+$ estaban maduros (Lobón-Cerviá et al., 1986).

Las hembras maduran en ríos de las cuencas del Tajo y Duero generalmente a los 2+ años, más raramente con 1+ año, con tallas medias que varían entre 133 y 167 mm. Los machos maduran generalmente con 1+ y 2+ años, más raramente con 0+, con tallas medias entre 123 y 141 mm (Nicola y Almodóvar, 2002).

En las Tablas 2 a 4 se recoge la estructura según edades y tallas de varias poblaciones ibéricas.

Tabla 2. Longitud estándar media (mm) según clases de edad (años) en dos localidades del río Jarama. Según Lobón-Cerviá y Penczak (1984).

Edad	1	2	3
Longitud estándar	77,5	160	230
Longitud estándar	73,2	149,9	227,5

Tabla 3. Longitud media (mm) según clases de edad (años) en ríos pirenaicos. Según García de Jalón et al. (1986).

edad	Gállego (rápido)	Gállego (remanso)	Escarra
0+	81,2	82,1	71,6
1+	155,9	157,3	133,1
2+	207,4	206,9	180
3+	243,7	266,6	220

Tabla 4. Longitud media (mm) según clases de edad (años) en ríos de las cuencas del Duero y Tajo. Según Nicola y Almodóvar (2002).

Río	0+	1+	2+
Hoz Seca	77	135	188
Cabrillas	81	143	194
Gallo	96	155	199
Dulce	94	175	227
Jarama	73	129	169
Cega	66	115	157
Eresma	64	108	149

Aunque se han encontrado truchas de 20 años aprox. de edad (Sømme, 1941), la mayoría de las truchas muere mucho más joven, y en poblaciones anádromas pocas viven más de 10 años. En trucha común anádroma, se ha encontrado que la longevidad se incrementa con la latitud y es aproximadamente de 8 años en el norte de Noruega y de 3-5 años en Gran Bretaña. Esta disminución en la longevidad hacia el sur está fuertemente relacionada con el aumento de la temperatura del agua (Jonsson *et al.*, 1991b) (Klemetsen *et al.*, 2003).

Hay dos periodos de crecimiento en los ríos Ucero y Avión-Milanos (cuenca del Duero, Soria), uno de abril a noviembre y otro de marzo a abril (Lobón-Cerviá et al., 1986).

Las tasas de crecimiento en truchas de edad 0 durante el periodo de crecimiento (mayo a septiembre) se correlacionan con la temperatura media del agua (Lobón-Cerviá y Rincón, 1998).

La longitud forcal según edades disminuye con la latitud en Europa y hay una interacción negativa entre latitud y altitud. La temperatura del agua y la altitud son los mayores determinantes de la longitud forcal para cada clase de edad (Parra et al., 2009).

Dinámica de poblaciones

La abundancia de salmónidos en ríos está influida por dos categorías generales de procesos. Primero, se puede decir que mecanismos endógenos de retroalimentación denso-dependientes, tales como la competición territorial o limitada disponibilidad de alimento, regulan verdaderamente la abundancia. En segundo lugar, procesos exógenos denso-independientes (como el clima), que actúan de forma impredecible determinando la abundancia y, como pueden tener grandes efectos sobre la supervivencia, pueden ocultar los procesos denso-dependientes subyacentes. Gran parte del estudio de la dinámica de poblaciones ha estado

orientada a distinguir entre estos dos tipos de procesos, a entender sus efectos y a evaluar su relativa contribución a la variación de la población (Milner *et al.*, 2003).

La talla de los juveniles varía a escalas espaciales y temporales. Gran parte de la variación viene explicada por factores extrínsecos relacionados con la calidad de hábitat y por factores intrínsecos relacionados con la densidad. La talla media y su coeficiente de variación tienden a ser específicos de cada sitio y por lo tanto relacionados con la calidad de hábitat. Los mayores efectos de la densidad sobre la talla media tienen lugar a bajas densidades con efectos menores a densidades elevadas, mientras que la densidad opera sobre el coeficiente de variación con efectos continuos dentro de todo el rango de variación del reclutamiento excepto en algunos sitios en los que los menores efectos tienen lugar a densidades elevadas (Lobón-Cerviá, 2010).

Numerosos estudios han identificado procesos de regulación poblacional originados por factores endógenos en trucha común. Elliott (1994) con base en una serie temporal de treinta años, ajustó el reclutamiento de alevines en función del *stock* de reproductores (huevos·m⁻²) según una curva de Ricker (1954), en la que a partir de un determinado *stock* de reproductores el reclutamiento de alevines se reducía.

Existe una revisión excelente de la denso-dependencia en Crisp (2000). Hace referencia a un estudio de Solomon (1985) en el cual cuestiona que haya curvas de stock-reclutamiento con forma de campana como la de Ricker, argumentando que muchas de ellas se pueden explicar con curvas asintóticas como la de Beverton y Holt (1957). Explica asimismo que la dispersión de puntos en las curvas *stock*-reclutamiento cuando el *stock* es alto puede deberse a que la capacidad de carga varía de año en año. Y dice que en muchas poblaciones no se llega a la región denso-dependiente de la curva porque hay factores externos que reducen la población antes de que se pueda manifestar la denso-dependencia. Este autor presenta un revelador trabajo a largo plazo en Cow Green Reservoir en la región de los Pennine (Crisp, 1993) en el que repoblaban con alevines emergentes y comparaban las pérdidas en agosto con un arroyo patrón sin repoblar (en el que vieron que las pérdidas variaban muchísimo). En los repoblados separaban las pérdidas en mortalidad y desplazamientos aguas abajo (con una trampa aguas abajo) y vieron que la mortalidad era siempre del 90% de los repoblados. Pero observaron tres regiones para densidades iniciales:

- 0 a 1,5 m⁻²: los alevines no tienen problemas de espacio ni de alimento, su actividad más intensa hace que deambulen y que se den movimientos hacia abajo relativamente frecuentes.
- 3 a 5 m⁻²: los alevines se hacen territoriales y se limitan por el alimento que hay en sus territorios. Más mortalidad y menos dispersión.
- 5 a 10 m⁻²: la dispersión hacia aguas abajo empieza antes y los dispersados son peces saludables y capaces de reestablecerse en otros sitios, aumenta la importancia relativa de la dispersión respecto a la mortalidad.

Este autor argumenta que la denso-dependencia puede deberse en gran medida a que los alevines se dispersan y que luego aparecen en las curvas como no reclutados aunque puedan volver más tarde como grandes reproductores. Para ello señala que los tres trabajos en los que se observan mecanismos denso-dependientes (Rasmussen, 1986; Crisp, 1993; Crisp y Beaumont, 1995) se han hecho en tramos de alevinaje. Los tres trabajos citados y el de Elliott y Hurley (1998b) muestran denso-dependencia, pero entre 0+ y clases de edad hasta 5+, lo que indica que el período crítico puede no ser sólo el de la emergencia y establecimiento de territorios, sino que se puede manifestar por cualquier factor que limite la población en cualquier clase de edad.

Haldane (1956) planteó la hipótesis de que los cambios en la densidad poblacional serían debidos en gran parte a factores endógenos en ambientes favorables y a factores exógenos en ambientes desfavorables. La Península Ibérica se encuentra cerca del límite meridional de la distribución natural de la especie, lo que implica que muchas poblaciones de trucha se encuentran en los bordes del nicho ecológico fundamental de la especie. Según la citada hipótesis de Haldane es poco probable encontrar procesos de denso-dependencia en las poblaciones ibéricas de trucha común. No son frecuentes por tanto los trabajos que identifican procesos regulación endógena en España. Nicola *et al.* (2008) explican entre un 32% y un 51% de la variabilidad de la densidad de alevines en poblaciones del centro de la península (tramos

altos de los ríos Tajo, Dulce, Cega y Eresma) mediante curvas de stock-reclutamiento de Ricker.

Es más frecuente, en contraste, que la dinámica de las poblaciones ibéricas de trucha común esté limitada o determinada por factores exógenos. En este sentido Lobón-Cerviá y colaboradores han llevado a cabo exhaustivos estudios en ríos de Asturias encontrando una muy alta correlación entre el reclutamiento de la clase de edad 0+ (determinante a su vez de la fortaleza de la cohorte, y que por tanto dota a la población de una fuerte resiliencia (Lobón-Cerviá, 2009a) y la aportación total en volumen (Hm³) en el mes de marzo (Lobón-Cerviá 2003, 2004, 2009b; Lobón-Cerviá y Rincón, 2004). Según esto existiría un nuevo período crítico, éste de carácter exógeno, que determina el tamaño de una cohorte, y por agregación de ellas, el de la población. Nicola *et al.* (2009), analizando los residuos del ajuste en curvas de Ricker de su citado trabajo (Nicola *et al.*, 2008), encontraron que un porcentaje muy elevado de dichos residuos era explicado por variables hidrológicas, detectando un período crítico de carácter exógeno –análogo al de Lobón-Cerviá– en sus poblaciones estudiadas, y esta vez durante el estiaje. Alonso *et al.* (2008) detectan en el alto Tormes (Ávila) una fuerte correlación negativa entre el número de días con caudal alto en el período en que los huevos y eleuteroembriones se encuentran en la grava y el reclutamiento del año, identificándolo así como otro período crítico inducido por la hidrología. Parece por tanto que en las poblaciones de la Península Ibérica, el régimen de caudales supone un factor exógeno determinante en la dinámica de poblaciones de trucha común, actuando en distintos períodos según la región en que se encuentren.

Modelos de dinámica de población basados en 60 estaciones y 18 años de muestreo, indican que las clases de edad más joven y de mayor edad parecen estar restringidas por las mismas limitaciones. Las condiciones climáticas primaverales parecen controlar el reclutamiento y el clima puede controlar la abundancia de las clases de mayor edad. Se ha observado un efecto positivo no lineal de la Oscilación del Atlántico Norte (NAO) sobre la tasa de crecimiento de población (Alonso *et al.*, 2011)¹.

Sí que existen evidencias de efectos de la densidad sobre el tamaño corporal de los individuos; un efecto a veces denominado como crecimiento densodependiente. En el alto Tormes se ha encontrado una correlación negativa de la talla media de los añales (CE 1+) con el tamaño de la cohorte correspondiente el año anterior y la densidad de truchas de la clase de edad 2+ (Alonso, 2003). En Asturias Lobón-Cerviá (2000) encuentra un equilibrio entre el crecimiento de los progenitores y el de los alevines, de forma que los alevines son más pequeños en las estaciones en las que los padres cercen más rápido, planteando la hipótesis de que se trata de un mecanismo de adaptación de las cohortes a la disponibilidad de alimento predicha por el crecimiento de los padres, a través del tamaño de sus alevines. Asimismo el tamaño de los alevines está también afectado por factores exógenos, como el régimen de caudales durante el período de incubación de los huevos (Alonso *et al.*, 2008).

Se ha observado una relación negativa entre el tamaño medio de la cohorte durante los tres primeros años de vida y la tasa de ocupación media del hábitat a lo largo de la vida. Los efectos de la tasa de ocupación se detectaron en la talla alcanzada en el segundo año de vida. La tasa de ocupación parece más adecuada que la densidad para examinar la existencia de competencia de hábitat (Parra *et al.*, 2011)¹.

En referencia a este efecto, Crisp (2000) recoge el trabajo de Backiel y Lecren (1978) en el que sólo detectan el efecto de este fenómeno por debajo de densidades iniciales de 20 emergentes/m²; Elliott (1994) no encuentra crecimiento densodependiente, y Crisp (2000) lo explica porque en los arroyos de Elliott nunca se baja de 10 emergentes o huevos/m² y rara vez menos de 20 m⁻². Crisp (1993) en Pennines ajusta el crecimiento en peso en octubre respecto a la densidad en agosto según una curva decreciente que atenúa su pendiente con densidades altas, de forma que sólo se manifiesta el crecimiento densodependiente por debajo de 0,5 ind/m² que corresponde a 5 emergentes/m², que es la densidad inicial a partir de la cual se iniciaba la territorialidad en dichos arroyos. Como Gardiner y Shackley (1991) vieron que el peso de los salmones se explicaba en un 90% por la densidad y temperatura y que la densidad sólo explicaba el 40% del crecimiento, Crisp (2000) concluye que el crecimiento del salmón y la

trucha jóvenes es probable que esté influido en primer término por la disponibilidad de alimento y la temperatura, con la densidad poblacional como factor complementario o auxiliar. No obstante, es probable que la relación entre la disponibilidad de alimentos *per capita* y el tamaño corporal dependa de las condiciones locales y que no sea predecible directamente extrapolando la relación entre las necesidades de alimento o espacio y el tamaño corporal (Rincón y Lobón-Cerviá, 2002).

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 4-04-2012

Interacciones entre especies

Los primeros estudios que trataron sobre interrelaciones tróficas de especies de peces simpátricas, en particular el de Thomas (1967) para *Salmo salar*, *S. trutta* y *Anguilla anguilla*, obtuvieron evidencias de que la competición entre dichas especies era improbable, sobre la base de que, cuando las especies coexisten, o bien viven de diferentes recursos tróficos por diferentes razones como la segregación territorial, o bien la comida es sobreabundante. En este sentido Santamarina (1993) estudió el uso de recursos tróficos por la comunidad de vertebrados de un afluente del río Ulla y observó una significativa partición en el uso de los recursos, pese a que todas las especies consideradas (peces *Salmo trutta*, *Anguilla anguilla*; aves *Cinclus cinclus* y *Motacilla cinerea*; y mamíferos *Galemys pyrenaicus* y *Neomys anomalus*) se alimentan de invertebrados de agua dulce. Según el autor, la partición observada puede ser atribuida a diferencias morfológicas y fisiológicas.

Aunque hay un elevado solapamiento en la dieta entre *S. trutta*, *Pseudochondrostoma duriense*, *Squalius carolitertii* y *Barbus bocagei* en el río Tormes (Ávila), *P. duriense*, *B. bocagei* y *S. carolitertii* consumen detritus; por otro lado, *S. trutta*, *S. carolitertii* y *P. duriense* consumen invertebrados terrestres (Sánchez-Hernández y Cobo, 2011)¹.

Se ha visto que entre especies de salmónidos en simpatria existe por ejemplo competencia por posiciones favorables en los ríos (Fausch y White, 1981, 1986; Gatz *et al.*, 1987). La competencia entre especies morfológicamente diferentes también ha sido demostrada; por ejemplo el cótido *Cottus gulosus* es capaz de desplazar al ciprínido con el que coexiste en simpatria *Rhinichthys osculus* de su refugio en aguas de gran velocidad (Baltz *et al.*, 1982). Los cótidos de agua dulce (*Cottus* sp.) pueden tener un impacto negativo en poblaciones simpátricas de salmónidos a través de la competencia por la comida o el espacio (Mason y Machidori, 1976; Gaudin y Caillere, 1990; Gabler y Amundsen, 1999). Holmen *et al.* (2003) encuentran evidencias que apoyan la hipótesis de que la trucha común que vive en simpatria con *Cottus poecilopus* se alimenta en lugares con un mayor riesgo de depredación, lo que es una explicación probable para la menor densidad de truchas observada por los autores en un río noruego. En España únicamente en las cuencas de ríos pirenaicos que discurren hacia fuera de la península se encuentran cótidos (*Cottus atturi* y *Cottus hispaniolensis*) que pudiesen reproducir tal patrón competitivo.

Respecto a competencia con ciprínidos (Museth *et al.*, 2010) documentan una reducción en el reclutamiento y crecimiento individual de trucha común, una reducción en el crecimiento individual de los piscardos (*Phoxinus phoxinus*) y un marcado declive en la densidad de crustáceos de gran tamaño (*Lepidurus arcticus* y *Gammarus lacustris*) en el litoral somero de un lago noruego durante las últimas décadas, indicando que las interacciones competitivas entre ambas especies son probables y causadas por una ausencia de presas y hábitats alternativos, debido al alto riesgo de depredación tanto para añales de trucha común como para piscardos en las partes más profundas y en las aguas abiertas del lago; un mecanismo de competencia similar al sugerido por Holmen *et al.* (2003) en relación con *Cottus poecilopus*.

Depredadores

Si bien no son frecuentes las referencias de depredación sobre huevos de trucha común, se ha detectado que clupeidos (*Alosa pseudoharengus* [Krueger *et al.*, 1995]), ciprínidos (*Cyprinus carpio* [Marsden, 1997]), góbidos (*Neogobius melanostomus*) y cótidos (*Cottus bairdi* y *C. cognatus*) incluyen en su alimentación huevos de trucha de lago (*Salvelinus namaycush*) (Chotkowsky y Marsden, 1999). Grandes macroinvertebrados como el cangrejo de río (*Orconectes* sp.) se alimentan de huevos de la citada especie de salmónido (Savino y Miller,

1991), así como algunos invertebrados bentónicos de menor como plecópteros: *Acroneuria* sp. (Claire y Phillips, 1968) y *Diura bicaudata* (Plecoptera), y *Rhyacophila dorsalis* (Trichoptera) (Brown y Diamond, 2006). Las ninfas de *Alloperla* (Plecoptera) pueden también depredar sobre huevos y larvas de salmónidos, sin embargo se ha comprobado que funcionan más como necrófagos que como depredadores, seleccionando los huevos y larvas muertos de *Onchorhynchus gorbusha* (Ellis, 1970), de la misma forma que otros plecópteros como *Leuctra hippopus* o anfípodos como *Gammarus pulex* en *Onchorhynchus mykiss* (Brown y Diamond, 2006). Se ha identificado al cangrejo de río europeo *Astacus astacus* como un depredador de alevines emergentes de trucha común (Rubin y Svensson, 1993). Las citadas evidencias permiten esperar que especies similares en la P. Ibérica se comporten como depredadores de los estadios iniciales de la trucha común.

Al pasar a estado de alevín, las truchas se libran de los invertebrados como depredadores, siendo consumidas a partir de este momento por vertebrados terrestres principalmente, y por ejemplares adultos de su propia especie en la Península Ibérica, donde la comunidad de peces carece de depredadores autóctonos distintos de la anguila y la trucha común. Se conoce que el martín pescador (*Alcedo atthis*) depreda sobre alevines (Hallet, 1982) e incluso se ha registrado actividad depredadora, aunque poco o nada significativa, del mirlo acuático (*Cinclus cinclus*) sobre los primeros estadios de desarrollo de la especie (Ormerod y Boilstone, 1985). Las culebras de agua del género *Natrix* depredan habitualmente sobre alevines y añales de trucha común.

En la Península Ibérica, la trucha forma parte de la dieta del lucio (*Esox lucius*) (Dominguez y Pena, 2001), culebra viperina (*Natrix maura*) (Santos, 2004), visón europeo (*Mustela lutreola*) (Palazón et al., 2004) y nutria (*Lutra lutra*) (Callejo Rey et al., 1979).

El visón americano se muestra como un factor importante de mortalidad en las poblaciones de trucha común que habitan ríos pequeños (Heggenes y Borgstrøm, 1988). Por su parte se han registrado tasas diarias de depredación por una población de 264 individuos de cormorán grande de entre 422 y 785 truchas en el río Bush, un río norirlandés con presencia de salmones salvajes y de granja (Kennedy y Greer, 1988). En el lago Leven (Gran Bretaña) se ha estimado que en un período de siete meses la colonia de cormoranes consumió más de 80.000 truchas comunes y 5.200 truchas arcoíris (Stewart et al., 2005).

Las truchas que migran al mar (reos) son depredadas durante su estancia en ambientes marinos por mamíferos como las focas o nutrias, varias especies de aves, entre las que se incluyen el cormorán, la garza real y las serretas (*Mergus merganser* y *M. serrator*) (Harris et al., 2008) y, en latitudes superiores, por peces piscívoros como el bacalao (*Gadus morua*) (Lyse et al., 1998; Dieperink et al., 2001). La mortalidad atribuible al cormorán grande fue del 12% en el estuario del río Skjern (Dinamarca) (Koed et al., 2005).

El cambio ontogénico de nivel trófico en aquellas comunidades de peces en las que existen depredadores (lucio) se manifiesta en que la trucha deja de ser depredada significativamente a partir del quinto año de vida (clase de edad 4+) (Hyvärinen y Vehanen 2004).

La repoblación de un tramo con ejemplares de trucha procedentes de piscifactoría puede introducir cambios en el comportamiento de los depredadores; así se ha observado que en un río típico truchero la proporción de truchas en la dieta de la nutria se incrementó del 8% antes de la repoblación hasta el 33% unos días después de la repoblación (Jacobsen, 2005).

Parásitos y patógenos

En poblaciones silvestres de truchas de la Península Ibérica se conocen los siguientes parásitos:

Protozoos Coccidios: *Eimeria truttae* (Alvarez-Pellitero y González-Lanza, 1983).

Protozoos Bivalvulida: *Chloromyxum truttae* (Alvarez-Pellitero et al., 1982), *Myxobolus farionis*, *M. ibericus* (González-Lanza y Alvarez-Pellitero, 1984).

Protozoos Kinetoplastida: *Ichthyobodo necator* (Castillo et al., 1991).

Trematoda Digenea: *Crepidostomum farionis*, *C. metoecus* (Cordero del Campillo y Fernández, 1971; Cordero del Campillo y Martínez Fernández, 1971).

Trematoda Monogenea: *Tetraonchus gusseri* (Kakacheva-Avramova et al., 1986a, 1986b).

Nematodos: *Spinitectus gordonii* (Cordero del Campillo y Alvarez-Pellitero, 1976).

Hongos parásitos: Saprolegniosis *Saprolegnia parasitica* (Aller Gancedo y Fernández Díez, 1987; Fregeneda-Grandes et al., 2009). Se han identificado más de 20 géneros de bacterias en lesiones de la piel infectadas con *Saprolegnia parasitica*. En experimentos in vitro, *Aeromonas piscicola*, *A. sobria*, *Pantoea agglomerans* y *Pseudomonas fluorescens* mostraron actividad inhibitoria frente a *S. parasitica* (Carbajal-González et al., 2011)¹.

Acaros: *Schwiebea (Jacotiella) estradai* (Fain y Ferrando, 1990).

Crustáceos: Se ha observado una prevalencia de 19,3% de *Lernaea cyprinacea*, con valores de condición inferiores en truchas parasitadas (Sánchez-Hernández, 2011)¹.

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 4-04-2012

Actividad

No hay datos ibéricos.

Dominio vital

La alometría del volumen del territorio parece ser un mejor predictor de los requerimientos espaciales que el área del territorio (Ayllón et al., 2010a)¹.

Movimientos

Análisis genéticos de truchas de un río mediterráneo (río Son) indican una distribución espacial relacionada con el parentesco, lo que implica una dispersión limitada de individuos emparentados, aunque se ha observado dispersión río debajo de algunos grandes adultos. La estructura de población se caracteriza por sitios conectados en los que la dispersión está condicionada por las oscilaciones en el nivel del agua, especialmente durante el verano (Sanz et al., 2011)¹.

Los cambios de hábitat en trucha común tienen lugar en diferentes escalas espaciales y en diferentes estadios de desarrollo. El primer cambio de hábitat tiene lugar al final del período embrionario, cuando la larva migra a través de varios centímetros o incluso metros de grava hacia la superficie del lecho del río (Thorpe, 1988). Poco después de emerger los alevines se alejan del nido. Según algunos autores, se mueven principalmente aguas abajo con la corriente del agua, pero muchos podrán también permanecer en el área o moverse aguas arriba (Elliott, 1966; Mortensen, 1977). Durante el primer verano, los alevines a menudo permanecen en su arroyo natal (Elliott, 1986). La trucha común se dispersa extensamente durante sus primeros años de vida. Baglinière *et al.* (1994) registraron truchas 0+ migratorias desde los arroyos de alevinaje al más grande río Scorff en Francia, mientras que Thorpe (1974) observó el desplazamiento de truchas 0+ y 1+ desde los afluentes al lago Leven, Escocia. La trucha común que vive en arroyos afluentes del lago Femund, Noruega oriental, eran mayores (1-8 años) cuando se movieron desde el arroyo natal hacia este lago de montaña, la mayoría de ellas descendieron como 2+ (40%) y 3+ (27%) (Jonsson *et al.*, 1999). Además, la trucha en Windermere, el lago natural más grande del Reino Unido, emigraba desde los arroyos al lago como 1+ (16%), 2+ (70%) y 3+ (14%) (Craig, 1982) (Klemetsen *et al.*, 2003).

Las formas anádromas migran entre una fase de agua dulce reproductiva y juvenil, típicamente en los tramos de cabecera de los ríos, y una fase de crecimiento, típicamente en los hábitats mayores de cursos bajos, lagos o el mar. La trucha es particularmente variable en su grado de hábitos migratorios, exhibiendo un continuum entre una redistribución primaveral meramente local (<100 m) dentro de pequeños arroyos (Milner *et al.*, 1979), y migraciones a zonas de alimentación en lagos, estuarios y el mar (Jonsson, 1985; Northcote, 1992; Elliott, 1994; Baglinière y Maisse, 1999) (Milner, 2003). El crecimiento juvenil, particularmente el crecimiento

del segundo año, juega un papel importante en la determinación del ambiente de crecimiento y las truchas exhiben un comportamiento migratorio variable (desde quedarse en el arroyo natal hasta emigrar al mar) relacionado con su tasa de crecimiento juvenil (Cucherousset *et al.*, 2005). De esta forma el carácter residente está a menudo asociado con maduración precoz de los machos (Gibson, 1993; Jonsson, 1989) y puede suceder en una alta proporción de los machos en algunas poblaciones de reos (Campbell, 1977) (Milner *et al.*, 2003).

Comportamiento

Ver apartado de reproducción.

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 4-04-2012

Bibliografía

Acornley, R. M. (1999). Water temperatures within spawning beds in two chalk streams and implications for salmonid egg development. *Hydrological Processes*, 13: 439–446.

Ade, R. (1989). *The trout and salmon handbook. A guide to the wild fish*. Christopher Helm, London.

Alanara, A., Burns, M. D., Metcalfe, N. B. (2001). Intraspecific resource partitioning in brown trout: the temporal distribution of foraging is determined by social rank. *Journal of Animal Ecology*, 70: 980–986.

Alcaraz-Hernández, J. D., Martínez-Capel, F., Peredo, M., Hernández-Mascarell, A. B. (2007). Relaciones entre densidades y biomásas de *Salmo trutta fario* y mediciones del mesohábitat en tramos trucheros de la Comunidad Valenciana. *Limnetica*, 26 (1): 159-167.

Allen, K. R. (1951). The Horokiwi stream: a study of a trout population. *N. Z. Dep. Fish. Bull.*, 10: 1-231.

Aller Gancedo, J. M., Fernández Díez, M. (1987). Saprolegniosis en la trucha común (*Salmo trutta* L.) de los ríos de León (España). *Medicina Veterinaria*, 4 (3): 181-183.

Almodóvar, A., Nicola, G. G. (1998). Assessment of a brown trout *Salmo trutta* population in the River Gallo (central Spain): angling effects and management implications. *Italian Journal of Zoology*, 65 (Supl.): 539-543.

Almodóvar, A., Nicola, G. (1999). Effects of a small hydropower station upon brown trout *Salmo trutta* L. in the River Hoz Seca (Tagus basin, Spain) one year after regulation. *Regulated Rivers: Research & Management*, 15 (5): 477-484.

Almodovar, A., Nicola, G. G., Elvira, B. (2006). Spatial variation in brown trout production: the role of environmental factors. *Transactions of the American Fisheries Society*, 135 (5): 1348-1360.

Almodóvar, A., Suárez, J., Nicola, G. G., Nuevo, M. (2001). Genetic introgression between wild and stocked brown trout in the Douro River basin, Spain. *Journal of Fish Biology*, 59 (Supplement A): 68-74.

Alonso, C. (2003). *Caracterización de la dinámica de poblaciones de trucha común (Salmo trutta L.) en la cuenca alta del río Tormes y de los principales factores que influyen en ella*. Tesis doctoral. Universidad Politécnica de Madrid, Madrid.

Alonso, C., García de Jalón, D. (2001). Bases para la ordenación de la pesca en la cuenca del Alto Tormes (Ávila). *Limnetica*, 20 (2): 293-304.

Alonso-González, C., Gortázar, J., Baeza Sanz, D., García de Jalón, D. (2008). Dam function rules based on brown trout flow requirements: design of environmental flow regimes in regulated streams. *Hydrobiologia*, 609: 253–262.

Álvarez Pellitero, M. P. (1981). *Helminthosis de la trucha en León*. Diput. Prov., León.

- Alvarez-Pellitero, M. P., González-Lanza, M. C. (1983). Observaciones sobre la presencia de *Eimeria truttae* en *Salmo* spp. de León (No. de España). *Revista Ibérica de Parasitología*, 43 (1): 111-112.
- Alvarez-Pellitero, M. P., Pereira-Bueno, J. M., González-Lanza, M. C. (1982). On the presence of *Chloromyxum truttae* Leger, 1906 in *Salmo trutta fario* from Leon (Duero Basin, NW Spain). *Bulletin of the European Association of Fish Pathologists*, 2 (1): 4-7.
- Antunes, A., Faria, R., Johnson, W. E., Guyomard, R., Alexandrino, P. (2006). Life on the edge: The long-term persistence and contrasting spatial genetic structure of distinct brown trout life histories at their ecological limits. *Journal of Heredity*, 97 (3): 193-205.
- Araguas, R. M., Sanz, N., Fernández, R., Utter, F. M., Pla, C., García-Marín, J. L. (2008). Genetic refuges for a self-sustained fishery: experience in wild brown trout populations in the eastern Pyrenees. *Ecology of Freshwater Fish*, 17 (4): 610-616.
- Ayllón, D., Almodóvar, A., Nicola, G. G., Elvira, B. (2009). Interactive effects of cover and hydraulics on brown trout habitat selection patterns. *River Research and Applications*, 25 (8): 1051-1065.
- Backiel, T., Le Cren, E. D. (1978). Some density relationships for fish population parameters. Pp. 279-302. En: Gerking, S. H. (Ed.). *Ecology of Freshwater Fish Production*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Baglinière, J. L., Guyomard, R., Héland, M., Ombredane, D., Prévost, E. (2001). Écologie des populations de poissons des cours d'eau à Salmonidés. En: Neveu, A., Riou, C., Bonhomme, R., Chassin, P., Papy, F. (Eds.). *L'eau dans l'espace rural; vie et milieu aquatiques*. INRA Editions, Paris, Francia.
- Baglinière, J. L., Maise, G. (Eds.). (1999). *Biology and ecology of the brown and sea trout*. Springer-Praxis Series in Aquaculture and Fisheries.
- Baglinière, J.L., Maise, G. (2002). *La biologie de la truite commune (Salmo trutta L.) dans la rivière Scorff, Bretagne: une synthèse des études de 1972 à 1997*. INRA Prod. Anim., 15: 319-331.
- Baglinière, J. L., Prévost, E., Maise, G. (1994). Comparison of population dynamics of Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*) in a small tributary of the River Scorff (Brittany, France). *Ecology of Freshwater Fish*, 3: 25-34.
- Baltz, D. M., Moyle, P. B., Knight, N. J. (1982). Competitive interactions between benthic stream fishes, riffle sculpin, *Cottus gulosus*, and speckled dace, *Rhinichthys osculus*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 39: 1502-1511.
- Behnke, R. J. (1986). Brown trout. *Trout*, 27: 42-47.
- Berg, O. K., Jonsson, B. (1990). Growth and survival rates of the anadromous trout, *Salmo trutta* from the Vardnes River northern Norway. *Environmental Biology of Fishes*, 29: 145-154.
- Berg, O. K., Thronæs, E., Bremset, G. (2000). Seasonal cycle of body composition and energy of brown trout (*Salmo trutta*) in a temperate zone lake. *Ecology of Freshwater Fish*, 9: 163-169.
- Bernatchez, L. (2001). The evolutionary history of brown trout (*Salmo trutta*, L.) inferred from phylogeographic, nested clade, and mismatch analyses of mitochondrial DNA variation. *Evolution*, 55 (2): 351-379.
- Berrios, P., Ruíz, V., Araya, E., Figueroa, R., Palma, A. (2002). Hábitos alimentarios de *Salmo trutta* (Linneo, 1758) y *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792) en el río Chillán, Chile. *Bol. Soc. Biol. Concepción*, 73: 103-114.
- Beverton, R. J. H., Holt, S. J. (1957). On the dynamics of exploited fish populations. *Fishery Investigations*, Series 2, 19: 1-533.

- Blanco, G., Cagigas, E., Vázquez, E., Sánchez, J. A. (1998). Genetic impact of introduced domesticated strains of brown trout, *Salmo trutta*, on native Spanish populations. Pp. 371-379. En: Cowx, I. G. (Ed.). *Stocking and introductions of fish*. Fishing News, Oxford.
- Bohlin, T., Dellefors, C., Faremo, U. (1990). Large or small at maturity: theories on the choice of alternative male strategies in anadromous salmonids. *Ann. Zool. Fenn.*, 27: 139–147.
- Bouza, C., Vilas, R., Castro, J., Martínez, P. (2008). Mitochondrial haplotype variability of brown trout populations from Northwestern Iberian Peninsula, a secondary contact area between lineages. *Conservation Genetics*, 9 (4): 917-920.
- Brabrand, Å., Koestler, A. G., Borgstrøm, R. (2002). Lake spawning of brown trout related to groundwater influx. *Journal of Fish Biology*, 60: 751–763.
- Braña, F., Nicieza, A. G., Toledo, M. M. (1992). Effects of angling on population structure of brown trout, *Salmo trutta* L., in mountain streams of Northern Spain. *Hydrobiologia*, 237 (1): 61-66.
- Bremset, G. (2000). Seasonal and diel changes in behaviour, microhabitat use and preferences by young pool-dwelling Atlantic salmon, *Salmo salar*, and brown trout, *Salmo trutta*. *Environmental Biology of Fishes*, 59: 163–179.
- Bridcut, E. E., Giller, P. S. (1995). Diet variability and foraging strategies in brown trout (*Salmo trutta*): an analysis from subpopulations to individuals. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 52: 2543–2552.
- Brown, A. E., Oldham, R. S., Warlow, A. (1976). Chironomid larvae and pupae in the diet of brown trout (*Salmo trutta*) and rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in Rutland Water, Leicestershire. En: Murray, D. A., (Ed.), *Chironomidae*. Pergamon Press, Oxford.
- Brown, A. F., Diamond, M. (2006). The consumption of rainbow trout (*Salmo gairdneri* Richardson) eggs by macroinvertebrates in the field. *Freshwater Biology*, 14 (2): 211 - 215
- Brynildson, O.M. & Brynildson, C.L. (1984). Impact of flood retarding structure on year class strength and production of wild brown trout in a Wisconsin coulee stream. *Wisconsin Department and Nature Research, Technical Bulletin*, 146: 1–20.
- Caballero, P., Cobo, F., González, M. A. (2006). Life history of a sea trout (*Salmo trutta* L.) population from the north-west Iberian Peninsula (River Ulla, Galicia, Spain). Pp. 234-247. En: Harris, G., Milner, N. (Eds.). *Sea trout: biology, conservation & management. Proceedings of the First International Sea Trout Symposium, Cardiff, July 2004*. Blackwell, Oxford.
- Cagigas, M. E., Vázquez, E., Blanco, G.; Sánchez, J. A. (1999). Genetic effects of introduced hatchery stocks on indigenous brown trout (*Salmo trutta* L.) populations in Spain. *Ecology of Freshwater Fish*, 8 (3): 141-150.
- Callejo Rey, A., Guitián Rivera, J., Bas López, S., Sánchez Canals, J. L., de Castro Lorenzo, A. (1979). Primeros datos sobre la dieta de la nutria, *Lutra lutra* (L.), en aguas continentales de Galicia. *Doñana Acta Vertebrata*, 6 (2): 191-202.
- Camargo, J. A. (1991). Ecotoxicological analysis of the influence of an industrial effluent on fish populations in a regulated stream. *Aquaculture and Fisheries Management*, 22 (4): 509-518.
- Campbell, J. S. (1977). Spawning characteristics of brown and sea trout *Salmo trutta* L. in Kirk Burn, River Tweed, Scotland. *J. Fish Biol.*, 11: 217–229.
- Campos, J. L., Posada, D., Caballero, P., Morán, P. (2007). Spatio-temporal genetic variability in sea trout (*Salmo trutta*) populations from north-western Spain. *Freshwater Biology*, 52 (3): 510-524.
- Castillo, A. G. F., Ayllón, F., Morán, P., Izquierdo, J. I., Martínez, J. L., Beall, E., García-Vázquez, E. (2008). Interspecific hybridization and introgression are associated with stock transfers in salmonids. *Aquaculture*, 278 (1-4): 31-36.

- Castillo, J. A., Peribañez, M., Lucientes, J. (1991). Seasonal variations of *Ichthyobodo necator* (Henneguy, 1883) in feral brown trout and associated mortalities in cultured fish. *Bulletin of the European Association of Fish Pathologists*, 11 (6): 217-218.
- Chotkowsky, M. A., Marsden, J. E. (1999). Round goby and mottled sculpin predation on lake trout eggs and fry: field predictions from laboratory experiments. *J. Great Lakes Res.*, 25 (1):26-35.
- Claire, E. W., Phillips, R. W. (1968). The stonefly *Acroneuria pacifica* as a potential predator on salmonid embryos. *Transactions of the American Fisheries Society*, 97: 50-52.
- Cordero del Campillo, M., Alvarez-Pellitero, M. P. (1976). *Spinitectus gordonii* n. sp. (Nematoda: Spiruroidea) from brown and rainbow trouts in NW Spain. *Revista Ibérica de Parasitología*, 36 (1-2): 35-66.
- Cordero del Campillo, M., Fernández, A. M. (1971). *Crespidostomum farionis* (Muller, 1784) Luehe, 1909 y *C. metoecus* (Braun, 1900) Braun 1900, en *Salmo trutta* de León. *Revista Ibérica de Parasitología*, 31: 335-346.
- Cordero del Campillo, M., Martínez Fernández, A. (1971). *Crespidostomum farionis* (Muller, 1784) Luehe, 1909 y *C. metoecus* (Braun, 1900) Braun 1900, en *Salmo trutta* de León. Con notas sobre sinonimia, lista de hospedadores y distribución geográfica. *Trabajos de la Estación Agrícola Experimental de León*, 8: 19-32.
- Craig, J. F. (1982). A note on growth and mortality of trout, *Salmo trutta* L., in afferent streams of Windermere. *Journal of Fish Biology*, 20: 423-429.
- Crisp, D. T. (1988). Prediction from temperature of eyeing, hatching and 'swim up' times for salmonid embryos. *Freshwater Biology*, 19: 41-48.
- Crisp, D. T. (1993). Population densities of juvenile trout (*Salmo trutta*) in five upland streams and their effects upon growth, survival and dispersal. *Journal of Applied Ecology*, 30: 759-771.
- Crisp, D. T. (2000). *Trout and salmon: ecology, conservation and rehabilitation*. Fishing. News Books, Blackwell Science. Oxford.
- Crisp, D. T., Beaumont, W. R. C. (1995). The trout (*Salmo trutta*) population of the Afon Cwm, a small tributary of the Afon Dyfi, mid-Wales. *Journal of Fish Biology*, 46: 703-16.
- Cucherousset, J., Ombredane, D., Charles, K., Marchand, F., Baglinière, J. L. (2005). A continuum of life history tactics in a brown trout (*Salmo trutta*) population. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 62: 1600-1610.
- Dellefors, C., Faremo, U. (1988). Early sexual maturation in males of wild sea trout, *Salmo trutta* L., inhibits smoltification. *J. Fish Biol.*, 33: 741-749.
- Dieperink, C., Pedersen, S., Pedersen, M. I. (2001). Estuarine predation on radiotagged wild domesticated sea trout (*Salmo trutta* L.) smolts. *Ecology of Freshwater Fish*, 10: 177-183.
- Doadrio, I. (Ed.) (2002). *Atlas y libro rojo de los peces continentales de España*. Segunda edición. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
- Domínguez Carrillo, J., Purroy Iraizoz, F. (1983). Algunos datos biológicos sobre la trucha común en León. *Actas I Congr. Esp. Limnol.*: 237-243.
- Domínguez, J., Pena, J. C. (2001). Alimentación del lucio *Esox lucius* en un área de reciente colonización (Cuenca del Esla, noroeste de España). Variaciones en función de la talla. *Ecología*, 15: 293-308.
- Einum, S., Fleming, I. A. (1999). Maternal effects of egg size in brown trout (*Salmo trutta*): norms of reaction to environmental quality. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*266: 2095-2100.

- Elliott, J. M. (1966). Downstream movements of trout fry (*Salmo trutta*) in a Dartmoor stream. *Journal of Fisheries Research Board of Canada*, 23: 157–159.
- Elliott, J. M. (1967). The food of brown trout (*Salmo trutta*) in a Dartmoor stream. *J. Appl. Ecol.*, 4: 59-71.
- Elliott, J. M. (1970). Diel changes in invertebrate drift and the food of brown trout (*Salmo trutta*). *J. Fish Biol.*, 2: 161-165.
- Elliott, J. M. (1975). Number of meals in a day, maximum weight of food consumed in a day, and maximum rate of feeding for brown trout, *Salmo trutta* L. *Freshwater Biology*, 5: 287-303.
- Elliott, J. M. (1985). Growth, size, biomass and production for different life-stages of migratory trout, *Salmo trutta*, in a Lake District stream, 1966–1983. *Journal of Animal Ecology*, 54: 985–1002.
- Elliott, J. M. (1986). Spatial distribution and behavioural movements of migratory trout *Salmo trutta* in a Lake District stream. *Journal of Animal Ecology*, 55: 907–922.
- Elliott, J. M. (1993). The self-thinning rule applied to juvenile sea-trout, *Salmo trutta*. *Journal of Animal Ecology*, 62: 371–379.
- Elliott, J. M. (1994). *Quantitative Ecology and the Brown Trout*. Oxford University Press, Oxford.
- Elliott, J. M. (1995). Fecundity and egg density in the redd for sea trout. *Journal of Fish Biology*, 47: 8893–8901.
- Elliott, J. M., Hurley, M. A. (1998a). An individual-based model for predicting the emergence period of sea-trout fry in a Lake District stream. *Journal of Fish Biology*, 53: 414–433.
- Elliott, J. M., Hurley, M. A. (1998b). Population regulation in adult, but not juvenile, resident trout (*Salmo trutta*) in a Lake District stream. *Journal of Fish Biology*, 53: 414-33.
- Ellis, R. J. (1970). *Alloperla* stonefly nymphs: predators or scavengers on salmon eggs and alevins? *Transactions of the American Fisheries Society*, 99: 677-683.
- Elso, J. I., Greenberg, L. A. (2001). Habitat use, movements and survival of individual 0+ brown trout (*Salmo trutta*) during winter. *Archiv für Hydrobiologie*, 152: 279–295.
- Eschmeyer, W. N. (ed.) (2010). *Catalog of Fishes electronic version* (6 May 2010).
<http://research.calacademy.org/>
- Euzenat, G., Fournel, F., Richard, A. (1999). Sea trout (*Salmo trutta* L.) in Normandy and Picardy. En: Baglinière, J. L., Maisse, G. (Eds.). *Biology and ecology of the brown and the sea trout*. Springer, Heidelberg, in association with Praxis Publishing Ltd., Chichester.
- Fahy, E. (1983). Food and gut parasite burden of migratory trout *Salmo trutta* L. in the sea. *Irish Naturalists' Journal*, 21: 11–18.
- Fain, A., Ferrando, M. (1990). A new species of *Schwiebea Oudemans* (Acari, Acaridae) parasitizing the trout *Salmo trutta fario* in Spain. *Revista Ibérica de Parasitología*, 50 (1-2): 67-71.
- Fausch, K. D., White, R. J. (1981). Competition between brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and brown trout (*Salmo trutta*) for positions in a Michigan stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 38: 1220–1227.
- Fausch, K. D., White, R. J. (1986). Competition among juveniles of coho salmon, brook trout, and brown trout in a laboratory stream, and implications for Great Lakes tributaries. *Transactions of the American Fisheries Society*, 115: 363–381.
- Fleming, I. A. (1996). Reproductive strategies of Atlantic salmon: ecology and evolution. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 6: 379–416.

- Fregeneda-Grandes, J. M., Carbajal-González, M. T., Aller-Gancedo, J. M. (2009). Prevalence of serum antibodies against *Saprolegnia parasitica* in wild and farmed brown trout *Salmo trutta*. *Diseases of Aquatic Organisms*, 83 (1): 17-22.
- Freyhof, J., Kottelat, M. (2010). *Salmo trutta*. En: *IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2010.2. <www.iucnredlist.org>.
- Gabler, H. M., Amundsen, P. A. (1999). Resource partitioning between Siberian sculpin (*Cottus poecilopus* Heckel) and Atlantic salmon parr (*Salmo salar* L.) in a sub-Arctic river, northern Norway. *Ecology of Freshwater Fish*, 8: 201–208.
- García de Jalón, D. (1992). Dinámica de las poblaciones piscícolas en los ríos de montaña ibéricos. *Ecología*, 6: 281-296.
- García de Jalón, D., Barceló, E. (1987). Estudio sobre la alimentación de la trucha común en los ríos pirenaicos. *Ecología*, 1: 263-269.
- García de Jalón, D., González del Tánago, M. (1983). Estudio biotipológico de las comunidades piscícolas de la cuenca del Duero. *Bol. Est. Cent. Ecol.*, 12(24): 57-66.
- García de Jalón, D., Mayo, M., Hervella, F., Barceló, E., Villeta, C. (1990). *Pesca Fluvial en Galicia: Bases limnológicas para su gestión*. Consellería de Agricultura, Ganadería e Montes. Santiago de Compostela.
- García de Jalón, D., Mayo, M., Molles, M.C. (1996). Characterization of Spanish Pyrenean Stream Habitat: Relationships between Fish Communities and their Habitat. *Regulated Rivers: Research & Management*, 12: 305-316.
- García de Jalón, D., Montes, C., Barceló, E., Casado, C., Menes, F. (1988a). Effects of hydroelectric scheme on fluvial ecosystems within the Spanish Pyrenees. *Regulated Rivers Research & Management*, 2 (4): 479-491.
- García de Jalón, D., Montes, C., Barceló, E., Casado, C., Menes, F. (1988b). Impacto ecológico de la regulación hidroeléctrica en ríos del Pirineo Aragonés. Pp. 149-162. En: Iturrondobeitia, J. C. (Ed.). *Biología ambiental. Actas del Congreso de Biología Ambiental. 2 Congreso Mundial Vasco*. Tomo 2. Servicio Editorial de la Universidad del País Vasco, Bilbao.
- García de Jalón, D., Serrano, J. (1985). Las poblaciones de truchas en los ríos de la cuenca del Duero. *Bol. Est. Central Ecol.*, 28: 47-56.
- García de Jalón, D., Tánago, M.G, Casado, C. (1992). Ecology of regulated streams in Spain: an overview. *Limnetica*, 8: 161–166.
- García de Jalón, D., Tolosana Esteban, E., Rodríguez Alcalde, F. (1986). Estimación de algunos parámetros poblacionales de la trucha común (*Salmo trutta fario*) en los ríos Pirenaicos. *Boletín de la Estación Central de Ecología*, 15 (29): 51-58.
- García de Leaniz, C., Verspoor, E. (1989). Natural hybridization between Atlantic salmon, *Salmo salar*, and brown trout, *Salmo trutta*, in northern Spain. *Journal of Fish Biology*, 34 (1): 41-46.
- García, A., Braña, F. (1988). Reproductive biology of brown trout (*Salmo trutta* L) in the Aller river (Asturias; northern Spain). *Polskie Archiwum Hydrobiologii*, 35: 361–373.
- García-Marín, J. L., Sanz, N., Pla, C. (1998). Proportions of native and introduced brown trout in adjacent fished and unfished Spanish rivers. *Conservation Biology*, 12 (2): 313-319.
- García-Marín, J. L., Sanz, N., Pla, C. (1999). Erosion of the native genetic resources of brown trout in Spain. *Ecology of Freshwater Fish*, 8 (3): 151-158.
- García-Vazquez, E., Morán, P., Martínez, J. L., Pérez, J., de Gaudemar, B., Beall, E. (2001). Alternative mating strategies in Atlantic salmon and brown trout. *Journal of Heredity*, 92: 146–149.

- Gardiner, W. R., Shackley, P. (1991). Stock and recruitment and inversely density-dependent growth of salmon, *Salmo salar* L. in a Scottish Stream. *Journal of Fish Biology*, 38: 691-6.
- Gårnas, E., Hvisten, N. A. (1985). The food of Atlantic salmon *Salmo salar* L. and brown trout *Salmo trutta* L. smolts during migration in the Orkla river, Norway. *Fauna norv. Ser.*, A6: 24-28.
- Gatz, A. J. Jr, Sale, M. J., Loar, J. M. (1987). Habitat shifts in rainbow trout: competitive influences of brown trout. *Oecologia*, 74: 7-19.
- Gaudin, P., Caillere, L. (1990). Microdistribution of *Cottus gobio* L. and fry of *Salmo trutta* L. in a first order stream. *Polskie Archiwum Hydrobiologii*, 37: 81-93.
- Gibson, R. J. (1993). The Atlantic salmon in fresh water: spawning, rearing and production. *Rev. Fish. Biol.*, 3 (1): 39-73.
- González-Lanza, M. C., Alvarez-Pellitero, M. P. (1984). *Myxobolus farionis* n. sp. and *M. ibericus* n. sp. of *Salmo trutta* f. *fario* from the Duero Basin (NW Spain). Description and population dynamics. *Angewandte Parasitologie*, 25 (4): 181-189.
- Gortázar, J., García de Jalón, D., Alonso-González, C., Vizcaíno, P., Baeza, D., Marchamalo, M. (2007). Spawning period of a southern brown trout population in a highly unpredictable stream. *Ecology of Freshwater Fish*, 16: 515-527.
- Granado Lorenzo, C. (2000). *Ecología de comunidades. El paradigma de los peces de agua dulce*. Universidad de Sevilla, Sevilla.
- Grant, J. W. A., Kramer, D. L. (1990). Territory Size as a Predictor of the Upper Limit to Population Density of Juvenile Salmonids in Streams. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 47 (9): 1724-1737.
- Greenberg, L. A., Dahl, J. (1998). Effect of habitat type on growth and diet of brown trout, *Salmo trutta* L., in stream enclosures. *Fish. Mgmt. Ecol.*, 5: 331-348.
- Grey, J. (2001). Ontogeny and dietary specialization in brown trout (*Salmo trutta* L.) from Loch Ness, Scotland, examined using stable isotopes of carbon and nitrogen. *Ecology of Freshwater Fish*, 10: 168-176.
- Grønvik, S., Klemetsen, A. (1987). Marine food and diet overlap of co-occurring Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.), brown trout *Salmo trutta* L. and Atlantic salmon *S. salar* L. off Senja, N Norway. *Polar Biology*, 7: 173-177.
- Gross, M. R. (1985). Disruptive selection for alternative life histories in salmon. *Nature*, 313: 47-48.
- Haldane, J. B. S. (1956). The relation between density regulation and natural selection. *Proceedings of The Royal Society B*, 145: 306-308.
- Hallet, C. (1982). Etude du comportement de prédation du martin-pêcheur (*Alcedo atthis* (L.)): taille préférentielle de capture du chabot, *Cottus gobio* L. et de la truite, *Salmo trutta* L. *Rev. Ecol. Terre Vie*, 36: 211-222.
- Haraldstad, Ø., Jonsson, B. (1983). Age and sex segregation in habitat utilization by brown trout in a Norwegian lake. *Transactions of American Fisheries Society*, 112: 27-37.
- Haraldstad, Ø., Jonsson, B., Sandlund, O. T., Schei, T. A. (1987). Lake effect on stream living brown trout (*Salmo trutta*). *Archivium für Hydrobiologie*, 109: 39-48.
- Harris, C. M., Calladine, J. R., Wernham, C. V., Park, K. J. (2008). Impacts of piscivorous birds on salmonid populations and game fisheries in Scotland: a review. *Wildl. Biol.*, 14: 395-411.
- Haury, J., Ombredane, D., Baglinière, J.L. (1999). The habitat of the brown trout (*Salmo trutta* L.) in water courses. En: Baglinière, J.L., Maisse, G., (Eds.). *Biology and ecology of the brown trout and sea trout*. Springer, Heidelberg, and Praxis Publishing Ltd., Chichester.

- Healey, M. (1984). Fish predation on aquatic insects. En: Resh, V. H., Rosenberg, P. M. (Eds.). *The ecology of aquatic insects*. Preger, New York.
- Heggenes, J. (2002). Flexible summer habitat selection by wild, allopatric brown trout in lotic environments. *Transactions of the American Fisheries Society*, 131: 287–298.
- Heggenes, J., Baglinière, J.L., Cunjak, R.A. (1999). Spatial niche variability for young Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*S. trutta*) in heterogeneous streams. *Ecology of Freshwater Fish*, 8: 1–21.
- Heggenes, J., Borgstrøm, R. (1988). Effect of mink, *Mustela vison* Schreber, predation on cohorts of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and brown trout, *S. trutta* L., in three small streams. *Journal of Fish Biology*, 33 (6): 885 - 894
- Heggenes, J., Dokk, J.G. (2001). Contrasting temperatures, waterflows, and light: Seasonal habitat selection by young Atlantic salmon and brown trout in a boreonemoral river. *Regulated Rivers: Research and Management*, 17: 623– 635.
- Heggenes, J., Saltveit, S. J., Bird, D., Grew, R. (2002). Static habitat partitioning and dynamic selection by sympatric young Atlantic salmon and brown trout in south-west England streams. *Journal of Fish Biology*, 60: 72–86.
- Heland, M. (1999). Social organisation and territoriality in brown trout juveniles during ontogeny. En: Baglinière, J.L., Maisse, G. (Eds.). *Biology and Ecology of the Brown and Sea Trout*. Springer, Heidelberg, and Praxis Publishing Ltd., Chichester.
- Hermida, M., San Miguel, E., Bouza, C., Castro, J., Martínez, P. (2009). Morphological variation in a secondary contact between divergent lineages of brown trout (*Salmo trutta*) from the Iberian Peninsula. *Genetics and Molecular Biology*, 32 (1): 42-50.
- Holmen, J., Olsen, E. M., Vøllestad, L. A. (2003). Interspecific competition between stream-dwelling brown trout and Alpine bullhead. *Journal of Fish Biology*, 62: 1312–1325.
- Hunt, R. L. (1975). Food relations and behavior of salmonid fishes. Use of terrestrial invertebrates as food by salmonid. En: Hassler, A. D. (Ed.). *Coupling of land and water system*. Springer-Verlag, New York.
- Hurn, A. D. (1996). An appraisal of the Allen paradox in a New Zealand trout stream. *Limnol. Oceanogr.*, 41 (2): 243-252.
- Hyatt, K. D. (1979). Feeding strategy. En: Hoar, W. S., Randall, D. J., Brett, J. R. (Eds.). *Fish Physiology*. Academic Press, New York.
- Hynes, H. B. N. (1970). *The ecology of running waters*. Univ. Toronto.
- Hyvarinen, P., Vehanen, T. (2004). Effect of brown trout body size on post-stocking survival and pike predation. *Ecology of Freshwater Fish*, 13: 77-84.
- Jacobsen, L. (2005). Otter (*Lutra lutra*) predation on stocked brown trout (*Salmo trutta*) in two Danish lowland rivers. *Ecology of Freshwater Fish*, 14: 59–68.
- Jensen, K. W. (1968). Sea trout (*Salmo trutta* L.) of the River Istra, western Norway. *Report of the Institute of Freshwater Research*, 48: 187–213.
- Jones, J. W., Ball, J. N. (1954). The spawning behaviour of brown trout and salmon. *British Journal of Animal Behaviour*, 2: 103–114.
- Jonsson, B. (1985). Life history pattern of freshwater resident and sea-run migrant brown trout in Norway. *Transactions of the American Fisheries Society*, 114: 182–194.
- Jonsson, B. (1985). Life history patterns of freshwater resident and sea-run migrant brown trout in Norway. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 114: 182–194.

- Jonsson, B. (1989). Life history and habitat use of Norwegian brown trout (*Salmo trutta*). *Freshwat. Biol.*, 21: 71–86.
- Jonsson, B., Gravem, F. R. (1985). Use of space and food by resident and migrant brown trout, *Salmo trutta*. *Environmental Biology of Fishes*, 14: 281–293.
- Jonsson, B., L'Abée-Lund, J. H. (1993). Latitudinal clines in life-history variables of anadromous brown trout in Europe. *Journal of Fish Biology*, 43 (Suppl A): 1–16.
- Jonsson, B., L'Abée-Lund, J. H., Heggberget, T. G., Jensen, A. J., Johnsen, B. O., Næsje, T. F., Sættem, L. M. (1991a). Longevity, body size and growth in anadromous brown trout. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 48: 1838–1845.
- Jonsson, N., Hansen, L.P., Jonsson, B. (1991b). Variation in age, size and repeat spawning of adult Atlantic salmon in relation to river discharge. *Journal of Animal Ecology*, 60: 937–947.
- Jonsson, B., Jonsson, N. (1993). Partial migration: niche shift versus sexual maturation in fishes. *Rev. Fish Biol. Fish.*, 3: 348–365.
- Jonsson, N., Jonsson, B. (1997). Energy allocation in polymorphic brown trout. *Functional Ecology*, 11: 310–317.
- Jonsson, N., Jonsson, B. (1998). Body composition and energy allocation in life-history stages of brown trout. *Journal of Fish Biology*, 53: 1306–1316.
- Jonsson, N., Jonsson, B. (1999). Trade-off between egg mass and egg number in brown trout. *Journal of Fish Biology*, 55: 767–783.
- Jonsson, N., Jonsson, B. (2002). Migration of anadromous brown trout in a Norwegian river. *Freshwater Biology*, 47: 1–11.
- Jonsson, N., Næsje, T. F., Jonsson, B., Saksgård, R., Sandlund, O. T. (1999). The influence of piscivory on life history traits of brown trout. *Journal of Fish Biology*, 55: 1129–1141.
- Kakacheva-Avramova, D., Nedeva, I., González-Lanza, M. C., Alvares-Pellitero, M. P. (1986a). *Tetraonchus gussevi* sp. n. (Monogenea). *Khelmintologiya*, 21: 9-12.
- Kakacheva-Avramova, D., Nedeva, I., González-Lanza, M. C., Alvares-Pellitero, M. P. (1986b). A description of *Tetraonchus gussevi* sp. n. (Monogenea) from trout (*Salmo trutta* m. *fario*). *Helminthologia*, 23 (4): 243-247.
- Kalleberg, H. (1958). Observations in a stream tank of territoriality and competition in juvenile salmon and trout (*Salmo salar* L. & *S. trutta* L.). *Report of Institute of Freshwater Research*, 39: 55–98.
- Kawaguchi, Y., Nakano, S. (2001). Contribution of terrestrial invertebrates to the annual resource budget for salmonids in forest and grassland reaches of a headwater stream. *Freshwat. Biol.*, 46: 303-316.
- Keeley, E. R., Grant, J. W. A. (2001). Prey size of salmonid fishes in streams, lakes and oceans. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58: 1122–1132.
- Kennedy, G. J. A., Greer, J. E. (1988). Predation by cormorants, *Phalacrocorax carbo* (L.), on the salmonid populations of an Irish river. *Aquaculture and Fisheries Management*, 19:159–170.
- Keränen, M., Ellonen, T., Lind, E. A. (1974). Characteristics and population structure of the brown trout, *Salmo trutta* L., in the Oulankajou river at Kintaköngäs. *Ichthyologia Fennica Borealis*, 1: 1–66.
- Klemetsen, A. (1967). On the feeding habits of the population of brown trout (*Salmo trutta* L.) in Jølstervann, west Norway. *Nytt Magasin for Zoologi*, 15: 50–67.
- Klemetsen, A., Amundsen, P. A., Dempson, J. B., Jonsson, B., Jonsson, N., O'Connell, M. F., Mortensen, E. (2003). Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic

- charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories. *Ecology of Freshwater Fish*, 12: 1–59.
- Knutsen, J. A., Knutsen, H., Gjøsæter, J., Jonsson, B. (2001). Food of anadromous brown trout at sea. *Journal of Fish Biology*, 59: 533–543.
- Koed, A., Baktoft, H., Bak, B. D. (2006). Causes of mortality of Atlantic Salmon (*Salmo salar*) and Brown Trout (*Salmo trutta*) smolts in a restored river and its estuary. *River Res. Appl.*, 22: 69–78.
- Kottelat, M., Freyhof, J. (2007). *Handbook of European Freshwater Fishes*. Kottelat, Cornol, Switzerland and Freyhof, Berlin, Germany. Publications Kottelat.
- Krueger, C. C., Perkins, D. L., Mills, E. L., Marsden, J. E. (1995). Predation by alewives on lake trout fry in Lake Ontario: Role of an exotic species in preventing restoration of a native species. *J. Great Lakes Res.*, 21 (Suppl. 1): 458–469
- L'Abée-Lund, J. H., Langeland, A., Sægvog, H. (1992). Piscivory by brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) in Norwegian lakes. *Journal of Fish Biology*, 41: 91–101.
- Lahti, K., Laurila, A., Enberg, K., Piironen, J. 2001. Variation in aggressive behaviour and growth rate between populations and migratory forms in the brown trout, *Salmo trutta*. *Animal Behaviour*, 62: 935–944.
- Langeland, A., L'Abée-Lund, J.H., Jonsson, B., Jonsson, N. (1991). Resource partitioning and niche shift in Arctic charr *Salvelinus alpinus* and brown trout *Salmo trutta*. *Journal of Animal Ecology*, 60: 895–912.
- Largiander, C. R., Estoup, A., Lecerf, F., Champigneulle, A., Guyomard, R. (2001). Microsatellite analysis of polyandry and spawning site competition in brown trout (*Salmo trutta* L.). *Genetics Selection Evolution*, 33 (Suppl 1): 205–222.
- Le Cren, E. D. (1973). The population dynamics of young trout (*Salmo trutta*) in relation to density and territorial behaviour. *Rapp. P.-V. Reun. Cons. Int. Explor. Mer*, 164: 241–246.
- Legorburu, I., Cantón, L., Millán, E., Casado, A. (1988). Trace metal levels in fish from Urola River (Spain) Anguillidae, Mugillidae and Salmonidae. *Environmental Technology Letters*, 9 (12): 1373-1378.
- Liebig, H., Cereghino, R., Lim, P., Belaud, A., Lek, S. (1999). Impact of hydropeaking on the abundance of juvenile brown trout in a Pyrenean stream. *Archiv für Hydrobiologie*, 144 (4): 439-454.
- Linde, A. R., Arribas, P., Sánchez-Galán, S., García-Vázquez, E. (1996). Eel (*Anguilla anguilla*) and brown trout (*Salmo trutta*) target species to assess the biological impact of trace metal pollution in freshwater ecosystems. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 31 (3): 297-302.
- Linde, A. R., Sánchez-Galán, S., Klein, D., García-Vázquez, E., Summer, K. H. (1999). Metallothionein and heavy metals in brown trout (*Salmo trutta*) and European eel (*Anguilla anguilla*): a comparative study. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 44 (2): 168-173.
- Lobón-Cerviá, J. (2000). Determinants of parr size variations within a population of brown trout *Salmo trutta* L. *Ecology of Freshwater Fish*, 9 (1-2): 92-102.
- Lobón-Cerviá, J. (2003). Spatiotemporal dynamics of brown trout production in a Cantabrian stream: effects of density and habitat quality. *Transactions of the American Fisheries Society*, 132: 621-637.
- Lobón-Cerviá, J. (2004). Discharge-dependent covariation patterns in the population dynamics of brown trout (*Salmo trutta*) within a Cantabrian river drainage. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 61: 1929–1939.

- Lobón-Cerviá, J. (2009a). Recruitment as a driver of production dynamics in stream-resident brown trout (*Salmo trutta*). *Freshwater Biology*, 54: 1692–1704.
- Lobón-Cerviá, J. (2009b). Why, when and how do fish populations decline, collapse and recover? The example of brown trout (*Salmo trutta*) in Rio Chaballos (northwestern Spain). *Freshwater Biology*, 54: 1149–1162.
- Lobón-Cerviá, J. (2010). Density dependence constrains mean growth rate while enhancing individual size variation in stream salmonids. *Oecologia*, 164 (1): 109-115.
- Lobón-Cerviá, J., Penczak, T. (1984). Fish production in the Jarama River, central Spain. *Holarctic Ecology*, 7 (2): 128-137.
- Lobón-Cerviá, J., de Sostoa, A., Montañés, C. (1986). Fish production and its relation with the community structure in an aquifer-fed stream of Old Castile (Spain). *Polskie Archiwum Hydrobiologii*, 33: 333-343.
- Lobón-Cerviá, J., Montañés, C., de Sostoa, A. (1986). Reproductive ecology and growth of a population of brown trout (*Salmo trutta* L.) in an aquifer-fed stream of Old Castile. *Hydrobiologia*, 135 (1-2): 81-94.
- Lobón-Cerviá, J., Rincón, P. A. (1998). Field assessment of the influence of temperature on growth rate in a brown trout population. *Transactions of the American Fisheries Society*, 127 (5): 718-728.
- Lobón-Cerviá, J., Utrilla, C. G., Rincón, P. A., Amezcua, F. (1997). Environmentally induced spatio-temporal variations in the fecundity of brown trout *Salmo trutta* L.: trade-offs between egg size and number. *Freshwater Biology*, 38 (2): 277-288.
- López Álvarez, J. V. (1984). Observaciones sobre la alimentación natural de la trucha común (*Salmo trutta fario* L.) en algunos ríos de la cuenca del Duero. *Limnetica*, 1: 247-255.
- Lozano Rey, L. (1935). *Los peces fluviales de España*. Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Madrid.
- Lyse, A. A., Stefanson, S. O., Fernø, A. (1998). Behaviour and diet of sea trout post-smolts in a Norwegian fjord system. *Journal of Fish Biology*, 52: 923–936.
- Lyse, A. A., Stefanson, S. O., Fernø, A. (1998). Behaviour and diet of sea trout post-smolts in a Norwegian fjord system. *Journal of Fish Biology*, 52: 923–936.
- Machordom, A., García-Marín, J. L., Sanz, N., Almodovar, A., Pla, C. (1999). Allozyme diversity in brown trout (*Salmo trutta*) from central Spain: genetic consequences of restocking. *Freshwater Biology*, 41 (4): 707-717.
- Machordom, A., Suarez, J., Almodovar, A., Bautista, J. M. (2000). Mitochondrial haplotype variation and phylogeography of Iberian brown trout populations. *Molecular Ecology*, 9 (9): 1325-1338.
- Marschall, E. A., Crowder, L. B. (1995). Density-dependent survival as a function of size in juvenile salmonids in streams. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 52: 136-140.
- Marsden, J. E. (1997). Carp diet includes zebra mussels and lake trout eggs. *J. Freshwater Ecol.*, 12: 491-492.
- Martínez, P., Arias, J., Castro, J., Sánchez, L. (1993). Differential stocking incidence in brown trout (*Salmo trutta*) populations from northwestern Spain. *Aquaculture*, 114 (3-4): 203-216.
- Martínez, P., Bouza, C., Castro, J., Hermida, M., Pardo, B. G., Sanchez, L. (2007). Analysis of a secondary contact between divergent lineages of brown trout *Salmo trutta* L. from Duero basin using microsatellites and mtDNA RFLPs. *Journal of Fish Biology*, 71 (Suppl B): 195-213.

- Mason, J. C., Machidori, S. (1976). Populations of sympatric sculpins, *Cottus aleuticus* and *Cottus asper*, in four adjacent salmon-producing coastal streams on Vancouver Island, B. C. *Fishery Bulletin*, 74: 131–141.
- Mayo Rustarazo, M., Gallego Ballester, B., García de Jalón Lastra, D., Brotons Floria, P. A. (1995). Preferencias de hábitat de la trucha común en la época de freza, Río Dulce, Guadalajara. *Limnetica*, 11 (1): 49-54.
- Milner, N. J., Elliott, J. M., Armstrong, J. D., Gardiner, R., Welton, J. S., Ladle, M. (2003). The natural control of salmon and trout populations in streams. *Fisheries Research*, 62: 111–125.
- Milner, N. J., Gee, A. S., Hemsworth, R. J. (1979). Recruitment and turnover of populations of brown trout, *Salmo trutta*, in the upper River Wye, Wales. *J. Fish Biol.*, 15: 211–222.
- Montañés, C., Lobón-Cerviá, J. (1986). Feeding ecology of a population of brown trout (*Salmo trutta* L.) in an aquifer-fed stream of Old Castile, Spain. *Ekologia Polska*, 34 (2): 203-213.
- Montori, A., Terno de Figueroa, J. M., Santos, X. (2006). The diet of the Brown trout *Salmo trutta* (L.) during the reproductive period: size-related and sexual effects. *Internat. Rev. Hydrobiol.*, 91: 438-450.
- Mortensen, E. (1977). Population, survival, growth and production of trout *Salmo trutta* in a small Danish stream. *Oikos*, 28: 9–15.
- Mortensen, E. (1978). The population dynamics and production of trout (*Salmo trutta* L.) in a small Danish stream. Pp. 151-160. En: Moring, J. R. (Ed.). *Proceedings of the wild trout – catchable trout symposium*. Eugene, Oregon..
- Mortensen, E. (1985). Population and energy dynamics of trout *Salmo trutta* in a small Danish stream. *Journal of Animal Ecology*, 54: 869–882.
- Museth, J., Borgstrøm, Brittain, J. E. (2010). Diet overlap between introduced European minnow (*Phoxinus phoxinus*) and young brown trout (*Salmo trutta*) in the lake, Øvre Heimdalsvatn: a result of abundant resources or forced niche overlap? *Hydrobiologia*, 642: 93–100.
- Næsje, T. F., Jonsson, B. (1988). Impacted stress: a causal agent of reduced whitefish egg incubation time. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 45: 27–31.
- Næsje, T. F., Sandlund, O. T., Saksgård, R. (1998). Selective predation by brown trout (*Salmo trutta*) on polymorphic whitefish (*Coregonus lavaretus* L.). *Special Issues of Advances in Limnology*, 50: 283–294.
- Nelly-Quinn, M., Bracken, J. J. (1990). A seasonal analysis of the diet and feeding dynamics of brown trout, *Salmo trutta* L., in a small nursery stream. *Aquacult. Fish. Mgmt.*, 21: 107-124.
- Neveu, A. (1980). Les rythmes alimentaires en milieu naturel. En: Fontaine, M. (Ed.). *Nutrition des poissons*. Coll. Cnerma, Paris.
- Neveu, A. (1999). Feeding strategy of the brown trout (*Salmo trutta* L.) in running water. En: Baglinière, J. L., Maisse, G. (Eds.). *Biology and Ecology of the brown trout and sea trout*. Springer-Praxis Series in Aquaculture and Fisheries, Berlin.
- Nicola, G. G., Almodóvar, A. (2002). Reproductive traits of stream-dwelling brown trout *Salmo trutta* in contrasting neighbouring rivers of central Spain. *Freshwater Biology*, 47 (8): 1353-1365.
- Nicola, G. G., Almodóvar, A., Elvira, B. (2009). Influence of hydrologic attributes on brown trout recruitment in low-latitude range margins. *Oecologia*, 160: 515–524.
- Nicola, G. G., Almodóvar, A., Jonsson, B., Elvira, B. (2008). Recruitment variability of resident brown trout in peripheral populations from southern Europe. *Freshw. Biol.*, 53: 2364–2374.
- Nikolskii, G. V. (1963). *The ecology of fishes*. Academic Press, London.

- Nislow, K. H., Folt, C. L., Parrish, D. L. (1998). Food and foraging behavior in relation to microhabitat use and survival of age-0 Atlantic salmon. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 5: 116-127.
- Northcote, T. G. (1992). Migration and residency in stream salmonids—some ecological considerations and evolutionary consequences. *Nord. J. Freshwat. Res.*, 67: 5–17.
- Ojanguren A. F., Braña, F. (2003). Effects of size and morphology on swimming performance in juvenile brown trout (*Salmo trutta* L.). *Ecology of Freshwater Fish*, 12: 241-246.
- Olsen, E. M., Vøllestad, L. A. (2003). Microgeographical variation in brown trout reproductive traits: possible effects of biotic interactions. *Oikos*, 100: 483–492.
- Ormerod, S. J., Tyler, Stephanie, J., Lewis, J. M. S. (1985). 'Is the breeding distribution of Dippers influenced by stream acidity?'. *Bird Study*, 32 (1): 32-39.
- Oscoz, J., Escala, M. C., Campos, F. (2000). La alimentación de la trucha común (*Salmo trutta* L., 1758) en un río de Navarra (N. España). *Limnetica*, 18: 29-35.
- Oscoz, J., Leunda, P. M., Campos, F., Escala, M. C., Miranda, R. (2005). Diet of 0+ Brown trout (*Salmo trutta* L., 1758) from the river Erro (Navarra, North of Spain). *Limnetica*, 24: 319-326.
- Oscoz, J., Leunda, P. M., Campos, F., Escala, M. C., Miranda, R. (2008). Summer feeding relationships of the co-occurring hatchling brown trout *Salmo trutta* and Ebro minnows *Phoxinus phoxinus* in an Iberian river. *Acta Zoologica Sinica*, 54 (4): 675-685.
- Pakkasmaa, S., Piironen, J. (2001). Morphological differentiation among local trout (*Salmo trutta*) populations. *Biological Journal of the Linnean Society*, 72: 231–239.
- Palazón, S., Ruiz-Olmo, J., Gosálbez, J. (2004). The diet of the European mink (*Mustela lutreola* L., 1761) in Spain. *Mammalia*, 68 (2-3): 159-165.
- Parra, I., Almodovar, A., Nicola, G. G., Elvira, B. (2009). Latitudinal and altitudinal growth patterns of brown trout *Salmo trutta* at different spatial scales. *Journal of Fish Biology*, 74 (10): 2355-2373.
- Pedley, R. B., Jones, J. W. (1978). The comparative feeding behavior of brown trout, *Salmo trutta* L. and Atlantic salmon, *Salmo salar* L. in Llyn Dwythwch, Wales. *J. Fish Biol.*, 12: 239-256.
- Pemberton, R. (1976). Sea trout in North Agryll sea lochs. Part 2. Diet. *Journal of Fish Biology*, 9: 195–208.
- Rassmusen, G. (1986). The population dynamics of brown trout (*Salmo trutta* L.) in relation to year-class size. *Polskie Archiwum Hydrobiologii*, 33: 489-508.
- Ricker, W.E. (1954). Stock and Recruitment. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 11: 559–623.
- Rincón, P. A., Lobón-Cerviá, J. (1993). Microhabitat use by stream-resident brown trout: bioenergetics consequences. *Transactions of the American Fisheries Society*, 122: 575– 587.
- Rincón, P. A., Lobón-Cerviá, J. (1999). Prey-size selection by brown trout (*Salmo trutta* L.) in a stream in northern Spain. *Canadian Journal of Zoology*, 77: 755–765.
- Rincón, P. A., Lobón-Cerviá, J. (2002). Nonlinear self-thinning in a stream-resident population of brown trout (*Salmo trutta*). *Ecology*, 83 (7): 1808-1816.
- Roussel, J. M., Bardounet, A. (1999). Ontogeny of diel pattern of stream-margin habitat use by emerging brown trout, *Salmo trutta*, in experimental channels: influence of food and predator presence. *Environmental Biology of Fishes*, 56: 253–262.
- Rubin, J. F., Svensson, M. (1993). Predation by the noble crayfish, *Astacus astacus* (L.), on emerging fry of sea trout, *Salmo trutta* (L.). *Nordic Journal of Freshwater Research*, 68: 100-104.

Rustadbakken, A., L'Abbe'e-Lund, J. H., Arnekleiv, J. V., Kraabol, M. (2004). Reproductive migration of brown trout in a small Norwegian river studied by telemetry. *Journal of Fish Biology*, 64: 2–15.

Sánchez, J. (2009). *Biología de la alimentación de la trucha común (Salmo trutta Linné, 1758) en los ríos de Galicia*. Tesis doctoral. Universidade de Santiago de Compostela. Santiago de Compostela.

Sánchez, J., Cobo, F., González, M. A. (2007). Biología y la alimentación del salvelino, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill, 1814), en cinco lagunas glaciares de la Sierra de Gredos (Ávila, España). *Nova acta científica compostelana*, 16: 129-144.

Santamarina, J. (1993). Feeding ecology of a vertebrate assemblage inhabiting a stream of NW Spain (Riobo; Ulla basin). *Hydrobiologia*, 252 (2): 175-191.

Santos, X. (2004). Culebra viperina - *Natrix maura*. En: *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. Carrascal, L. M., Salvador, A. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/>

Sanz, N., García-Marín, J. L., Pla, C. (2000). Divergence of brown trout (*Salmo trutta*) within glacial refugia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57 (11): 2201-2210.

Savino, S. F., Miller, J. E. (1991). Crayfish (*Orconectes virilis*) feeding on young lake trout (*Salvelinus namaycush*): effects of rock size. *Journal of Freshwater Ecology*, 6: 161–169.

Schei, T. A., Jonsson, B. (1989). Habitat use of lake-feeding, allopatric brown trout in Lake Oppheimsvatnet, Norway. Pp. 156-168. En: Brannon, E., Jonsson, B. (Eds.). *Proceedings of the salmonid migration and distribution symposium*. University of Washington, Seattle.

Scott, D., Irvine, J. R. (2000). Competitive exclusion of brown trout *Salmo trutta* L., by rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* Walbaum, in lake tributaries, New Zealand. *Fisheries Management and Ecology*, 7: 225–237.

Sneider, B. (2000). Spawning microhabitat selection by brown trout in the Linthkanal, a mid-sized river. *Journal of Freshwater Ecology*, 15: 181–187.

Solomon, D. J. (1985). Salmon stocking and recruitment and stock enhancement. *Journal of Fish Biology*, 27 (A): 45-57.

Sømme, I. D. (1941). *Ørretboka*. Dybwads forlag, Oslo.

Sostoa, A., Lobón-Cerviá, J. (1989). Observations on feeding relationships between fish predators and fish assemblages in a Mediterranean stream. *Regulated Rivers: Restoration and Management*, 4: 157-163.

Steingrímsson, S. O., Gislason, G. M. (2002). Body size, diet and growth of landlocked brown trout, *Salmo trutta*, in the subarctic River Laxa, north-east Iceland. *Environmental Biology of Fishes*, 63: 417–426.

Stewart, D. C., Middlemas, S. J., Gardiner, W. R., Mackay, S., Armstrong, J. D. (2005). Diet and prey selection of cormorants (*Phalacrocorax carbo*) at Loch Leven, a major stocked trout fishery. *Journal of Zoology*, 267: 191-201.

Suárez, J. L., Reiriz, L., Anadón, R. (1988). Feeding relationships between two salmonid species and the benthic community. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 35: 341-351.

Teixeira, A., Cortes, R. M. V. (2006). Diet of stocked and wild trout, *Salmo trutta*: Is there competition for resources? *Folia Zool.*, 55 (1): 61–73.

Terán, M. T., Sierra, M. (1987). Organochlorine insecticides in trout, *Salmo trutta fario* L., taken from four rivers in Leon, Spain. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 38 (2): 247-253.

Thomas, J. D. (1967). The food and growth of brown trout (*Salmo trutta* L.) and its feeding relationships with the salmon parr (*Salmo salar* L.) and the eel (*Anguilla anguilla* (L.)) in the river Teify, West Wales. *Journal of Animal Ecology*, 31 (2): 175-205.

Thorpe, J. E. (1974). The movement of brown trout, *Salmo trutta* (L) in Loch Leven, Kinross, Scotland. *Journal of Fish Biology*, 6: 153–180.

Thorpe, J. E. (1988). Salmon migration. *Science Progress*, 72: 345–370.

Toledo, M. M., Lemaire, A. L., Bagliniere, J. L., Braña, F. (1993). Caracteristiques biologiques de la truite de mer (*Salmo trutta* L.) au nord de l'Espagne, dans deux rivieres des Asturies. *Bulletin Francais de la Peche et de la Pisciculture*, 330: 295-306.

Toledo, M. M., Lemaire, A. L., Bagliniere, J. L., Braña, F. (1993). Caracteristiques biologiques de la truite de mer (*Salmo trutta* L.) au nord de l'Espagne, dans deux rivieres des Asturies. *Bulletin Francais de la Peche et de la Pisciculture*, 330: 295-306.

Vandeputte, M., Quillet, E., Chevassus, B. (2002). Early development and survival in brown trout (*Salmo trutta fario* L.): Indirect effects of selection for growth rate and estimation of genetic parameters. *Aquaculture*, 204 (3-4): 435-445.

Varios (2006). *Livro Vermelho dos Vertebrados de Portugal (peixes dulciquícolas e migradores, anfíbios, répteis, aves e mamíferos)*. Assírio & Alvim.

Vilas, R., Bouza, C., Castro, J., López, A., Martínez, P. (2010). Management units of brown trout from Galicia (NW: Spain) based on spatial genetic structure analysis. *Conservation Genetics*, 11 (3): 897-906.

Wankowski, J. W. (1979). Morphological limitations, prey size selectivity, and growth response of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*. *J. Fish Biol.*, 14: 89-100.

Waters, T. F. (1988). Fish production-benthos production relationships in trout streams. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 35: 545-561.

Watson, R. (1999). *Salmon, Trout & Char Of The World, A fisherman's Natural History*. Swan Hill Press, Shrewsbury.

Went, A. E. J. (1962). Irish sea trout, a review of investigations to date. *Scientific Progresses of the Royal Society of Dublin*, 1: 265–296.