

Estrategias de crecimiento de una población de salmón atlántico *Salmo salar* L., 1758 en condiciones ambientales diferentes

A. Fernández¹, G. Blanco¹, E. Vázquez¹, I. McCarthy² y J. A. Sánchez Prado¹

¹ Área de Genética. Departamento de Biología Funcional. Universidad de Oviedo. Julián Clavería, s/n. E-33006 Oviedo (Asturias), España. Correo electrónico: agusff@yahoo.com

² University of Texas Marine Science Institute, Port Aransas, TX78378, EE UU

Recibido en julio de 2001. Aceptado en febrero de 2002.

RESUMEN

Con la finalidad de conocer el desarrollo durante el primer año de vida en agua dulce de una población de salmón atlántico *Salmo salar* L., 1758 en una localización geográfica diferente de la de origen, se tomó una muestra de ejemplares procedentes del río escocés Shin y se comparó el crecimiento de una parte proporcional de la descendencia en España con el de la descendencia en Escocia. En el ámbito poblacional la talla de los individuos en España es mayor que en Escocia durante todos los meses estudiados; la tasa de crecimiento es mayor en España hasta febrero, pero en los últimos meses es más alta en Escocia. La segregación por tamaños (juveniles y preesguines) comienza en España, al menos, un mes antes. Entre los dos grupos fisiológicos de España y Escocia se encuentran diferentes estrategias de crecimiento. En el último mes, el tamaño de los esguines es igual en las dos muestras, pero el de los juveniles es mayor en la escocesa. Las tasas de crecimiento de la muestra escocesa también son superiores en los últimos meses en los dos grupos fisiológicos, pero la proporción de individuos de la población que llegan a esguines al final del experimento es superior en la muestra española.

Palabras clave: Esguines, juveniles, tasa de crecimiento.

ABSTRACT

Growth strategies under different environmental conditions of an Atlantic salmon *Salmo salar* L., 1758 population

The growth pattern of a salmon *Salmo salar* L., 1758 population from the Shin River (Scotland) was followed during the first year of freshwater life at two widely separated locations, in order to compare growth patterns under different environmental conditions. One sample from the Shin River was reared in Scotland, and another, from the same river, in Spain. At the population level, the Spanish fish were larger than the Scottish fish throughout the experiment. Growth rates were higher in Spain than in Scotland until February, but smaller at the end of the experiment. Segregation by size (parrs and pre-smolts) started at least one month earlier in Spain than in Scotland. There was also a different growth pattern between the Spanish and Scottish groups. In the last month of the trial, smolt length was the same for both samples, but Scottish parrs were larger than their Spanish counterparts. Parr and smolt growth rates were higher in Scotland in the last months, but the smolting individual ratio was higher in the Spanish sample.

Keywords: Smolting, parrs, growth rate.

INTRODUCCIÓN

En acuicultura, la elección de un stock adecuado para el cultivo de una especie concreta plantea un primer debate en relación con la eficiencia productiva. En ese sentido interesa que su comportamiento sea, al menos, el mismo en las nuevas condiciones de cultivo que en las de su lugar de origen. En este contexto se sitúa la cría de salmónidos y, en concreto, de salmón atlántico *Salmo salar* L., 1758.

El ciclo biológico del salmón atlántico presenta distintas fases definidas por características fisiológicas. En esta especie la coexistencia de individuos con distintas tasas de desarrollo determina una distribución bimodal de tallas al final del primer año de vida (Thorpe, Talbot y Villarreal, 1982; Metcalfe *et al.*, 1989; Nicieza, Braña y Toledo, 1991). La moda superior se corresponde con individuos que se transformarán en esguines con algo más de un año de vida en el río, mientras que en la moda inferior se sitúan aquellos individuos que no lo harán en ese año (Ricker, 1972; Thorpe, 1975, 1987). Este proceso de transformación antes de pasar al mar parece estar asociado a la capacidad de alcanzar una talla mínima en un momento determinado del desarrollo. El análisis de esa fase del desarrollo puede ser importante para los intereses de producción, dado que en el crecimiento juvenil reside, probablemente, una de las principales claves de todo el desarrollo posterior, con la posible influencia en la edad media y la talla de transformación en esguines, la supervivencia global y la edad de maduración.

Habiéndose demostrado la influencia de las condiciones ambientales (fotoperiodo, temperatura, disponibilidad de alimento y otras) y genéticas (Thorpe, 1986; Lundqvist *et al.*, 1986; Stefansson, Naevdal y Hansen, 1990; Nicieza, Braña y Toledo, 1991; Blanco *et al.*, 1998) en el crecimiento del salmón atlántico durante su fase de vida en agua dulce, se pretende comparar el desarrollo de una población cuando se cultiva en su ambiente de origen (Escocia en nuestro estudio) y cuando se cultiva en otro (España en este caso). Interesa conocer hasta qué punto las diferencias ambientales influyen en el desarrollo de una población, genéticamente idéntica a priori, y de ese modo en la eficiencia de la producción piscícola.

MATERIAL Y MÉTODOS

En diciembre de 1997 se obtuvieron huevos fecundados procedentes de, al menos, 20 machos y 20 hembras de salmón atlántico capturados en el río Shin (Escocia). Una parte de los huevos embrionados obtenidos se mantuvo en Escocia (en un centro de la Universidad de Aberdeen) y otra se trasladó a España (a la piscifactoría de Infiesto, dependiente de la Consejería del Principado de Asturias). En ambos casos las muestras se mantuvieron en balsas rectangulares de 250 litros de capacidad. Cuando los individuos alcanzaron el tamaño mínimo, se marcaron mediante inyección subcutánea de Alcian Blue® al 2% en la zona ventral, previa anestesia con MS222 (ácido 3-amino benzoico etil éster), asegurándose así la identificación individual a lo largo de todo el experimento.

Las marcas se realizaron de acuerdo a un código preestablecido de uno, dos o tres puntos en los laterales de las aletas pélvicas y dorsales del pez. Desde este momento (julio de 1998) y hasta la finalización del experimento (abril de 1999) se siguió el mismo régimen de alimentación ad libitum en las dos muestras mediante dispensadores automáticos. Se realizaron controles mensuales de longitud furcal (cm) y de peso (g), aunque en los resultados sólo se reflejan los obtenidos con la longitud, por ser una variable de medición menos errática que el peso. En abril de 1999 se procedió al sacrificio de los individuos y al establecimiento de los grupos fisiológicos. Éste se realizó siguiendo criterios morfológicos y se consideraron como esguines los individuos de mayor tamaño y coloración plateada más intensa, características de este grupo, y juveniles al resto de los individuos, más pequeños y de coloración más oscura, incluso con bandas en los flancos todavía, típicas de este grupo. El número de individuos que sobrevivieron hasta el final del experimento y con los que se realizó el análisis fue de 171 en Escocia y 69 en España.

La temperatura del agua de las balsas en Escocia varió entre 0 °C (en invierno) y 20 °C (en verano) y entre 6 °C y 22 °C en España.

La tasa específica de crecimiento entre meses (SGR) se calculó mediante la fórmula propuesta por Rowe y Thorpe (1990) y representa el incremento de longitud teniendo en cuenta el tiempo transcurrido entre dos mediciones consecutivas:

$$\text{SGR} = 100 (\ln C_2 - \ln C_1) / (T_2 - T_1)$$

donde C_2 y C_1 son las longitudes observadas en los tiempos 1 y 2 y $T_2 - T_1$ es el número de días transcurridos entre los tiempos 1 y 2.

RESULTADOS

Aunque los momentos de fecundación y eclosión de ambas muestras coincidieron respectivamente, se observaron diferencias significativas de tamaño entre ellas ya en el primer control de octubre de 1998 (figura 1), diferencias que se mantuvieron hasta el final del experimento. Si bien el número de individuos final en Escocia fue mayor que en España, no se observaron tasas de mortalidad diferencial entre ninguno de los grupos fisiológicos.

La distribución de tamaños pasa de ser unimodal en agosto de 1998 a ser claramente bimodal en noviembre de 1998 (figura 1). Esta bimodalidad refleja una variabilidad morfológica definida por los individuos que forman el grupo modal superior de la distribución y los que constituyen el grupo modal inferior. En ese momento, prácticamente todos los individuos de la réplica española (85 %) habían alcanzado la talla suficiente para integrarse en la moda superior de la distribución de los futuros preesguines que en la primavera siguiente sufrirán los cambios morfofisiológicos que les transformará en esguines; sin embargo, en la réplica de Escocia sólo el 50 % había alcanzado esta posición (figura 1).

El hecho de que las distribuciones de frecuencias de la longitud furcal sean distintas en las dos muestras estudiadas obliga a observar diferencias en el número de individuos por grupo entre ambas muestras, pero no en la composición cualitativa de los mismos. Es decir: en ambas muestras la clase modal superior esta constituida por individuos preesguines y la inferior por individuos juveniles.

En el ámbito poblacional, y durante todos los meses analizados, los tamaños en España son mayores ($T_{\text{inicial}} = 11,2$ cm, $T_{\text{final}} = 13,38$ cm) que en Escocia ($T_i = 8,95$ cm, $T_f = 11,36$ cm) ($p < 0,000$) (figura 2). Aunque la tasa de crecimiento final es mayor en Escocia que en España (0,120 frente a 0,098; $p < 0,000$), para la segunda se alcanzaron valores superiores en los primeros meses del experimento (octubre de 1998/enero de 1999), mientras que en Escocia se obtuvieron valores más altos en los últimos (marzo y abril de 1999) (figura 3).

La diferencia en el número de individuos de cada clase fisiológica en la composición de ambas muestras hacía que la comparación poblacional directa no fuera del todo fiable. Para eludir este inconveniente se realizó una comparación entre grupos fisiológicos. En las dos muestras el tamaño de los esguines siempre resultó mayor que el de los juveniles (T_f entre 14,08 y 8,18 cm en España, y entre 14,21 y 9,12 cm en Escocia) ($p < 0,000$). Al comparar los grupos fisiológicos entre las dos muestras durante todos los meses analizados, siempre se encontraron diferencias significativas. En octubre las diferencias entre las dos muestras se deben a los preesguines (11,6 y 10,5 cm; $p < 0,000$ respectivamente), en favor de los españoles. Estos resultados se mantienen hasta abril de 1999, cuando las muestras escocesa y española ya no presentan diferencias significativas (14,21 y 14,08 cm, respectivamente). Las diferencias entre muestras en abril de 1999 se deben al mayor tamaño de los juveniles escoceses (respectivamente 8,1 y 9,1 cm; $p < 0,05$) (figura 4). Que en el ámbito poblacional la muestra española sea mayor en este último mes se debe a la elevada proporción de esguines frente a la escocesa (85 % y 41 % respectivamente), lo que provoca que la media se desplace en favor de la muestra de España.

En noviembre de 1998, en las dos muestras, las tasas de crecimiento de los preesguines fueron mayores a las de los juveniles (España 0,251 y 0,080; Escocia 0,200 y 0,058; $p < 0,000$), pero fueron igualándose gradualmente hasta abril de 1999, cuando en la muestra escocesa los juveniles las rebasaron; en la muestra española se igualaron en marzo y posteriormente comenzaron a crecer en favor de los esguines (figura 5).

La mayor tasa de crecimiento de la muestra española desde octubre de 1998 a enero de 1999 se debe a los preesguines y los juveniles respectivamente, mientras que en marzo y abril los valores más altos de la muestra escocesa respecto a la española se deben por igual a los dos grupos (figura 5).

DISCUSIÓN

Son numerosos los estudios en los que se analiza el desarrollo de poblaciones de salmón atlántico en diferentes ambientes, incluso en las mismas condiciones ambientales (Thorpe, 1977; Saunders, Specker y Komourdjian, 1989; Nicieza, Reyes-

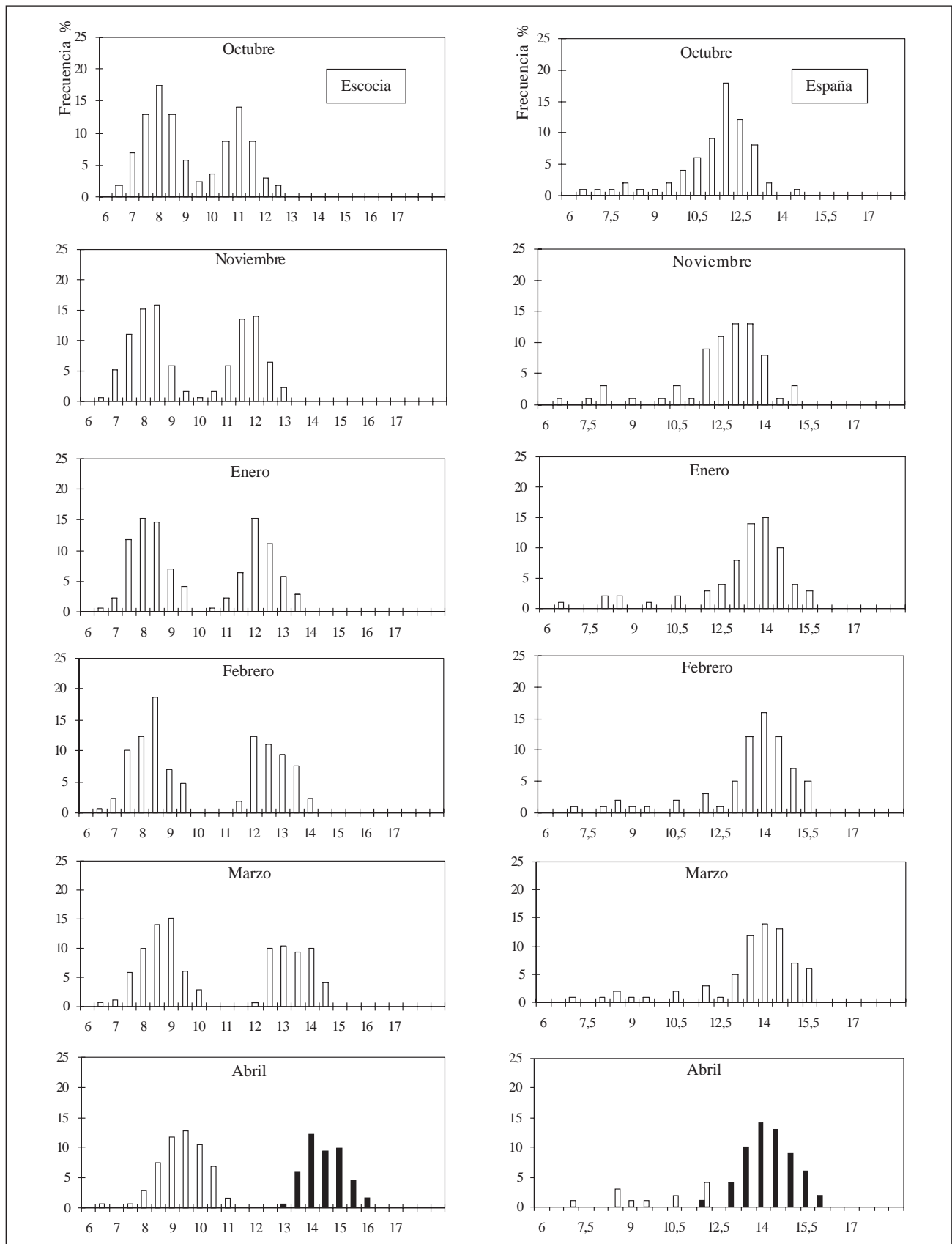


Figura 1. Distribuciones de las frecuencias relativas de tamaños (cm) de las dos réplicas a lo largo del experimento. En abril se destacan en negro las distribuciones de los esguines.

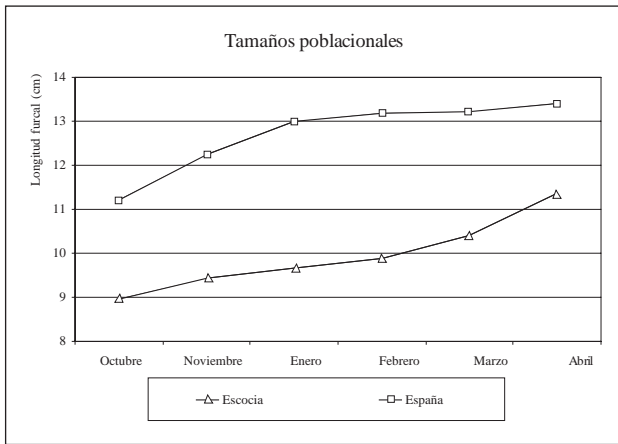


Figura 2. Evolución de tamaño poblacional en la muestra de Escocia y de España a lo largo del experimento.

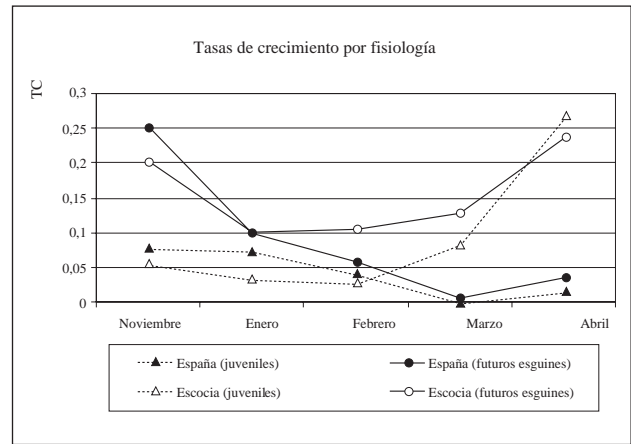


Figura 5. Evolución de las tasas de crecimiento por grupos fisiológicos en la muestra de España y Escocia a lo largo del experimento. La línea continua representa al grupo de futuros esguines y la discontinua a los juveniles.

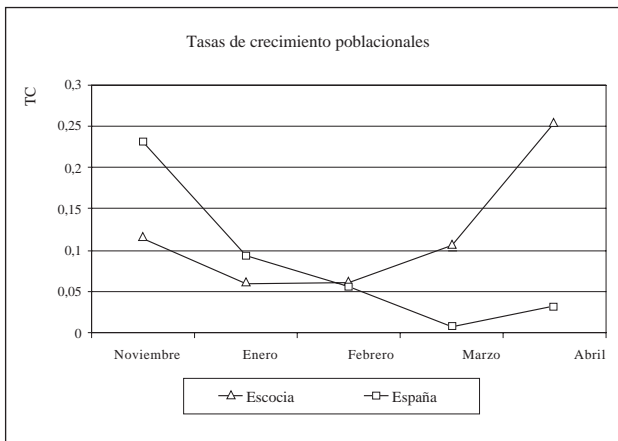


Figura 3. Evolución de las tasas de crecimiento (TC) poblacional en la muestra de Escocia y de España a lo largo del experimento.

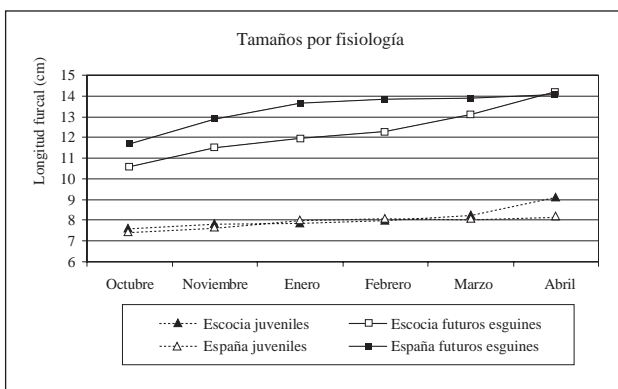


Figura 4. Evolución del tamaño por grupos fisiológicos en la muestra de Escocia y España a lo largo del experimento. La línea continua representa al grupo de futuros esguines y la discontinua a los juveniles.

tro de poblaciones (Thorpe *et al.*, 1980; Stefansson, Nævdal y Hansen, 1990). Pero no son tan conocidos los que analizan una misma población en zonas geográficas distintas y con las respectivas condiciones ambientales características. Son los que darían la información y los resultados necesarios en acuicultura para obtener un rendimiento óptimo de los cultivos.

Los resultados obtenidos muestran, de acuerdo con los trabajos mencionados, que los juveniles se segregan en dos modas de diferentes tamaños al final del primer año de vida; la inferior corresponde a los juveniles que se quedarán en el río ese año y la superior a la mayoría de esguines que van a migrar al mar (figura 1). Este proceso de esguinado parece estar asociado a la obtención de una talla mínima en un periodo de tiempo determinado del desarrollo (Saunders, Henderson y Glebe, 1982; Saunders, Specker y Komourdjian, 1989; Nicieza, Braña y Toledo, 1991; Nicieza, Reyes-Gavilán y Braña, 1994). Esta condición es necesaria pero no suficiente, de forma que no todos los juveniles que la obtengan se transformarán en esguines en primavera (figura 1).

Existen diferencias entre los umbrales de tamaño que permiten que los juveniles se incorporen en la moda de los futuros esguines (figura 1), diferencias que se producen, como se ha mencionado, incluso entre familias de la misma población. En este caso, la talla mínima en España es de 9 cm, mientras que en Escocia es de 10 cm. Este hecho queda reflejado en el tiempo necesario para poder distinguir las modas que definen las dos clases fisiológicas (figura

Gavilán y Braña, 1994). También existen estudios en los que se analiza el desarrollo de familias den-

1): mientras que en España se distinguen en octubre, en Escocia no lo hacen hasta noviembre. La estrategia de crecimiento desigual tiene una componente selectiva, en el sentido de conseguir un tamaño mayor de los esguines para reducir la mortalidad en la migración al mar cuando las condiciones ambientales son desfavorables, caso que se da en latitudes más septentrionales. El alcanzar esta talla mínima hace que los individuos entren en una fase de crecimiento rápido, que se refleja en la aparición de dos grupos de tamaño diferentes. Este hecho se observa tanto en poblaciones naturales como cultivadas (Thorpe *et al.*, 1980; Heggenes y Metcalfe, 1991; Presa, observación no publicada). Los individuos que pertenecen al grupo de preesguines tienen mayor crecimiento durante los meses de invierno que el grupo de juveniles en el mismo periodo (figura 5). Esta ralentización del crecimiento parece debida al estrés ocasionado por su menor tamaño, al comportamiento diferencial en las pautas de consumo de alimento en relación con el *status* social y a la menor eficiencia metabólica (Thorpe, 1977; Huntingford *et al.*, 1990; Thorpe *et al.*, 1990; McCarthy, Houlihan y Carter, 1992).

La influencia de la temperatura y el fotoperiodo sobre las tasas de crecimiento en el salmón atlántico se ha demostrado en varios estudios (Stefansson, Naevdal y Hansen, 1990; Colin y Thorpe, 1989; Kane, 1988; Villarreal, Torphe y Miles, 1988). Las diferencias significativas en las tasas de crecimiento entre nuestras dos muestras indican que siguen estrategias de desarrollo distintas (figuras 2-4). La muestra escocesa se ajusta a lo esperado, según la bibliografía, en este tipo de análisis, lo que no sucede con la española. Al ser muestras de hermanos, hecho corroborado tras el análisis a nivel enzimático (datos no publicados), este comportamiento desigual en el cultivo puede deberse a respuestas metabólicas dispares ante las nuevas condiciones ambientales en la muestra trasladada a España, tales como temperatura, fotoperiodo, condiciones físico-químicas del agua y otras.

Se sabe que en ríos con temperaturas más altas, dentro de los límites óptimos para una población, se acelera el desarrollo y mejoran algunas propiedades, como la tasa de crecimiento (Johnston y Saunders, 1981; Björnsson *et al.*, 1989; Thorpe *et al.*, 1989; Solbakken, Hansen y Stefansson, 1994); y también que esta tasa disminuye al incrementar la latitud (L'Abée-Lund *et al.*, 1989). Fisiológicamente, las tasas de crecimiento en la muestra escocesa

también se ajustan a lo esperado y los juveniles sólo rebasan a los esguines entre marzo y abril (figura 5); sin embargo, en la muestra española no lo hace en ningún momento, lo que puede estar provocado por un sesgo en los resultados dado el bajo número de individuos juveniles (N = 10).

Aunque al final, y probablemente debido a la interacción entre las condiciones ambientales y la eficiencia metabólica, la muestra española presenta un tamaño medio poblacional igual a la escocesa, su proporción de esguines es superior, debido a la mayor tasa de crecimiento en los primeros meses de vida, y, por tanto, su elección como stock de cultivo en España sería correcta con relación al rendimiento productivo en su lugar de origen.

AGRADECIMIENTOS

A la Conserjería de Agricultura y Pesca del Principado de Asturias por la cesión de sus instalaciones.

BIBLIOGRAFÍA

- Björnsson, B. T., B. Thorarensen, T. Hirano, T. Ogasawara y J. B. Kristinnsson. 1989. Photoperiod and temperature affect plasma growth hormone levels, growth, condition factor and hypoosmoregulatory ability of juvenile atlantic salmon (*Salmo salar* L.) during parr-smolt transformation. *Aquaculture* 82: 77-91.
- Blanco, G., P. Presa, E. Vázquez y J. A. Sánchez. 1998. Allozyme heterozygosity and development in atlantic salmon, *Salmo salar*. *Fish Physiology and Biochemistry* 19: 163-169.
- Colin, E. A. y J. E. Torphe. 1989. Photoperiod and temperature effects on early development and reproductive investment in atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Aquaculture* 79: 403-409.
- Heggenes, J. y N. B. Metcalfe. 1991. Bimodal size frequency distributions in wild juvenile atlantic salmon populations and their relationship with age at smolt migration. *J. Fish Biol.* 39: 905-907.
- Huntingford, F. A., N. B. Metcalfe, J. E. Thorpe, W. D. Graham y C. E. Adams. 1990. Social dominance and body size in atlantic salmon parr (*Salmo salar*). *J. Fish Biol.* 36: 877-881.
- Johnston, C. E. y R. L. Saunders. 1981. Parr-smolt transformation of yearling atlantic salmon, *Salmo salar* L., at several rearing temperatures. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38: 1189-1198.
- Kane, T. R. 1988. Relationship of temperature and time of initial feeding of atlantic salmon. *The Progressive Fish-Culturist* 50: 93-97.

- L'Abée-Lund, J. H., B. Jonsson, A. J. Jensen, L. M. Sættem, T. G. Heggberget, B. O. Johnsen y T. F. Naesje. 1989. Latitudinal variation in life history characteristics of sea-run migrant brown trout (*Salmo trutta*). *Journal of Animal Ecology* 58: 525-542.
- Lundqvist, H., W. C. Clarke, L. O. Eriksson, P. Funegard y B. Engstrom. 1986. Seawater adaptability in three different river stocks of Baltic salmon (*Salmo salar* L.) during smolting. *Aquaculture* 52: 219-229.
- McCarthy, I. D., D. F. Houlihan y C. G. Carter. 1992. The effect of feeding hierarchy on individual variability in daily feeding of rainbow trout, *Onchorrhynchus mykiss* (Walbaum). *J. Fish Biol.* 41: 257-263.
- Metcalfe, N. B., F. A. Huntingford, W. D. Graham y J. E. Thorpe. 1989. Early social status and the development of life-history strategies in atlantic salmon. *Proc. R. Soc. Lond.* 236: 7-19.
- Nicieza, A. G., F. Braña y M. M. Toledo. 1991. Development of length-bimodality and smolting in wild stocks of atlantic salmon, *Salmo salar* L., under different growth conditions. *J. Fish Biol.* 38: 509-523.
- Nicieza, A. G., F. G. Reyes-Gavilán y F. Braña. 1994. Differentiation in juvenile growth and bimodality patterns between northern and southern populations of atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Can. J. Zool.* 72: 1603-1610.
- Ricker, W. E. 1972. *Hereditary and environmental factors affecting certain salmonid populations. Stock concept in Pacific salmon.* H. R. MacMillan Lectures in Fisheries. Universidad British Columbia. Vancouver (C. B.): 27-160.
- Rowe, D. A. y J. E. Thorpe. 1990. Differences in growth between maturing and non-maturing male atlantic salmon *Salmo salar* L., parr. *J. Fish Biol.* 36: 643-658.
- Saunders, R. L., E. B. Henderson y B. D. Glebe. 1982. Precocious sexual maturation and smoltification in male atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Aquaculture* 28: 211-229.
- Saunders R. L., J. L. Specker y M. P. Komourdjian. 1989. Effect of photoperiod on growth and smolting in juvenile atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Aquaculture* 82: 103-117.
- Solbakken, V. A., T. Hansen y S. O. Stefansson. 1994. Effects of photoperiod and temperature on growth and parr-smolt transformation in atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and subsequent performance in seawater. *Aquaculture* 121: 13-27.
- Stefansson, S. O., G. Naevdal y T. Hansen. 1990. Growth of different families of atlantic salmon (*Salmo salar* L.) under three experimental photoperiods. *Aquaculture* 86: 271-281.
- Thorpe, J. E. 1975. Bimodal distribution of length of atlantic salmon (*Salmo salar* L.) under artificial rearing conditions. *J. Fish Biol.* 11: 175-184.
- Thorpe, J. E. 1977. Early maturity in male atlantic salmon. *Scott. Fish. Bull.* 42: 15-17.
- Thorpe, J. E. 1986. Age at first maturity in atlantic salmon (*Salmo salar* L.): freshwater period influences and conflicts with smolting. En: *Salmonid age at maturity (Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.)* 89: 7-14. Department of Fisheries and Oceans. Ottawa, Canadá.
- Thorpe, J. E. 1987. Smolting versus residency: developmental conflict in salmonids. *American Fisheries Society Symposium* J: 244-252.
- Thorpe, J. E., C. E. Adams, M. S. Miles y D. S. Keay. 1989. Some influence of photoperiod and temperature on opportunity for growth in juvenile atlantic salmon. (*Salmo salar* L.). *Aquaculture* 82: 119-126.
- Thorpe, J. E., R. I. G. Morgan, E. M. Ottaway y M. S. Miles. 1980. Time of divergence of growth groups between potential 1+ and 2+ smolts among sibling atlantic salmon. *J. Fish Biol.* 17: 13-21.
- Thorpe, J. E., C. Talbot, M. S. Miles y D. S. Keay. 1990. Control of maturation in cultured Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in pumped seawater tanks, by restricting food intake. *Aquaculture* 62: 1-10.
- Thorpe, J. E., C. Talbot y C. Villarreal. 1982. Bimodality of growth and smolting in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Aquaculture* 28: 123-132.
- Villarreal, C. A., J. E. Torphe y M. S. Miles. 1988. Influence of photoperiod on growth changes in juvenile atlantic salmon, *Salmo salar* L. *J. Fish Biol.* 33: 15-30.