

ESTRATEGIAS DE VIDA DE LAS ESPECIES ICTICAS EN UN RIO FLUCTUANTE EN EL SUR DE ESPAÑA: UNA VISION HOLISTICA

Life strategies in fish species inhabiting fluctuating streams in South Spain: a holistic conception

A. RODRIGUEZ-RUIZ*, L. ENCINA* Y C. GRANADO-LORENCIO*

RESUMEN

Nuestro trabajo revisa los resultados obtenidos desde 1987 a 1992 sobre la ictiofauna del río Guadalete (SW España), donde se relacionan las características particulares de los estilos de vida que presentan las especies de peces con los factores ambientales (características físico-químicas del medio y la disponibilidad de alimento). El Guadalete se caracteriza por ser un río de régimen mediterráneo y su ictiofauna está compuesta solamente por tres especies de ciprínidos: *Barbus sclateri* (76%), *Chondrostoma polylepis willkommi* (17%) y *Leuciscus pyrenaicus* (7%).

Las tres especies presentan la misma estrategia de vida caracterizada por: esperanza de vida corta, tasa de crecimiento elevada, temprana edad de maduración sexual, pequeña longitud en la maduración y primera puesta, alta inversión reproductora, elevada fecundidad y hábitos alimentarios generalistas. A pesar de presentar la misma estrategia, se detectan diferencias entre ellas debido a que desarrollan tácticas diferentes.

INTRODUCCION

Un ambiente estable puede permitir la existencia de comunidades con una complejidad relativa y un delicado equilibrio, mientras que un ambiente inestable es probable que presente asociaciones con

ABSTRACT

The paper reviews the relationships between the life-history strategies and habitat characteristics (physic-chemical variables of the environment and resource availability) of three cyprinid species inhabiting a fluctuating stream (Guadalete, Southern Spain) since 1987 to 1992. The Guadalete River has a Mediterranean regimen and a fish assemblage composed exclusively by *Barbus sclateri* (76%), *Chondrostoma polylepis willkommi* (17%) and *Leuciscus pyrenaicus* (7%).

The life strategy of these three fish species is characterized by: short life span, high growth rate, early age at maturity, small length at maturity and first breeding, high reproductive investment, high fecundity and generalist feeding habits. Nevertheless, in spite of showing the same strategy, differences have been detected among them due to having developed different tactics.

KEYWORDS: Life strategies and tactics. Fluctuating stream. Cyprinid.

una estructura mucho más simple, pero a su vez, que sea mucho más resistente (Bruton, 1989). Debido a esto, existen dos estilos de vida alternativos extremos en la naturaleza, uno apropiado para ambientes marginales, los cuales están sujetos a perturbaciones impredecibles y otros para ambientes más estables, donde los seres vivos parecen llegar a algún tipo de equilibrio con el ambiente. Los primeros están típicamente compuestos por especies oportunistas o altriciales y los segundos por especies en equilibrio o precociales. Entre estos dos extremos de vida en la naturaleza existe una amplia grada-

*Estación de Ecología Acuática Príncipe Alberto I de Mónaco. Isla de la Cartuja (Pabellón de Mónaco). Sevilla. España.

ción (Wootton, 1982, 1984; Balon, 1989a y b). Estos estilos de vida representan las diferentes respuestas dadas por las especies para las diferentes preguntas (presiones u oportunidades) hechas por el ambiente (Bruton, 1989).

Los sistemas fluviales de las regiones templadas, son ambientes altamente inestables para la vida acuática, debido a las extremas y a veces impredecibles fluctuaciones de su hidrología (Denslow, 1985). Dichas circunstancias llegan a ser límites en los ríos de régimen mediterráneo, en el que alternan períodos de avenidas con períodos en los que la ausencia de lluvias, junto con las elevadas temperaturas, originan notables descensos de caudal, con formaciones de rosarios de charcas prácticamente aisladas del cauce principal, o incluso la desecación completa del mismo. Las especies que vivan en estos sistemas tienen que desarrollar forzosamente estrategias de vida que minimicen la acción de los factores negativos permitiéndoles su supervivencia (Balon, 1983; Bye, 1984; Cambray y Bruton, 1984; Bruton, 1989; Wootton, 1990). Entender el funcionamiento y la coexistencia de las poblaciones de peces dentro de ecosistemas fluctuantes necesita ser considerado bajo una visión holística.

Dentro del grupo de los vertebrados, los peces, en virtud de su enorme plasticidad fenotípica y flexibilidad epigenética, son ideales para el estudio de los mecanismos de estilos de vida alternativos (Power *et al.*, 1988; Resh *et al.*, 1988). La ictiofauna del Río Guadalete nos ofrece un ejemplo bastante peculiar para ser estudiado. Por un lado, presenta una ictiocenosis con un alto grado de endemismo y una diversidad muy baja (barbo, *Barbus sclateri* Günther, 1868, boga, *Chondrostoma polylepis willkommii* Steindachner, 1866 y cachuelo, *Leuciscus pyrenaicus* Günther, 1862), y por otro, estas especies han tenido que evolucionar en el seno de un ambiente que si no es impredecible, al menos, es altamente fluctuante.

El río Guadalete, situado al Sur de la Península Ibérica, se caracteriza por su régimen térmico y las grandes fluctuaciones estacionales de caudal y disponibilidad del alimento. La temperatura media anual oscila entre los 10 °C y 25 °C. Durante la estación de lluvias (Noviembre-Enero) se incrementa mucho el caudal (la Sierra de Grazalema registra 2200 l/m² convirtiéndose en el lugar más lluvioso de la Península Ibérica), mientras que durante la estación de verano, apenas se registran lluvias que unido a las altas temperaturas, desembocan en una larga sequía (M.O.P., 1964). El tramo alto del río Guadalete presenta una vegetación de

orilla bien conservada, las especies más abundantes son *Myrtus communis*, *Nerium oleander* y *Typha domingensis*. Las algas del perifiton están compuestas por asociaciones de *Cladophoretum glomeratae* (Margalef, 1983), y las especies de macroinvertebrados indican una buena calidad del agua (Gallardo, 1991, 1993; Prenda, 1993).

MATERIAL Y METODO

El Río Guadalete (167 km. de longitud, 3677 km² de cuenca, 1020 m.s.n.m. y 0.61% de pendiente), presenta en su curso medio dos embalses: Bornos y Arcos. El área de estudio comprende desde el nacimiento (Sierra de Grazalema) hasta el embalse de Bornos, estableciéndose seis estaciones a lo largo del cauce (Fig. 1).

Los muestreos se realizaron mensualmente desde septiembre de 1987 hasta agosto de 1989 en las seis estaciones de muestreo seleccionadas, y luego más tarde a partir de diciembre de 1990 hasta diciembre de 1992 (bimensualmente) sólo las tres primeras estaciones. En cada estación de muestreo, se realizaron una serie de medidas *in situ* (anchura, profundidad, velocidad, temperatura, oxígeno, conductividad y pH) y fueron recogidas muestras de agua para el análisis de diferentes parámetros (DOO, materia en suspensión, dureza, nutrientes) con el fin de caracterizar cada una de las estaciones. Las principales características físico-químicas se presentan en las Tablas 1 y 2.

Los peces fueron capturados mediante pesca eléctrica (220V, 0.6 - 1 A y 1200 W). Cada individuo fue medido (longitud total, mm), pesado (g). El 90% de las capturas fueron retornadas al río. Una muestra representativa de cada talla y estación de muestreo fue seleccionada y transportada al laboratorio. La edad de cada individuo fue determinada examinando las escamas y/u opérculo bajo lupa binocular y por el método de Petersen (Bagenal y Tesch, 1978). Para el crecimiento estacional se utilizó en cada clase de edad la longitud total modal en cada uno de los meses de estudio. Se utilizó el factor de condición de Fulton (Bagenal y Tesch, 1978) cuya expresión es: $I.C. = (W / L^3) * 10^2$ y el factor de nutrición I.N. = $(Wevis / L^3) * 10^2$, donde W es el peso total (g), Wevis es el peso eviscerado (g) y Lt es la longitud total (cm), como índices indirectos de crecimiento. Se examinó la proporción de sexos (sex-ratio), se observó la edad a la primera maduración (50% de los individuos tienen las gónadas maduras, Bagenal, 1978); el ciclo



FIGURA 1. Localización del Río Guadalete y estaciones de muestreo (36°45'N y 5°23'W, 36°52'N y 5°40'W).

reproductivo se analizó mediante el índice gonadosomático, cuya expresión es: $I.G.S. = (W_{gnd} / W) * 100$, donde W_{gnd} es el peso de la gónada (g) y W es el peso total (g). Para el estudio de la fecundidad absoluta se contabilizaron los óvulos por gónada, y relativizándola al peso total de la hembra se obtiene la fecundidad relativa (Marte y Lacanilao, 1986). La alimentación fue analizada por el método de frecuencia, porcentaje de abundancia y contenido energético. La inversión energética somática y reproductora, así como el contenido energético de la dieta, se analizó mediante una bomba calorimétrica no adiabática (Parr modelo 1300) previamente liofilizadas (Virtis modelo FM-5 SL) las muestras (Encina, 1991).

RESULTADOS

La ictiofauna del río Guadalete está formada por especies pertenecientes exclusivamente a la familia Cyprinidae, y está compuesta por un 76% de barbo, un 17% de boga y un 7% de cachuelo. Representando la frecuencia de longitud total de los individuos capturados para cada especie a lo largo del río (Fig. 2), se detecta que la mayor parte de la población de barbos oscilan sus longitudes entre 100 mm y los

230 mm, no superando casi nunca los 300 mm, individuos mayores a estas longitudes sólo se capturan en los embalses. Para la boga las longitudes más frecuentes encontradas en el río son hasta los 170 mm, individuos superiores a los 200 mm, sólo se pescan en los embalses. En cuanto al cachuelo, por regla general no sobrepasan los 140 mm, siendo capturados únicamente en el río. Sin embargo, en las tres especies se detecta un dominio para ciertas longitudes que se corresponde con ciertas edades.

En la figura 3 se presenta el patrón de crecimiento estacional general para las tres especies del río, observándose un rápido crecimiento desde finales de la primavera hasta bien entrado el otoño, viéndose detenido durante el invierno y principios de primavera, presentando un crecimiento de 5 ó 6 meses. Observando la evolución anual del índice de condición para cada especie (Fig. 4) independientemente de la clase de edad y zona muestreada, presenta un leve incremento durante el otoño, seguido de una ralentización en la época invernal y un rápido incremento durante la primavera, culminando durante la época reproductora. Durante la época post-reproductora se registra un descenso, alcanzando el mínimo durante el estiaje. Por regla general, el descenso post-reproductor está más acusado en hembras que en machos. Esta misma dinámica es

TABLA 1. Tamaño de muestra (N), media (X), varianza (Vz), desviación estándar (SD), mínimo (Mín) y máximo (Máx) para las características físicas analizadas en las diferentes estaciones de muestreo. A= Anchura; Pf= Profundidad; Vol= Volumen; S= Area; Poza= Porcentaje de poza en la estación de muestreo; V= Velocidad; T°= Temperatura.

| | A (m) | Pf (cm) | Vol (m ³) | S (m ²) | POZA (%) | V(cm/s) | T°(°C) |
|-----|-------|---------|-----------------------|---------------------|----------|---------|--------|
| S-1 | | | | | | | |
| N | 24 | 24 | 24 | 24 | 24 | 24 | 24 |
| X | 6.36 | 20.42 | 194.16 | 736.94 | 29.60 | 38.23 | 14.0 |
| Vz | 5.52 | 111.28 | 7141.22 | 28128.70 | 340.83 | 9366.03 | 26.8 |
| SD | 2.35 | 10.54 | 84.50 | 167.71 | 18.46 | 30.59 | 5.2 |
| Mín | 0 | 0 | 82.15 | 446 | 0 | 0 | 6 |
| Máx | 11.3 | 44 | 438.46 | 1160.98 | 100 | 135.23 | 24.2 |
| S-2 | | | | | | | |
| N | 24 | 24 | 24 | 24 | 24 | 24 | 24 |
| X | 3.66 | 12.54 | 262.37 | 858.41 | 60.31 | 25.36 | 16.5 |
| Vz | 12.64 | 168.60 | 85826.20 | 276366.00 | 1803.85 | 349.41 | 46.8 |
| SD | 3.55 | 12.98 | 292.96 | 525.70 | 42.47 | 18.69 | 6.8 |
| Mín | 0 | 0 | 44.18 | 349.39 | 0 | 0 | 8 |
| Máx | 11.4 | 52 | 1000 | 2000 | 100 | 58 | 26 |
| S-3 | | | | | | | |
| N | 24 | 24 | 24 | 24 | 24 | 24 | 24 |
| X | 11.69 | 23.69 | 264.45 | 1256.85 | 11.84 | 53.44 | 16.0 |
| Vz | 18.37 | 109.14 | 25643.00 | 152756.00 | 30.81 | 2081.13 | 25.7 |
| SD | 4.28 | 10.44 | 160.13 | 390.84 | 5.55 | 45.61 | 5.1 |
| Mín | 7.5 | 10 | 98.69 | 868.34 | 0 | 13.50 | 8.5 |
| Máx | 26 | 52 | 754 | 2600 | 16.27 | 245.62 | 25.2 |
| S-4 | | | | | | | |
| N | 24 | 24 | 24 | 24 | 24 | 24 | 24 |
| X | 14.13 | 34.79 | 460.37 | 1379.56 | 8.12 | 43.68 | 16.4 |
| Vz | 11.72 | 423.65 | 90184.90 | 118512.00 | 33.81 | 1271.58 | 43.1 |
| SD | 3.42 | 20.58 | 300.30 | 344.25 | 5.81 | 35.65 | 6.6 |
| Mín | 9 | 9.6 | 183.91 | 905.30 | 0 | 5.25 | 6 |
| Máx | 26 | 81 | 1340 | 2600 | 22 | 130 | 28 |
| S-5 | | | | | | | |
| N | 24 | 24 | 24 | 24 | 24 | 24 | 24 |
| X | 18.11 | 24.13 | 500.39 | 1803.41 | 20.36 | 66.92 | 17.7 |
| Vz | 41.94 | 268.76 | 181851.00 | 455087.00 | 219.45 | 1357.71 | 39.3 |
| SD | 6.47 | 16.39 | 426.44 | 674.60 | 14.81 | 36.84 | 6.3 |
| Mín | 9.2 | 6 | 80.8 | 736 | 0 | 20.28 | 6.5 |
| Máx | 30 | 70 | 2100 | 3000 | 44.55 | 148.67 | 28 |
| S-6 | | | | | | | |
| N | 17 | 17 | - | - | - | 11 | 17 |
| X | 30.92 | 111.47 | - | - | - | 82.99 | 15.7 |
| Vz | 12.67 | 142.06 | - | - | - | 2238.84 | 36.6 |
| SD | 12.67 | 142.06 | - | - | - | 47.31 | 6.1 |
| Mín | 4.8 | 19.2 | - | - | - | 0 | 7.2 |
| Máx | 45 | 500 | - | - | - | 174.5 | 30 |

observada en la evolución anual que presenta el índice de nutrición (Fig. 5) en cada especie. Además ambos índices están correlacionados de forma significativa y positivamente con la evolución anual que presenta la energía de los tejidos somáticos en las tres especies (Encina, 1991), en donde el cachuelo presenta unos valores tanto para el índice de condi-

ción como para el de nutrición y contenido energético somático (Fig. 6) superiores, seguido del barbo y por último la boga.

La relación machos/hembras (sex-ratio) para las tres especies ha sido representada en la figura 7, registrándose un dominio absoluto significativamente por parte de los machos (4.11 para barbo,

TABLA 2. Tamaño de muestra (N), media (X), varianza (Vz), desviación estándar (SD), mínimo (Mín) y máximo (Máx) para los parámetros químicos analizados en los diferentes estaciones de muestreo. O₂= Oxígeno (% saturación); DQO= Demanda química de oxígeno (mg/l); Mat= Materia en suspensión (mg/l); Cd= Conductividad (μS); Dza=Dureza (°F); NH₄= Amonio (mg/l); NO₃= Nitrato (mg/l); PO₄= Fosfato (mg/l); Perf.= Perifiton (mg a/m²).

| | O ₂ % | DQO mg/l | Mat. mg/l | Cd μS | Dza °F | pH | NH ₄ mg/l | NO ₃ mg/l | PO ₄ mg/l | Perf. mg a/m ² |
|-----|---------------------|-------------|--------------|----------|-----------|------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|------------------------------|
| S-1 | | | | | | | | | | |
| N | 24.0 | 24.0 | 24.0 | 24.0 | 24.0 | 24.0 | 24.0 | 24.0 | 24.0 | 24.0 |
| X | 103.5 | 3.4 | 5.1 | 704.2 | 47.3 | 8.2 | 0.8 | 0.3 | 0.4 | 110.9 |
| Vz | 803.1 | 7.7 | 35.8 | 37771.4 | 208.5 | 0.3 | 1.2 | 0.1 | 0.4 | 6851.7 |
| SD | 28.4 | 2.8 | 5.9 | 194.4 | 14.4 | 0.5 | 1.1 | 0.2 | 0.6 | 82.7 |
| Mín | 66.0 | 1.4 | 0.4 | 283.0 | 22.1 | 7.1 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.8 |
| Máx | 215.2 | 15.4 | 27.2 | 950.0 | 83.6 | 9.0 | 4.2 | 0.7 | 2.9 | 318.9 |
| S-2 | | | | | | | | | | |
| N | 24.0 | 24.0 | 24.0 | 24.0 | 24.0 | 24.0 | 24.0 | 24.0 | 24.0 | 24.0 |
| X | 111.9 | 3.3 | 13.1 | 1080.0 | 80.8 | 7.9 | 0.5 | 0.2 | 0.2 | 78.1 |
| Vz | 496.8 | 7.3 | 109.3 | 217379.0 | 1073.7 | 0.1 | 0.2 | 0.1 | 0.1 | 3829.5 |
| SD | 22.3 | 2.7 | 10.4 | 466.2 | 32.8 | 0.4 | 0.5 | 0.1 | 0.2 | 61.8 |
| Mín | 91.1 | 1.2 | 3.8 | 323 | 26.1 | 7.6 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 16.8 |
| Máx | 180.1 | 11.8 | 34.4 | 1700 | 151.8 | 8.9 | 1.9 | 0.3 | 0.8 | 237.2 |
| S-3 | | | | | | | | | | |
| N | 24.0 | 24.0 | 24.0 | 24.0 | 24.0 | 24.0 | 24.0 | 24.0 | 24.0 | 24.0 |
| X | 93.8 | 4.5 | 29.6 | 1082.1 | 46.9 | 8.1 | 0.3 | 0.7 | 0.5 | 146.0 |
| Vz | 400.1 | 9.2 | 578.1 | 88331.3 | 151.4 | 0.1 | 0.1 | 0.1 | 0.5 | 13145.8 |
| SD | 20.1 | 3.1 | 24.1 | 297.2 | 12.3 | 0.3 | 0.2 | 0.3 | 0.7 | 114.7 |
| Mín | 58.0 | 2.0 | 9.8 | 424.0 | 24.1 | 7.4 | 0.0 | 0.0 | 0.1 | 15.1 |
| Máx | 152.7 | 14.6 | 126.1 | 1624.0 | 80.2 | 8.6 | 0.9 | 1.1 | 3.1 | 477.3 |
| S-4 | | | | | | | | | | |
| N | 24.0 | 24.0 | 24.0 | 24.0 | 24.0 | 24.0 | 24.0 | 24.0 | 24.0 | 24.0 |
| X | 98.3 | 7.3 | 97.9 | 1241.3 | 67.7 | 8.2 | 0.9 | 0.8 | 2.6 | 72.6 |
| Vz | 738.9 | 82.3 | 59282.3 | 147635.0 | 441.4 | 0.1 | 4.8 | 0.4 | 116.3 | 2809.6 |
| SD | 27.2 | 9.1 | 243.5 | 384.2 | 21.1 | 0.3 | 2.2 | 0.6 | 10.8 | 53.0 |
| Mín | 42.0 | 2.1 | 12.4 | 639.0 | 36.4 | 7.3 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.1 |
| Máx | 175.8 | 40.0 | 1226.0 | 1850.0 | 140.4 | 8.8 | 10.9 | 2.3 | 53.1 | 155.6 |
| S-5 | | | | | | | | | | |
| N | 24.0 | 24.0 | 24.0 | 24.0 | 24.0 | 24.0 | 24.0 | 24.0 | 24.0 | 24.0 |
| X | 83.7 | 7.9 | 78.1 | 1337.2 | 69.8 | 7.9 | 1.2 | 0.9 | 1.0 | 98.9 |
| Vz | 659.6 | 40.3 | 19273.7 | 163276.0 | 554.5 | 0.2 | 6.2 | 1.4 | 3.9 | 6829.4 |
| SD | 25.7 | 6.3 | 138.8 | 404.1 | 23.5 | 0.4 | 2.5 | 1.2 | 1.9 | 82.6 |
| Mín | 30.8 | 3.3 | 9.4 | 649 | 35.8 | 7.0 | 0.1 | 0.0 | 0.0 | 0.6 |
| Máx | 132.7 | 32.4 | 673.3 | 185 | 139.6 | 8.8 | 12.7 | 5.9 | 9.4 | 242.2 |
| S-6 | | | | | | | | | | |
| N | 17.0 | 17.0 | 17.0 | 17.0 | 17.0 | 17.0 | 17.0 | 17.0 | 17.0 | 17.0 |
| X | 93.3 | 13.1 | 100.7 | 1359.1 | 69.5 | 8.1 | 1.1 | 1.2 | 0.9 | 113.8 |
| Vz | 995.5 | 137.9 | 46543.8 | 164093.0 | 273.9 | 0.2 | 1.2 | 2.2 | 3.4 | 6486.5 |
| SD | 31.5 | 11.7 | 215.7 | 405.1 | 16.5 | 0.5 | 1.1 | 1.5 | 1.8 | 80.6 |
| Mín | 20.0 | 4.2 | 20.0 | 750.0 | 39.6 | 7.4 | 0.1 | 0.1 | 0.0 | 2.5 |
| Máx | 158.0 | 48.9 | 925.3 | 1900.0 | 108.0 | 8.9 | 4.3 | 6.3 | 6.1 | 258.2 |

1.37 para boga y 1.62 para cachuelo). Pero este dominio no es constante a lo largo de la vida de estas especies, siendo dominantes los machos durante los primeros años de vida, y las hembras en edades superiores, llegando incluso a desaparecer los machos a partir de ciertas edades (7+ en barbo, y 3+ en cachuelo), teniendo en cuenta que individuos supe-

riores a la clase de edad 5+ en barbo y 3+ en boga, sólo se capturan en los embalses (donde el sex-ratio está muy equilibrado, Rodríguez-Ruiz, 1992).

El desarrollo gonadal, estudiado mediante la evolución anual del índice gonadosomático, para las tres especies es bastante semejante (Fig. 8). Aparece un período quiescente durante el verano,

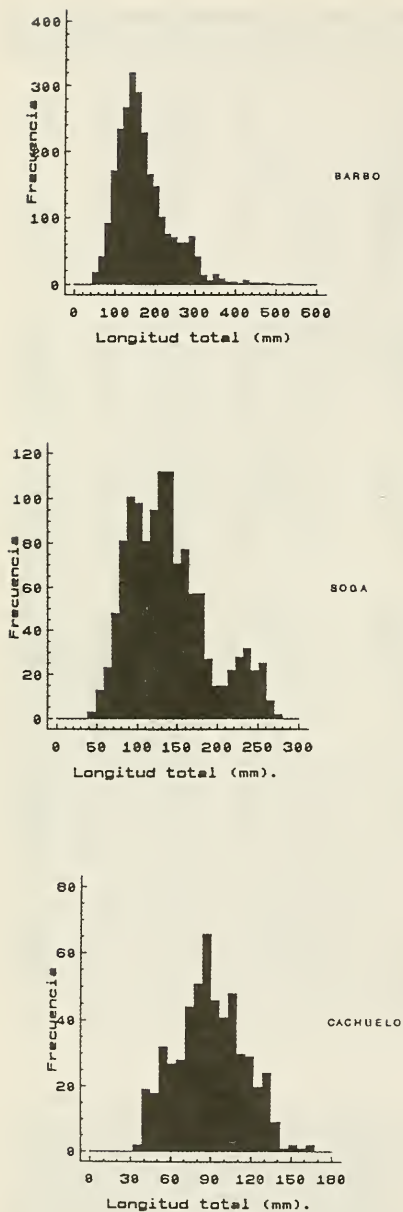


FIGURA 2. Frecuencias de longitudes totales (mm) para cada especie durante el período de estudio.

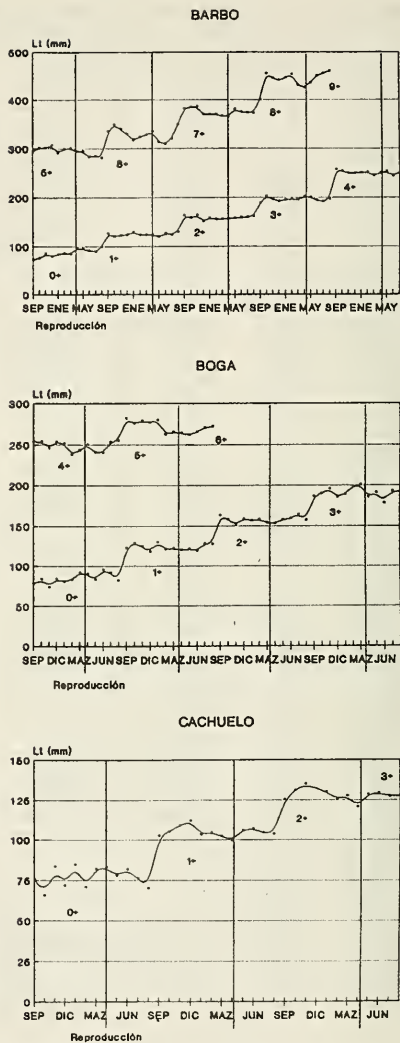


FIGURA 3. Crecimiento estacional para las tres especies que habitan en el río Guaudalete.

una reactivación gonadal a partir del otoño más importante en las hembras que en los machos, que se ve detenida durante el invierno, con un fuerte incremento en la primavera, alcanzándose el máxi-

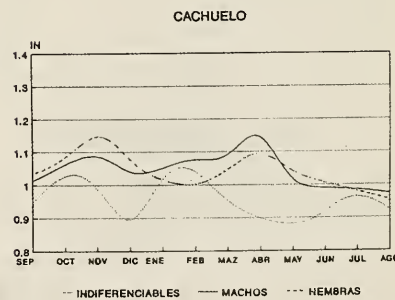
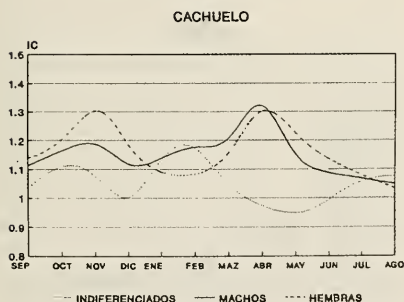
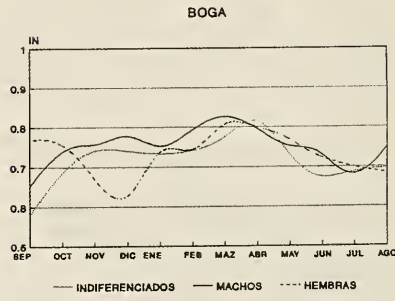
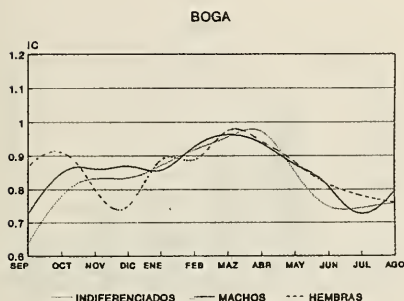
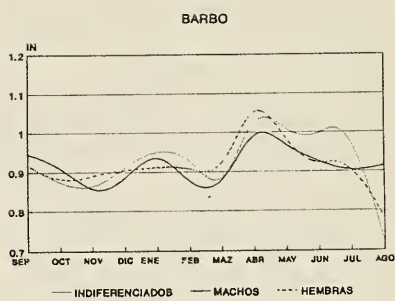
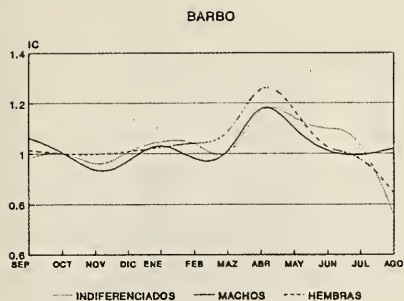


FIGURA 4. Evolución anual de los valores medios para el índice de condición (IC) en machos, hembras e indiferenciados para cada especie.

FIGURA 5. Evolución anual de los valores medios para el índice de nutrición (IN) en machos, hembras e indiferenciados para cada especie.

mo en Abril-Mayo. Esta misma dinámica la describe la evolución anual del contenido energético gonadal en las tres especies (Fig. 9), donde las hembras presentan en todos los casos una mayor inversión reproductora que los machos, y de todas

ellas, son los cachuelos los que mayor inversión reproductora presentan, seguidos del barbo y por último la boga. Por otra parte, observando la fecundidad absoluta que presentan estas especies a lo largo de su vida (Tabla 3), se detecta un incremento

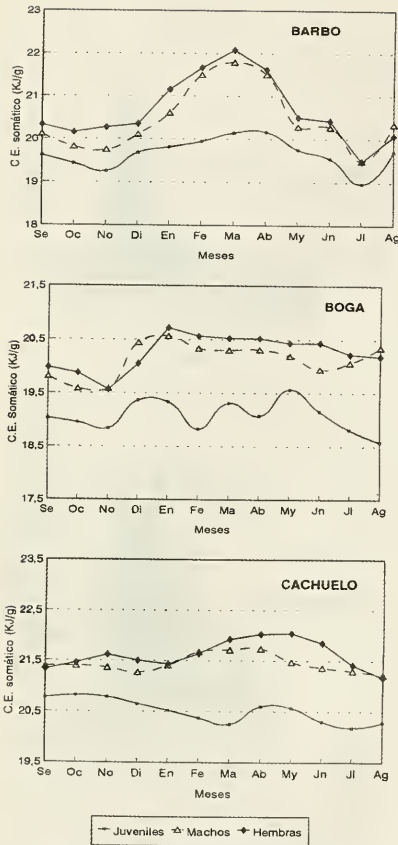


FIGURA 6. Dinámica del contenido energético somático (C.E. somático; valores medios, KJ/g) para hembras, machos y juveniles en cada especie.

conforme aumenta la longevidad, este hecho no se aprecia en la fecundidad relativa, presentando el cachuelo la mayor frente al barbo y boga.

En la figura 10 se han representado la composición estacional de la alimentación y la evolución anual del contenido energético de la dieta para las tres especies. El régimen alimentario del barbo es de tipo omnívoro, estando constituido esencialmente por material de tipo detrítico, algas ramoneadas del perifiton y macroinvertebrados, aunque presente variaciones estacionales durante el ciclo anual. En la boga, la dieta está integrada casi exclusivamente por detrito y sedimentos a lo largo

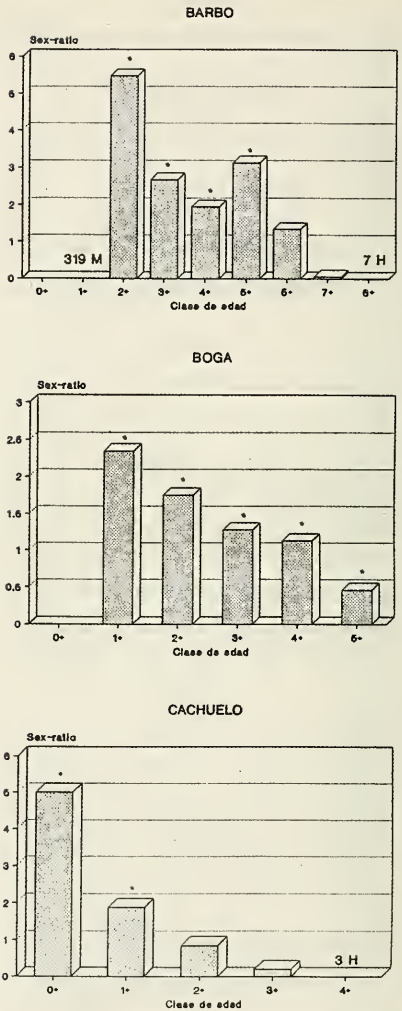


FIGURA 7. Proporción de machos y hembras (Sex-ratio) por clase de edad en las tres especies (*diferencias significativas, $P < 0.01$). 319 M= Sólo se registran machos. 7H y 3H= Sólo se registran hembras).

de todo el año, mientras que en el cachuelo lo está casi exclusivamente por macroinvertebrados, siendo las larvas de efémeras y tricópteros los componentes más habituales, dependiendo de la época del

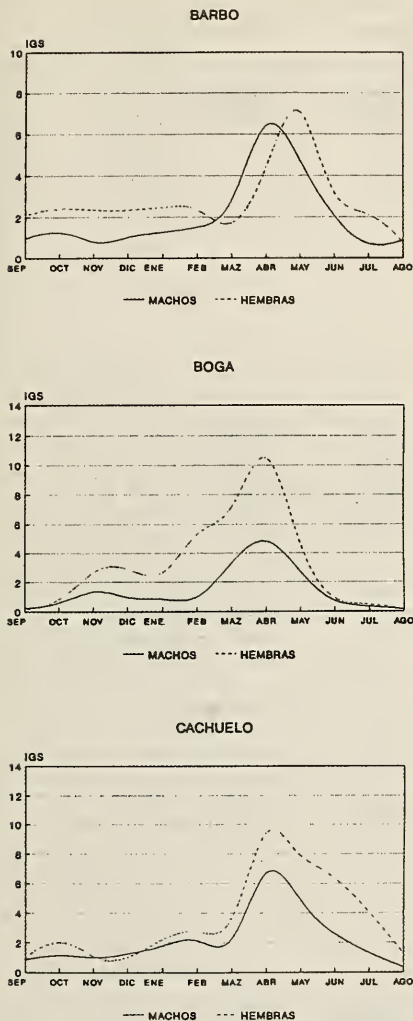


FIGURA 8. Evolución anual de los valores medios para el índice gonadosomático (IGS) en cada especie.

año. Por otra parte, en barbo y cachuelo existen diferencias ontogénicas en su alimentación, mientras que los juveniles del barbo son microcarnívoros, los adultos pasan a ser principalmente ramoneadores (Encina y Granado-Lorencio, 1997a) y los juveni-

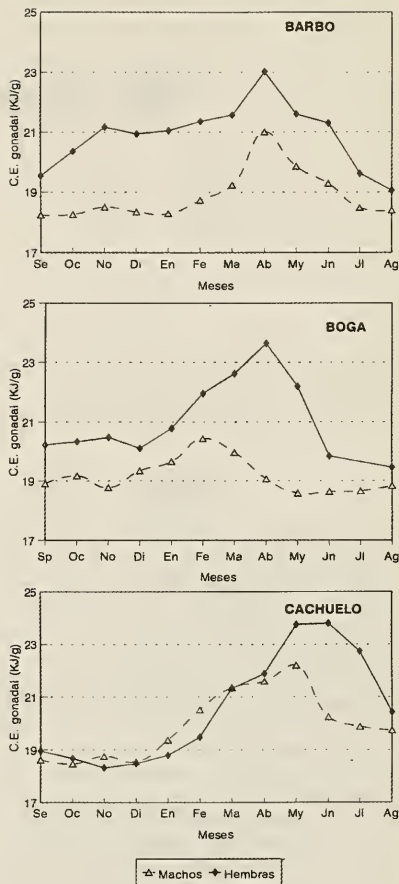


FIGURA 9. Dinámica del contenido energético gonadal (C.E. gonadal: valores medios, KJ/g) para machos y hembras en cada especie.

les del cachuelo ingieren presas de pequeño tamaño y menor energía aumentando el tamaño y el contenido energético tal y como van creciendo (Encina y Granado-Lorencio, 1997b). Existe una relación entre el contenido energético del soma, los estados de condición y nutrición, la inversión reproductora y la eficiencia en la conversión del alimento con la dieta de estas tres especies (Encina, 1991). El cachuelo (microcarnívoro) es la especie que presenta los

TABLA 3. Fecundidad absoluta (Fa) y Fecundidad relativa (Fr) por clase de edad y especie. n= Tamaño de la muestra.

| Edad | barbo | | | boga | | | cachuelo | | |
|------|-------|------|-------|------|------|-------|----------|------|--------|
| | n | Fa | Fr | n | Fa | Fr | n | Fa | Fr |
| 0+ | - | - | - | - | - | - | 11 | 231 | 30.80 |
| 1+ | - | - | - | 14 | 1485 | 69.81 | 23 | 1449 | 115.62 |
| 2+ | 2 | 650 | 15.87 | 8 | 2743 | 71.56 | 20 | 1917 | 75.63 |
| 3+ | 21 | 2520 | 25.65 | 1 | 3811 | 63.19 | 8 | 4048 | 113.05 |
| 4+ | 11 | 5709 | 27.17 | 1 | 8213 | 55.42 | 3 | 5856 | 130.05 |
| 5+ | 4 | 3323 | 12.22 | - | - | - | - | - | - |
| 6+ | 2 | 4313 | 8.85 | - | - | - | - | - | - |
| 7+ | 4 | 4699 | 6.12 | - | - | - | - | - | - |

valores más altos para todos ellos, luego el barbo (omnívoro) y por último la boga (sedimento-detrívora), (Encina y Granado-Lorencio, 1997c).

DISCUSION

Las especies que se encuentran en las aguas del Río Guadalete presentan una estrategia común, capaz de minimizar la acción de las perturbaciones desarrollando un estilo de vida que minimice la acción de los factores negativos (necesidad de tolerar amplias perturbaciones). Esto les permite responder adaptativamente a los cambios ambientales mediante cambios en su fisiología y comportamiento, con consecuencia en su tasa de crecimiento, esfuerzo reproductivo o supervivencia, que mitigan los efectos del cambio ambiental (Balon, 1985, 1988; Bruton, 1989; Wootton, 1990). Dicha estrategia en el ambiente fluctuante del Guadalete es típicamente altricial. Sin embargo, dependiendo de la especie o de dónde se encuentren formando parte de la asociación en las diferentes zonas del río, las especies han desarrollado distintas tácticas de vida, las cuales, les permiten vivir mejor de acuerdo con un ambiente determinado (Rodríguez-Ruiz, 1992), puesto que los organismos lejos de ser meros autómatas, contienen mecanismos flexibles, los cuales, les permiten asimilar las fluctuaciones y perturbaciones del medio (Bruton, 1989).

Dentro del potencial genético de cualquier especie para crecer, numerosos factores abióticos y bióticos interactúan sobre el crecimiento, favoreciéndolo o limitándolo (Weatherley, 1990); las tres especies capturadas en el Guadalete exhiben grandes diferencias respecto a la longitud total máxima alcanzada por cada una: 300 mm el barbo, 200 mm la boga y 150 mm el cachuelo, sin embargo las tres

especies presentan clases de edad dominantes. Este fenómeno es bastante frecuente en Ciprinidos y es consecuencia de encontrar diferencias en las tasas de crecimiento o mortalidad entre las distintas clases de edad, por variaciones en las condiciones ambientales (Mann, 1974; Wootton, 1979).

Una de las características esenciales del crecimiento de los peces en la naturaleza, al nivel de organismo, como consecuencia de su gran flexibilidad, son sus variaciones intraespecíficas y una marcada variabilidad estacional en respuesta a los cambios en los distintos factores que interactúan sobre él (Weatherley, 1972, 1990; Wootton *et al.*, 1980). El patrón de crecimiento anual que presentan las tres especies se prolonga durante cinco o seis meses, estos mismos resultados son los obtenidos en especies congénéricas en latitudes próximas a nuestra zona de estudio, (Lobón-Cerviá y Fernández-Delgado, 1984; Herrera *et al.*, 1988; Fernández-Delgado y Herrera, 1995) y sin embargo son superiores al período de crecimiento que presentan especies congénéricas en latitudes superiores (Philippart, 1980; Vitali y Braghieri, 1984). Es posible que la gran disponibilidad de recursos alimentarios junto con las benignas temperaturas que se registran, sean los responsables del mayor período de crecimiento para estas especies (Weatherley y Gill, 1987; Schreck y Moyle, 1990; Weatherley, 1990). Por otra parte, las mayores tasas de crecimiento se registran en los primeros años de vida, descendiendo paulatinamente a medida que el individuo envejece (Rodríguez-Ruiz, 1992), puesto que el crecimiento decrece marcadamente, después de la primera maduración (Woodhead, 1979; Goto, 1989).

La dinámica anual que describe la condición somática, el estado nutricional y el contenido energético del soma en cualquier especie, es un descen-

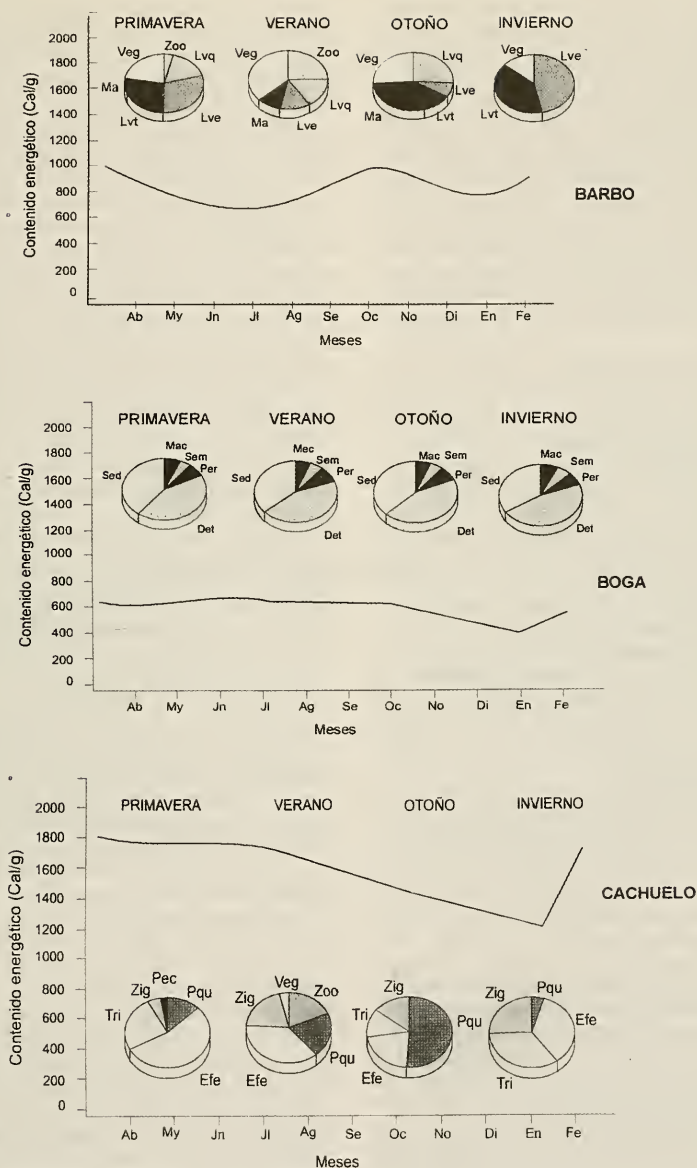


FIGURA 10. Composición estacional de la alimentación para cada especie y la evolución anual del contenido energético de sus dietas (valores medios, cal/g). (Det= Detrito. Efe= Efémeras. Lve= Larvas de Efémeras. Lvq= Larvas de quironómidos. Lvt= Larva de tricópteros. Ma= Macrófitas. Mac= Macroinvertebrados. Pec= Peccs. Per= Perifiton. Pqu= Pupa de quironómido. Sed= Sedimento. Sem= Semillas. Tri= Tricópteros. Veg= Restos vegetales. Zig= Zigóteros. Zoo= Zooplankton).

so durante el período invernal y un mínimo durante el estiaje, alcanzando el máximo durante la época reproductora. La variación de dichos parámetros está relacionada tanto con el alimento y su disponibilidad, como con el ciclo reproductor de las especies. Ambos descensos (invernal y estival) vienen provocados por la falta de productos gaméticos en el invierno y la expulsión de éstos durante el verano; y en ambos casos, por el deterioro de las condiciones ambientales; durante el invierno bajan las temperaturas y existe una menor disponibilidad de alimento, mientras que durante el verano, se presenta una reducción del hábitat y temperaturas altas (Encina, 1991; Herrera, 1991; Rodríguez-Ruiz, 1992).

La relación entre machos y hembras en las tres especies que habitan el tramo alto del río Guadalete es bastante particular (dominio absoluto de los machos). Aunque poco frecuente, no es raro encontrar poblaciones de ciprínidos con estas mismas características en la naturaleza (Hellawell, 1972, 1974; Hunt y Jones, 1975; Peñáz, 1977; Cambray y Bruton, 1984, 1985; Lobón-Cerviá y De Diego, 1988). Sin embargo dicha relación disminuye con la edad de tal forma que, alcanzando cierta edad los machos desaparecen, como ha sido testado en otras especies; posiblemente estas diferencias en la relación machos/hembras sean debido a respuestas diferentes de ambos sexos al estrés reproductivo y a la maduración sexual (Hellawell, 1974; Cambray y Bruton, 1984, 1985; Maise *et al.*, 1987; Peñáz y Dulmaa, 1987; Witkowski y Kowalewski, 1988, Weatherley, 1990).

La edad en la cual se alcanza la madurez sexual para las tres especies es muy temprana maximizando con ello el número de descendientes producidos a lo largo de la vida (Wootton, 1990), en decremento en la eficacia en crecimiento somático, sin embargo existen diferencias entre las tres. En el barbo los machos maduran a la edad de 1+ y las hembras a los 2+, en las bogas machos y hembras lo hacen a la edad de 1+ y en el cachuelo ambos sexos maduran a la edad de 0+. Sin embargo en todas las especies (independiente del sexo) alcanzan el máximo al año siguiente de su maduración. Esta táctica de reproducción temprana en especies que viven en ambientes variables es bastante habitual puesto que existe un incremento de mortalidad adulta y por tanto, una reducción de la probabilidad de los sucesos reproductivos posteriores (Balon, 1981, 1983, 1985).

Como en la mayoría de los Telcosteos, los ciclos reproductivos de las especies están basados en una periodicidad anual. Este fenómeno es típico de los

peces de agua dulce de zonas templadas, donde los hábitats están dominados por ciclos anuales de variables ambientales (fotoperíodo, temperatura, disponibilidad de alimento), (Wootton, 1982; Potts y Wootton, 1984). En las tres especies se consigue el momento de la freza en primavera y principios de verano, es decir, ajustan su ciclo reproductor al mejor momento ambiental, donde los riesgos de riadas son mínimos, es la época de máxima diversidad y abundancia de recursos alimentarios y las temperaturas son benignas. Sin embargo, el presentar las tres especies un índice gonadosomático tan bajo (11% del peso corporal del barbo, 10% de la boga y cachuelo) y el tener un período de reproducción tan dilatado (2-3 meses), hace pensar que estas especies presenten reproducciones múltiples, hecho constatado en especies congénéricas (Poncín, 1988; Herrera, 1991; Baras, 1992). En ambientes fluctuantes, dicha táctica reproductora, ofrece numerosas ventajas para las especies, por un lado no arriesgan toda la prole en un único acto reproductivo (Cambray y Bruton, 1984) y en segundo permiten seleccionar el tamaño óptimo del huevo, siendo uno de los principales motores de la evolución (Bye, 1984; Bruton, 1989; Wootton, 1990). Por otro lado, las hembras presentan mayor índice gonadosomático y mayor inversión reproductora que los machos, siendo característicos de especies en expansión o recolonización (Kleynhans, 1987).

La estrategia de vida, por lo tanto, corresponde al modelo evolutivo en el cual el objetivo es explotar los pulsos temporales de producción del sistema y optimizar el proceso reproductivo (perpetuar la especie). El éxito reside en ajustar el ciclo de vida al patrón de comportamiento del río puesto que cualquier otra alternativa está condenada a la extinción de la especie (Granado-Lorencio, 1992). Las tres especies que habitan en el río presentan un estilo de vida típicamente altricial, esto es: vida corta, crecimiento rápido, alta fecundidad y elevada inversión reproductora, temprana maduración sexual y temprana reproducción, posiblemente reproducciones múltiples, junto con un cierto grado de oportunismo y generalismo en sus dietas. Este conjunto de caracteres son típicos de especies altriciales, modelados por un ambiente bastante fluctuante. Sin embargo las tres especies, muestran tácticas diferentes (Fig. 11): El cachuelo es la primera especie en madurar, ambos sexos a la edad 0+ se encuentran reproductores, sin embargo el 50% realmente no se consigue hasta los 1+, siendo esta especie la que presenta una mayor inversión energética reproductora. En la boga ambos sexos maduran a la

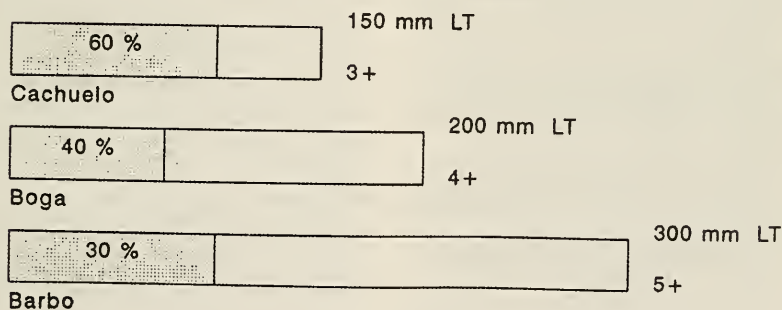
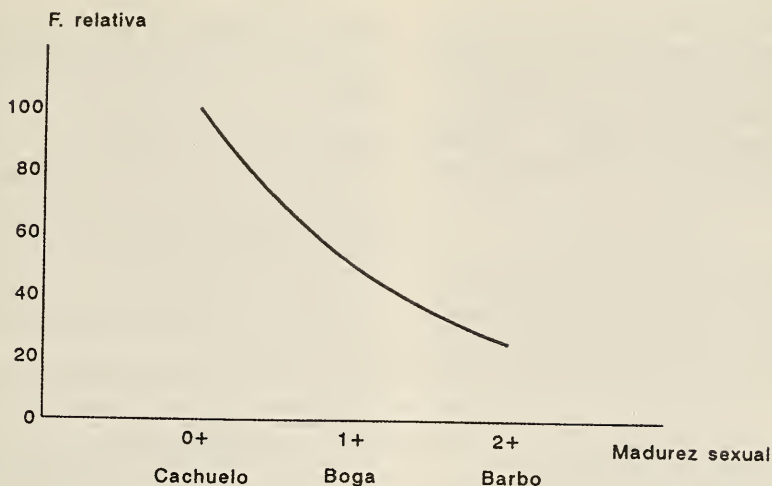


FIGURA 11. Características de las tácticas de vida que presenta cada especie.

edad 1+ y es la que menos invierte en la reproducción; en los barbos los machos lo hacen a la edad 1+ y las hembras a los 2+, con una inversión energética reproductora intermedia entre las otras especies. La fecundidad relativa media (de todas las clases de edad reproductoras) es muy superior en el cachuelo, luego la boga y por último el barbo. Por otro lado, quien madura antes (cachuelo) tiene menor longevidad (3+), quien lo hace después (barbo) alcanza mayor longevidad (5+); el cachuelo en su primer año de vida alcanza casi el 60% de la longitud total máxima alcanzada por ellos en el río Guadalete,

frente al 40% de la boga y el 30% del barbo. Y por último el cachuelo presenta una alimentación microcarnívora, la boga sedimento-detritivora y el barbo es omnívoro.

Los estilos de vida desarrollados por las especies estudiadas son la mejor apuesta evolutiva para sobrevivir en hábitats cuyas condiciones extremas son suficientes para causar alta mortalidad (por ejemplo riadas/fuertes sequías). Las especies que no presenten tales estrategias están sujetas a la extinción. Lo mismo que en ecosistemas estables el principal mecanismo regulador de las comunidades

es la repartición de recursos y las relaciones intra e interespecíficas, en sistemas impredecibles, es la inestabilidad ambiental la que juega un papel relevante en la composición y estructuración de las asociaciones, en sus estrategias de vida, en las relaciones intra e interespecíficas y en un sentido holístico, en su ecología y evolución (Bruton, 1989).

AGRADECIMIENTOS

Queremos expresar nuestro agradecimiento a los Dres. C. Escot, E. Mellado y J. Prenda por su ayuda en el trabajo de campo. Parte de este trabajo ha sido financiado por CICYT Proyecto NAT89-1098.

BIBLIOGRAFIA

- Bagenal, T.B. 1978. Methods of assessment of ecology of freshwaters fish production. pp 75-101. S.D. Gerking, (Ed.). Blackwell. Oxford. England.
- Bagenal, T.B. y F.W. Tesch. 1978. Age and growth. 101-136 pp. IN Bagenal T.B. (Ed.). Methods for assessment of fish production in fresh waters. 3rd Ed., Blackwell Scien. Publ. Oxford. England.
- Balon, E.K. 1981. Additions and amendments to the classification of reproductive styles in fishes. *Env. Biol. Fish.* 6: 377-389.
- Balon, E.K. 1983. Epigenetic mechanisms: reflections on evolutionary processes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40: 2045-2058.
- Balon, E.K. 1985. Early life histories of fishes: new developmental, ecological and evolutionary perspectives. *Developments en Env. Biol. Fish.* 5, Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, 280 pp.
- Balon, E.K. 1988. The Tao of life: universality of dichotomy in biology. 2. The epigenetic mechanisms. *Rivista di Biologia/ Biology Forum*, 81: 339-380.
- Balon, E.K. 1989a. The Tao of life: from the dynamic unity of polar opposites to self-organisation. 7-40 pp. IN Bruton, M.N. (Ed.). *Alternative life-history styles of animals*. Kluwer Acad. Publ. Dordrecht (Holanda). 558 pp.
- Balon, E.K. 1989b. The epigenetic mechanism of bifurcation and alternative life-history styles. 467-501 pp. IN Bruton, M.N. (Ed.). *Alternative life-history styles of animals*. Kluwer Acad. Publ. Dordrecht (Holanda). 558 pp.
- Baras, E. 1992. Contribution à l'étude des stratégies d'occupation du temps et de l'espace chez un poisson téléostéen dulcicole, le barbeau fluviatile, *Barbus barbus* (L.). Etude par radiopistage, pêche à l'électricité et observation directe. Tesis Doctoral. Universidad de Liège. Bélgica. 227 pp.
- Bruton, M.N. 1989. The ecological significance of alternative life-history styles, pp 503-553. IN: Bruton, M.N. (Ed.). *Alternative life-history styles of animals*. Kluwer Acad. Publ. Dordrecht (Holanda). 558 pp.
- Bye, V.J. 1984. The role of environmental factors in the timing of reproductive cycles. pp 188-205. IN G.W. Potts y R.J. Wootton (Eds.). *Fish reproduction: strategies and tactics*. Academic Press, London.
- Cambray, J.A. y M. Bruton. 1984. The reproductive strategy of a barb, *Barbus anoplus* (Pisces: Cyprinidae), colonizing a man-made lake in South Africa. *J. Zool. Lond.* 204: 143-168.
- Cambray, J.A. y M. Bruton. 1985. Age and growth of a colonising minnow, *Barbus anoplus*, in a man-made lake in South Africa. *Env. Biol. Fish.* 12: 131-141.
- Denslow, J.S. 1985. Disturbance-mediated coexistence of species. pp. 307-323. IN: S.T.A. Pickett y P.S. White (Eds.). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press Inc.
- Encina, L. 1991. Ecología trófica y dinámica energética de la comunidad íctica del río Guadalete. Tesis Doctoral. Universidad de Sevilla. España. 327 pp.
- Encina, L. y C. Granado-Lorencio. 1997a. Seasonal changes in condition, nutrition, gonad maturation and energy content in barbel, *Barbus sclateri*, inhabiting in fluctuating river. *Env. Biol. Fish.* 50: 75-84.
- Encina, L. y C. Granado-Lorencio. 1997b. Seasonal variations in the physiological status and energy content of somatic and reproductive tissues of chub, *Leuciscus pyrenaicus*. *J. Fish Biol.* 50: 511-522.
- Encina, L. y C. Granado-Lorencio. 1997c. Seasonal variations in condition, nutrition and energy content of somatic and reproductive tissues of nase, *Chondrostoma toxostoma willkommii* in the first-order river in Southern Spain. *Folia Zool.* 46 (1): 107-117.
- Fernández-Delgado, C. & Herrera, M. 1995. Age structure, growth and reproduction of *Leuciscus pyrenaicus* in an intermittent stream in the Guadalquivir river basin, southern Spain. *J. Fish Biol.* 46: 371-380.
- Gallardo, A. 1991. Respuesta de macroinvertebrados fluviales a la salinidad. Comparación de las cuencas de los ríos Guadaira y Guadalete. Tesis Doctoral. Universidad de Sevilla. 150 pp.
- Gallardo, A. 1993. Macroinvertebrate associations in two basins of SW Spain. *Polskie Archiwum Hydrobiologii* 127: 473-483.
- Granado-Lorencio, C. 1992. Fish species ecology in spanish freshwater ecosystems. *Limnetica* 8: 255-261.
- Goto, A. 1989. Growth differences in males of the river-sculpin *Cottus hangiongensis* along a river course, a correlate of life-history variation. *Env. Biol. Fish.* 24: 241-249.
- Hellawell, J.M. 1972. The growth, reproduction and food of roach *Rutilus rutilus* (L.) of the River Lugg, Herefordshire. *J. Fish Biol.* 4: 469-486.
- Hellawell, J.M. 1974. The ecology of populations of dace, *Leuciscus leuciscus* (L.) from two tributaries of the river Wye, Herefordshire, England. *Freshwater Biol.* 4: 557-604.
- Herrera, M. 1991. Estrategias en los ciclos de vida de una comunidad de ciprínidos en un arroyo de primer orden de la cuenca del río Guadalquivir. Tesis Doctoral. Universidad de Córdoba. España. 99 pp.
- Herrera, M., Hernando, J.A., Fernández-Delgado, C. & Bellido, M. 1988. Age, growth and reproduction of the barbel, *Barbus sclateri* (Günther, 1868), in a first-order stream in southern Spain. *J. Fish Biol.* 33: 371-381.
- Hunt, P.C. y J.W. Jones. 1975. A population study of *Barbus barbus* (L.) in the River Severn, England. III. Growth. *J. Fish Biol.* 7: 361-376.
- Kleynhans, C.J. 1987. A preliminary study of aspects of the ecology of a rare minnow *Barbus treuensis* Groenewald, 1958 (Pisces: Cyprinidae) from the eastern transvaal, South

- Africa. J. Limnol. Soc. Sth. Afr., 13 (1): 7-13.
- Lobón-Cerviá, J. y C. Fernández-Delgado. 1984. On the biology of the barbel (*Barbus barbus bocagei*) in the Jarama river. Folia Zool. 33 (4): 371-384.
- Lobón-Cerviá, J. y A. De Diego. 1988. Feeding strategy of the barbel (*Barbus bocagei* Steind.) with relation to benthos composition. Arch. Hydrobiol. 114: 83-95.
- Maisse, G., J.L. Bagliniere y P. Y. Le Bail. 1987. Dynamique de la population de truite commune (*Sabmo trutta*) d'un ruisseau breton (France): les géniteurs sédentaires. Hydrobiol. 148: 123-130.
- Mann, R.H.K. 1974. Observations on the age, growth, reproduction and food of the dace, *Leuciscus leuciscus* (L.) in two rivers in southern England. J. Fish Biol 6: 237-253.
- Margalef, R. 1983. Limnología. Omega S.A., Barcelona. 1010 pp.
- Marte, C.L. y F. Lacanilao. 1986. Spontaneous maturation and spawning of milkfish in floating net cages. Aquac. 53: 115-132.
- M.O.P. 1964. Guadalquivir. Dirección General de Obras Hidráulicas. Confederación Hidrográfica del Guadalquivir. Madrid. 451 pp.
- Penáz, M. 1977. Population analysis of the Barb *Barbus barbus* from some Moravian rivers (Czechoslovakia). Acta Sc. Nat. Brno. 11: 1-30.
- Penáz, M. y A. Dulmaa. 1987. Morphology, population structure, reproduction and growth in mongolian populations of *Carassius auratus gibelio* (Pisces: Cyprinidae). Fol. Zool. 36: 161-173.
- Philippart, J.C. 1980. Démographie du hotu, *Chondrostoma nasus* (Linné) (Teleostei: Cyprinidae) dans L'Ourthe (Bassin de la Meuse, Belgique). Annales Soc. R. Zool. Belg. 110 (3-4): 199-219.
- Poncín, P. 1988. Le contrôle environnemental et hormonal de la reproduction du barbeau, *Barbus barbus* (L.), et du chevaie, *Leuciscus cephalus* (L.) (Pisces Cyprinidae), en captivité. Cah. Ethol. Appl. 8: 173-330.
- Potts, G.W. y R.J. Wootton (Eds.). 1984. Fish reproduction: strategies and tactics. Academic Press. London. 410 pp.
- Power, M.E.; R.J. Stout; C.E. Cushing; P.P. Harper; F.R. Haver; W.J. Matthews; P.B. Moyle; B. Statzner y I.R. Wais de Badgen. 1988. Biotic and abiotic controls in river and stream communities. J. N. Am. Benthol. Soc. 7: 456-479.
- Prenda, J. 1993. Uso del hábitat en algunas poblaciones de animales acuáticos de un río del sur de España. Influencia de las interacciones bióticas. Tesis Doctoral. Universidad de Sevilla. España. 205 pp.
- Resh, V.H.; A.V. Brown; A.P. Covich; M.E. Gurtz; H.W. Li; G.W. Minshall; S.R. Reice; A.L. Sheldon; J.B. Wallace y R.C. Wissmar. 1988. The role of disturbance in stream ecology. J. N. Am. Benthol. Soc. 7: 433-455.
- Rodríguez-Ruiz, A. 1992. Relación entre la comunidad íctica y la estructura del hábitat en un río de régimen mediterráneo. Tesis Doctoral. Universidad de Sevilla. España. 400 pp.
- Schreck, C.B. y P.B. Moyle. 1990. Methods for fish biology. American Fisheries Society. Bethesda. Maryland. USA. 684 pp.
- Vitali, R. y L. Braghieri. 1984. Population dynamics of *Barbus barbus plebejus* (Valenciennes) and *Leuciscus cephalus cabeda* (Risso) in the middle River Po (Italy). Hydrobiol. 109: 105-124.
- Weatherley, A.H. 1972. Growth and ecology of fish populations. Acad. Press. Londres.
- Weatherley, A.H. 1990. Approaches to understanding fish growth. Trans. Am. Fish. Soc. 119: 662-672.
- Weatherly, A.H. y H.S. Gill. 1987. The biology of fish growth. Academic Press, Inc. Londres. 443 pp.
- Witkowski, A. y M. Kowalewski. 1988. Migration and structure of spawning population of European grayling *Thymallus thymallus* (L.) in the Dunajec basin. Arch. Hydrobiol. 112 (2): 279-297.
- Woodhead, A.D. 1979. Senescence in fishes. Symp. Zool. Soc. Lond. 44: 179-205.
- Wootton, R.J. 1979. Energy costs of egg production and environmental determinants of fecundity in teleost fishes. Zool. Soc. Lond. 44: 133-159.
- Wootton, R.J. 1982. Environmental factors in fish reproduction. IN Richter, C.J.J. y H.J.T. Goss (Eds.). Reproductive physiology of fish. Pudoc. Wageningen: 210-219.
- Wootton, R.J. 1984. Strategies and tactics in fish reproduction. pp. 1-12. IN Potts G.W. y R.J. Wootton (Eds.). Fish reproduction: Strategies and tactics. Academic Press. London. 410 pp.
- Wootton, R.J. 1990. Ecology of Teleost Fishes. Chapman y Hall (Eds.). Fish and Fisheries Series, 1 ix 404 pp.
- Wootton, R.J., J.R. Allen y S.J. Cole. 1980. Energetic of the annual reproductive cycle in female stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. J. Fish Biol. 17: 387-394.