

Aplicación del análisis de los rasgos ecológicos (“traits”) de las presas para el estudio del comportamiento alimentario en peces bentófagos: el ejemplo del espinoso (*Gasterosteus gymnaurus* Cuvier, 1829)

Javier Sánchez-Hernández^{1,2,*}, María J. Servia³, Rufino Vieira-Lanero² y Fernando Cobo^{1,2}

¹ Departamento de Zoología y Antropología Física, Universidad de Santiago de Compostela. Campus Sur s/n, 15782 Santiago de Compostela, Spain.

² Estación de Hidrobiología “Encoro do Con”, Castroagudín s/n, 36617 Vilagarcía de Arousa, Pontevedra, Spain.

³ Departamento de Biología Animal, Biología Vegetal y Ecología. Facultad de Ciencias. Universidad de A Coruña. Campus da Zapateira s/n. 15008 A Coruña, Spain.

* Autor responsable de la correspondencia: javier.sanchez@usc.es

Recibido: 17/2/2011

Aceptado: 18/7/2011

ABSTRACT

Application of the analysis of prey ecological characteristics (traits) for the study of the feeding behaviour of bottom-feeder fishes: the example of the stickleback (*Gasterosteus gymnaurus* Cuvier, 1829)

We have used fourteen ecological traits of the macroinvertebrates present in the stomachs of the stickleback to try to obtain information on its feeding behaviour in the upper part of the Miño basin (NW Spain). To this end, a principal components analysis was carried out, using the level of affinity of the taxa for the different categories of the traits through a fuzzy codification process. The results show that the stickleback is a bottom-feeder that feeds basically on benthic prey, but can also consume terrestrial prey on the surface, the Chironomid larvae being the most abundant prey (constituted 59.66 % of the total). This species exhibited a generalist behaviour concerning some of the ecological traits of the prey (ex. ‘substratum’, ‘aggregation tendency’, ‘trajectory on the substratum and in the drift’, ‘agility’ or ‘body flexibility’). In other cases it showed a clear preference for prey with certain characteristics, such as taxa typical of areas where the velocity of the current is null or low (trait ‘current velocity’) or taxa available in the drift during daylight (trait ‘daily drift behavior’). The results obtained show that this type of analysis could be used on other bottom-feeder species, thus providing a more ecological approach to feeding studies.

Key words: Stickleback, diet, feeding behaviour, macroinvertebrate ecological traits.

RESUMEN

Aplicación del análisis de los rasgos ecológicos (“traits”) de las presas para el estudio del comportamiento alimentario en peces bentófagos: el ejemplo del espinoso (*Gasterosteus gymnaurus* Cuvier, 1829)

Hemos utilizado catorce rasgos ecológicos (“traits”) de los macroinvertebrados presentes en los estómagos del espinoso para intentar obtener información sobre su comportamiento alimentario en la cuenca alta del Miño (NO España). Para ello se ha realizado un análisis de componentes principales utilizando el grado de afinidad de los taxones por las diferentes categorías de los rasgos mediante un procedimiento de codificación difusa. Los resultados muestran que el espinoso es un comedor de fondo que se alimenta básicamente de presas bentónicas, pero que también puede consumir presas terrestres en superficie, siendo los Quironómidos en estado de larva las presas más abundantes (constituyeron el 59.66 % del total). Esta especie presentó un comportamiento generalista en cuanto a alguno de los rasgos ecológicos de las presas (ej. rasgos ‘substrato’, ‘tendencia de agregación’, ‘trayectoria en el substrato y en la deriva’, ‘agilidad’ o ‘flexibilidad corporal’), mientras que en otros casos mostró una clara preferencia por presas con ciertas características, como por ejemplo taxones típicos de zonas donde la velocidad de corriente es nula o baja (rasgo ‘velocidad de corriente’) o taxones disponibles en la deriva durante las horas de luz (rasgo ‘comportamiento diario de la deriva’). Los resultados obtenidos demuestran que este tipo de análisis

podría ser empleado en otras especies de peces bentófagos, proporcionando un enfoque más ecológico a los estudios de alimentación.

Palabras clave: Espinoso, dieta, comportamiento alimentario, rasgos ecológicos de macroinvertebrados.

INTRODUCCIÓN

El espinoso (*Gasterosteus gymnaurus* Cuvier, 1829) es un pequeño pez de morfología inconfundible que no suele superar los 60 mm y que habita tanto aguas dulces como salobres. Su área de distribución es amplia, incluyendo la cuenca mediterránea, la zona atlántica desde el sur de la Península Ibérica hasta el sudoeste de Inglaterra, así como Francia, Bélgica, Holanda, Dinamarca, Alemania y el sur de Suecia (Kottelat & Freyhof, 2007). Las poblaciones españolas se consideraron durante un tiempo como pertenecientes a la especie *Gasterosteus aculeatus* pero Kottelat (1997) las incluyó dentro de la actual especie. En la Península Ibérica tiene una distribución muy localizada, en diversos puntos del norte de España, Galicia, Guadiana y Cataluña (Doadrio, 2001), siendo en general escaso, excepto en Galicia donde la especie es más numerosa y está ampliamente distribuida (Fernández *et al.*, 2009).

El espinoso está considerado por la UICN en la categoría de “Preocupación Menor” (LC) a nivel mundial (Freyhof & Kottelat, 2008). Sin embargo, debido a la contaminación de las aguas, la pérdida de hábitat y el aislamiento de las poblaciones existentes, en España se le incluye en la categoría “En Peligro” (EN) (Doadrio, 2001). Debido a ello, el estudio de esta especie es importante para poder realizar una gestión más eficaz de sus poblaciones que ayude a su conservación. Hasta ahora los estudios realizados sobre esta especie en la Península Ibérica han versado sobre diferentes aspectos: variabilidad morfológica (Lobón-Cerviá *et al.*, 1988), características morfométricas y merísticas (Fernández *et al.*, 2000; Hermida *et al.*, 2005a), aspectos de ecología general (Alexandre & Almeida, 2009; Clavero *et al.*, 2009), genética (Cuñado *et al.*, 2002), biogeografía (Hernando & Soriguer, 1992; Doa-

drio, 2001; Filipe *et al.*, 2009) y asimetría fluctuante (Hermida *et al.*, 2005b). Sin embargo, sólo recientemente Sánchez-Hernández *et al.* (2011b) proporcionan información sobre la alimentación de esta especie en un río de Galicia.

Los estudios de alimentación en los peces están enormemente influenciados por la elección del método utilizado para cuantificar la importancia relativa o la contribución de cada tipo de presa en la dieta (Cortés, 1998). Así, los estudios de alimentación se enfrentan a dos grandes inconvenientes. En primer lugar, las técnicas analíticas utilizadas para la descripción de la dieta (métodos numéricos, volumétricos y gravimétricos) han sido criticadas por la simplificación extrema de la imagen que se obtiene (ver por ejemplo Hyslop, 1980; García de Jalón *et al.*, 1993) o por su subjetividad (Lima-Junior & Goitein, 2001). En segundo lugar, la correcta interpretación de los resultados generalmente presenta dificultades estadísticas, ya que con frecuencia las matrices de datos presentan un elevado número de ceros (Baltanás & Rincón, 1992). Además, los estudios de alimentación basados en la descripción de la dieta carecen de consistencia temporal, razón por la cual algunos investigadores utilizan el análisis de isótopos estables para obtener una imagen integral de la dieta (Hesslein *et al.*, 1993; Power *et al.*, 2002; Cucherousset *et al.*, 2007). Por todo ello, dependiendo del objetivo del trabajo se debería elegir el método de análisis que más se adecue a las necesidades del estudio. En la actualidad, cada vez son más frecuentes los trabajos en los que se utilizan análisis multivariantes derivados de los análisis de componentes principales (véase Blanco-Garrido *et al.*, 2003; Jaworski & Ragnarsson, 2006; Loseto *et al.*, 2009). Sin embargo, se ha abierto una nueva línea de trabajos que ha surgido de la elaboración de bases de datos de los rasgos ecológicos

(*traits*) de los macroinvertebrados que forman parte de la dieta (por ejemplo Ware, 1973; Rader, 1997), y que finalmente han sido utilizadas en los estudios de alimentación para proporcionar un acercamiento funcional a los mecanismos implicados en las relaciones predador-presa. Aunque éstos originariamente han sido empleados en trucha común (de Crespín de Billy, 2001; de Crespín de Billy & Usseglio-Polatera, 2002), también han sido utilizados para estudiar las interacciones tróficas entre especies simpátricas (Sánchez-Hernández *et al.*, 2011b). Sin embargo, en contraste con Sánchez-Hernández *et al.* (2011b), quienes analizaron los hábitos alimentarios de seis espinosos de una única localidad en Galicia, en este caso se ha ampliado el estudio con ejemplares capturados en otras localidades. Además, en este trabajo hemos completado el análisis de los rasgos efectuado con anterioridad, y de los diez que en un primer momento se emplearon, el actual trabajo contempla un total de catorce rasgos ecológicos. De hecho, el objetivo principal de este trabajo es contribuir al conocimiento de la ecología trófica del espinoso en la Península Ibérica, así como evaluar la metodología de los análisis de los rasgos ecológicos (*traits*) para la descripción del comportamiento

alimentario, identificando las principales ventajas e inconvenientes que presenta.

ÁREA DE ESTUDIO

El presente trabajo se ha desarrollado en cuatro ríos oligotróficos de la cuenca del Miño (Fig. 1). El río Ladra ($n = 7$; UTM: 29T 606483E 4778014N), el río Trimaz ($n = 10$; UTM: 29T 600353E 4798657N), el río Madalena ($n = 2$; UTM: 29T 606448E 4793403N) y el río Labrada ($n = 3$; UTM: 29T 597571E 4795729N). Las localidades muestreadas se encuentran próximas entre sí (Fig. 1), y se incluyen dentro de la zona declarada como Lugar de Interés Comunitario (LIC) para la Red Natura 2000 (LIC Parga-Ladra-Támoga, código ES1120003). En cuanto a la red de drenaje, los cuatro ríos muestreados pertenecen a la parte alta de la cuenca del Miño. El río Ladra nace en las estribaciones de la “Serra da Carba” a 600 m, en su primer tramo recibe el nombre de río Trimaz y después de la confluencia por la margen izquierda con el río Madalena pasa a denominarse como río Ladra, para posteriormente recibir las aguas del río Labrada por la derecha (Río-Barja & Rodríguez-

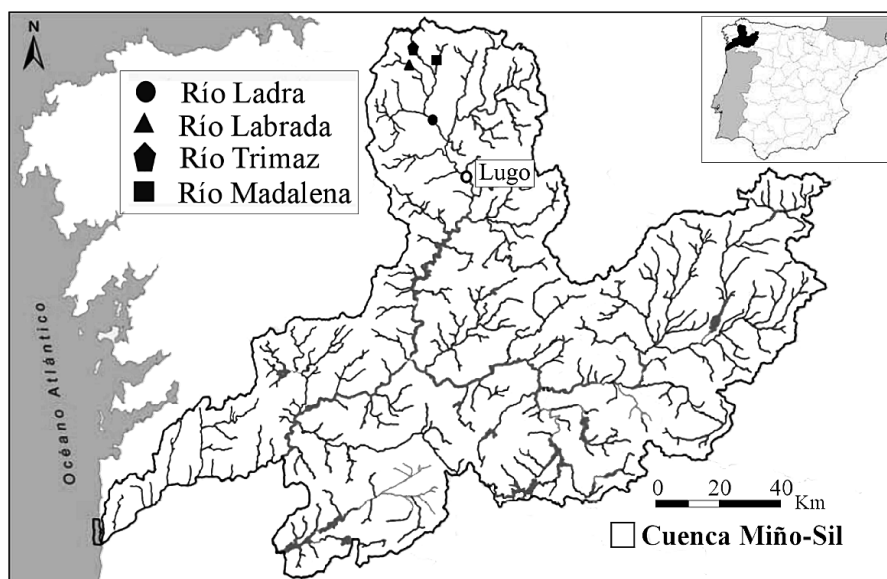


Figura 1. Localización de las estaciones de muestreo. *Location of the sampling sites.*

Lestegás, 1992). En total el río Ladra tiene una cuenca hidrográfica de 889 km² y una longitud de 50 km hasta su confluencia con el río Miño (Río-Barja & Rodríguez-Lestegás, 1992). Geológicamente el área de estudio se caracteriza por una acumulación de gravas aluviales y de sedimentos lacustres terciarios sobre substrato granítico (Vidal Romaní, 1989). Durante el año 1996, el caudal medio mensual en el área de estudio varió entre 2.7 m³/s en agosto y 75.4 m³/s en enero (datos procedentes de la estación de aforo 1619, Confederación Hidrográfica Miño-Sil). La granulometría del substrato comprendía mayoritariamente bloques, cantos y gravas, destacando la abundancia de macrófitos, especialmente los pertenecientes al género *Ranunculus* sp., en el área de estudio (Tabla 1). En la vegetación de ribera dominaban los alisos (*Alnus glutinosa*) y sauces (*Salix* spp.) en los cuatro ríos estudiados, aunque existen diferencias en el porcentaje de sombra aportado por la cobertura vegetal, en todos los ríos fue superior al 50% excepto en el río Ladra que fue inferior (Tabla 1). Entre los elementos de heterogeneidad, destacan la presencia de ramas y raíces sumergidas que proporcionan refugio a los peces, aunque de nuevo las diferencias son plausibles entre los ríos (Tabla 1). Algunas características fisicoquímicas de las estaciones de muestreo, en el momento de la visita, se muestran en la Tabla 1.

MATERIAL Y MÉTODOS

Toma de datos

Para la realización del estudio, y teniendo en cuenta el estatus de conservación que la especie tiene, se analizaron 22 ejemplares de *Gasterosteus gymnurus* Cuvier, 1829 procedentes de la colección existente en la Estación de Hidrobiología de la USC. Estos especímenes fueron capturados mediante pesca eléctrica durante el mes de octubre de 1996. Todos los espinosos capturados fueron sacrificados con una sobredosis de anestésico (benzocaina) y transportados en nevera portátil (4 °C aproximadamente) hasta el laboratorio, en bolsas de polietileno, donde fueron congelados a -30 °C hasta el momento del procesado.

Análisis de la dieta

Para la descripción de la dieta se determinó la abundancia relativa ($A_i = (\sum S_i / \sum S_t) \times 100$, donde S_i es el número de presas 'i', y S_t es el número de presas totales en todos los estómagos estudiados) y la frecuencia de ocurrencia ($F_i = (N_i / N) \times 100$, donde N_i es el número de peces con la presa 'i' en su estómago y N es el número total de peces con contenido en el estómago). Las presas fueron identificadas hasta el menor nivel taxonómico posible, general

Tabla 1. Características físico-químicas del agua. *Physicochemical characteristics of the water.*

	Ladra	Trimaz	Madalena	Labrada
Parámetros fisicoquímicos				
Temperatura (°C)	11.6	11.8	12.7	11.8
Conductividad µS/cm	67.1	52.7	123.4	44.2
pH	7.8	5.5	7.2	7.2
O ₂ (%)	88	87	80	98
O ₂ (mg/l)	9.1	9.3	8.4	10.5
Parámetros morfométricos				
Anchura media (m)	40	5	7	6
Porcentaje de sombra (%)	25	85	90	55
Vegetación acuática (%)	45	95	90	95
Refugios (oquedades, raíces, etc.)	Abundantes	Escasos	Muy abundantes	Abundantes
Composición del substrato				
Bloques y piedras (> 64 mm, %)	45	30	47	36
Cantos y Gravas (64-2 mm, %)	50	40	30	50
Arena (2-0.6 mm, %)	5	20	10	5
Limo y arcilla (< 0.6 mm, %)	0	10	13	9

mente a nivel de familia, y fueron agrupadas en dos categorías: presas acuáticas y presas terrestres. El tamaño de las presas se determinó con un micrómetro digital con el fin de comparar si existen diferencias entre el tamaño de las presas observado en los estómagos y los tamaños predichos por el análisis de los rasgos ecológicos (rasgo ‘talla potencial’). En los casos en los que el alimento presentó un avanzado estado de digestión, el número de presas fue estimado contando las partes del cuerpo resistentes a la digestión, y su longitud fue estimada a partir de la anchura de la cápsula cefálica (véase Rincón & Lobón-Cerviá, 1999), que normalmente es la parte mejor preservada. Además, se calculó la diversidad trófica de Shannon como $H' = -\sum P_i \log_2 P_i$, donde P_i es la frecuencia relativa de la presa i .

Para completar el estudio de la estrategia alimentaria se empleó el método gráfico de Amundsen *et al.* (1996). Este análisis gráfico consiste en representar, para cada componente de la dieta, su frecuencia de ocurrencia frente a su abundancia específica. Así, la importancia de cada presa, la estrategia alimentaria y la contribución fenotípica a la amplitud del nicho trófico pueden ser interpretados a lo largo de las diagonales generadas en el gráfico (Fig. 2). Además, con el fin de estudiar la variabilidad ontogénica se estudió la relación entre el tamaño del alimento y el índice de Shannon y la talla del pez.

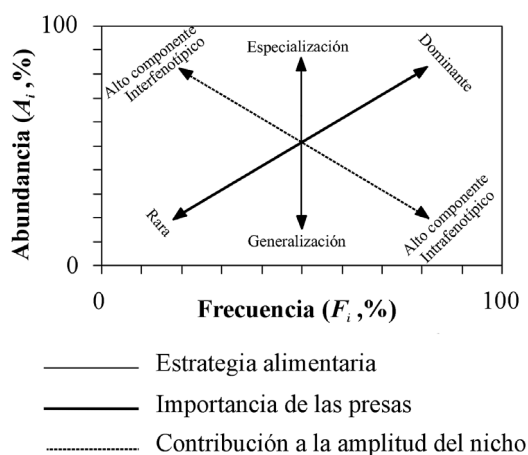


Figura 2. Evaluación gráfica de la estrategia alimentaria según Amundsen *et al.* (1996). *Graphic evaluation of the feeding strategy according to Amundsen et al. (1996).*

Análisis de los rasgos ecológicos

Para la evaluación del análisis de los rasgos ecológicos en el espinoso se empleó el paquete ADE-4 para el software libre R (versión 2.11.1) y disponible en <http://www.r-project.org/>. La base de datos utilizada para el análisis de codificación difusa de componentes principales (FPCA) se tomó de la bibliografía (de Crespín De Billy & Usseglio-Polatera, 2002). FPCA es un método robusto para el análisis de los componentes principales, ya que disminuye la influencia de “outliers” (véase p. e. Cundari *et al.*, 2002). La información de esta base de datos está codificada según el procedimiento propuesto por Chevenet *et al.* (1994), de modo que la afinidad de cada taxón por cada categoría para un rasgo determinado se codifica desde 0 (“no afinidad”) a 5 (“elevada afinidad”). Por ejemplo, el rasgo ‘velocidad de corriente’ está dividido en cuatro categorías (rasgo 3 en la Tabla 2), por lo que unos valores para un determinado taxón de 3/5/0/0 para este rasgo, indican que ese taxón no presenta ninguna afinidad para las categorías moderada y elevada; una elevada afinidad para la categoría baja y una moderada afinidad para la categoría nula.

En este trabajo se han analizado un total de catorce rasgos ecológicos de los macroinvertebrados para el análisis de la dieta del espinoso. Así, los rasgos ‘macrohabitat’, ‘substrato’ y ‘velocidad de corriente’ han sido definidos a nivel de macrohabitat y utilizados en este trabajo para obtener la información sobre el uso preferencial del hábitat alimentario del espinoso (véase las categorías de los rasgos en la tabla 2). La tendencia a utilizar diferentes tipos de substrato (rasgo ‘substrato’) por los invertebrados ha sido empleada para estudiar la visibilidad y la accesibilidad de las presas a escala de meso- y microhabitat. Los rasgos ‘tendencia de agregación’, ‘ocultación’, ‘tendencia a derivar en la columna del agua’, ‘tendencia a derivar en la superficie del agua’, ‘comportamiento diario de la deriva’, ‘trayectoria en el substrato y en la deriva’ y ‘agilidad’ han sido usados para describir los hábitos alimentarios del espinoso. Finalmente los rasgos ‘defensas morfológicas’, ‘forma del cuerpo’, ‘flexibilidad corporal’ y ‘talla potencial’

Tabla 2. Rasgos, categorías y códigos usados en los análisis y en las gráficas. Basado en el trabajo de de Crespin De Billy & Usseglio-Polatera (2002). *Traits, categories, and codes used in the analyses and in the graphics. Based on the work by de Crespin De Billy & Usseglio-Polatera (2002).*

Rasgo	Categoría	Código	Rasgo (continuación)	Categoría	Código	Rasgo (continuación)	Categoría	Código	
(1) Macrohabitat	Hiporreico 'enterrados'	hypo.b	(5) Ocultación	Solidamente coloreado	sold.c	(10) Agilidad	Ninguna	a.none	
	Hiporreico 'interstitial'	hypo.i		Estampado	patt.c		Débil	a.weak	
	Epibentico erosional	epi.e		Variable	var.c		Elevada	a.high	
	Epibentico deposicional	epi.d		Accesorio móvil (estuches/tubos)	case		(11) Defensas morfológicas	Cercos, seda, espinas	si.spi
	Columna del agua	water		Accesorio fijo (redes, refugios)	net			Ninguna	none
(2) Substrato (mm)	Bloques (> 256)	bloc	(6) Tendencia a derivar en la columna de agua	Ninguna	dc.none	(12) Forma del cuerpo (incluidos estuches y tubos)	Cilíndrico	cyl	
	Grava-canto rodado (8-256)	cobble		Débil	dc.weak		Esférico	sph	
	Grava fina (2-8)	gravel		Media	dc.med		Cónico	con	
	Arena (0.2-2)	sand		Elevada	dc.high		Aplanado	flat	
	Limo (0.001-0.2)	silt		(7) Tendencia a derivar en la superficie del agua	Ninguna		ds.none	Hidrodinámico	strl
	Briofitos	bryo	Débil		ds.weak	(13) Flexibilidad corporal (incluidos estuches y tubos)	Ninguna (< 10°)	none	
	Otros macrofitos	bryo-o	Media	ds.med	Débil (10-45°)		weak		
	Raíces	root	Elevada	ds.high	Elevada (> 45°)		high		
	(3) Velocidad de corriente (cm/s)	Hojarasca, detrito orgánico	detr	(8) Comportamiento diario de la deriva	Amanecer	dawn	(14) Talla potencial (mm)	≤ 2	X.2
		Fango/barro/lodo	mud		Horas de luz	d.light		> 2-4	X2.4
Nula (0-5)		X0.5	Anochecer		t.light	> 4-8		X4.8	
Lenta (5-25)		X5.25	Nocturno		noct	> 8-16		X8.16	
Moderada (25-75)		X25.75	Ninguno		none	> 16-32		X16.32	
(4) Tendencia de agregación	Elevada	ag.high	(9) Trayectoria en el substrato y en la deriva	Oscilatoria	oscil	> 32	X.32		
	Débil	ag.weak		Lineal	lin				
				Al azar	rand				
				Ninguna	none				

han sido empleados para analizar la eficacia de manipulación de los peces.

Ostracoda y *Ecnomidae*, presentes en varios estómagos, no se han incluido en los análisis de los rasgos debido a que no existen datos para es-

tos taxones en la base de datos. Por otra parte, generalmente la resolución taxonómica que se emplea para los análisis de los rasgos es la de género (Dolédec *et al.*, 2000; Rodríguez-Capítulo *et al.*, 2009) pero cuando la identificación a este nivel

Tabla 3. Composición de la dieta. Abundancia (A_i), frecuencia de ocurrencia (F_i). No identificado (*) (media \pm error estándar). *Diet composition. Abundance (A_i), frequency of occurrence (F_i). Not identified (*) (mean \pm S.E.).*

	Ladra		Trimaz		Madalena		Labrada		Total	
	A_i (%)	F_i (%)	A_i (%)	F_i (%)	A_i (%)	F_i (%)	A_i (%)	F_i (%)	A_i (%)	F_i (%)
Invertebrados acuáticos										
Oligochaeta*	—	—	3.97	40	—	—	—	—	2.55	18.18
Hydracharina*	—	—	0.66	10	2	50	—	—	0.85	9.09
Ostracoda*	3.70	14.29	—	—	84	100	9.76	33.33	18.9	18.18
Baetidae	18.52	57.14	—	—	—	—	4.88	33.33	1.49	22.73
Leuctridae	—	—	2.98	30	—	—	12.20	33.33	2.97	18.18
Elmidae	3.70	14.29	—	—	—	—	4.88	33.33	0.64	9.09
Ecnomidae	7.41	14.29	0.99	30	—	—	—	—	1.06	18.18
Sericostomatidae	—	—	0.33	10	—	—	—	—	0.21	4.55
Ceratopogonidae	—	—	0.66	20	—	—	—	—	0.42	9.09
Chironomidae	62.96	85.71	76.16	100	13	100	51.22	100	59.66	95.45
Simuliidae	3.70	14.29	13.25	60	—	—	12.20	66.67	9.77	40.91
Invertebrados terrestres										
Chironomidae	3.70	14.29	0.66	20	—	—	4.88	66.67	1.06	22.73
Trichoptera*	—	—	0.33	10	—	—	—	—	0.21	4.55
Insectos no identificados	—	—	—	—	1	50	—	—	0.21	4.55
<hr/>										
Número espinosos (n)	7		10		2		3		22	
Número total de presas	4 \pm 0.87		30.2 \pm 6.07		50 \pm 38		20.5 \pm 7.76		21.4 \pm 4.90	
Número de taxones	2.1 \pm 0.34		2.9 \pm 0.31		3		4.5 \pm 0.95		2.9 \pm 0.24	
Invertebrados terrestres (%)	2 \pm 2.04		2.3 \pm 1.40		0.5 \pm 0.56		4.2 \pm 1.59		2.3 \pm 0.93	
Índice de Shannon (H')	0.82 \pm 0.229		0.89 \pm 0.169		0.94 \pm 0.311		1.5 \pm 0.294		0.95 \pm 0.0119	

Tabla 4. Variabilidad en la composición de la dieta a partir de las abundancias relativas de los taxones en cada uno de los 22 ejemplares. Se presentan los datos para cada taxón. No identificado (*) (media \pm error estándar). *Variability in the diet composition stemming from the relative abundances of the taxa in each of the 22 specimens. Data are presented for each taxa. Not identified (*) (mean \pm S.E.).*

	Abundancia relativa A_i (%)	Desviación típica	Mínimo	Máximo
Invertebrados acuáticos				
Oligochaeta*	2.9 \pm 1.59	7.45	0	25
Hydracharina*	1.8 \pm 0.85	3.96	0	16.67
Ostracoda*	8.8 \pm 4.90	22.98	0	86.36
Baetidae	11.2 \pm 5.53	25.93	0	100
Leuctridae	2.2 \pm 1.19	5.56	0	21.71
Elmidae	1.3 \pm 0.93	4.36	0	15.38
Ecnomidae	2.4 \pm 1.41	6.64	0	28.57
Sericostomatidae	0.07 \pm 0.078	0.36	0	1.72
Ceratopogonidae	0.6 \pm 0.57	2.67	0	12.5
Chironomidae	55.9 \pm 6.38	29.96	0	100
Simuliidae	10.9 \pm 3.87	18.15	0	68.18
Invertebrados terrestres				
Chironomidae	1.8 \pm 0.89	4.17	0	14.29
Trichoptera*	0.38 \pm 0.378	1.77	0	8.33
Insectos no identificados	0.05 \pm 0.051	0.24	0	1.14

no es posible, el análisis puede realizarse a nivel de familia, utilizando para ello la media de los valores de todos los géneros de la misma familia (de Crespín De Billy & Usseglio-Polatera, 2002; Rodríguez-Capítulo *et al.*, 2009). En nuestro caso este cálculo fue hecho para Oligochaeta, Baetidae, Elmidae, Sericostomatidae, Ceratopogonidae y Chironomidae.

Análisis estadístico

Para realizar los análisis de correlación entre variables se empleó el paquete estadístico PASW Statistics 18 (SPSS, Inc), aceptando que estas pruebas eran estadísticamente significativas siempre que la probabilidad asociada resultara ser menor que 0.05.

RESULTADOS

Para el propósito de este trabajo se ha estudiado la alimentación de 22 ejemplares adultos, de tallas comprendidas entre los 3.6-5.3 cm. No se encontraron individuos con los estómagos vacíos, y en total se han identificado 471 presas, incluidas en catorce categorías (Tabla 3). En el cómputo total, el taxón más abundante en la dieta del espinoso fueron las larvas de quironómidos (59.66 % del total), halladas en el 95.45 % de los estómagos. Por el contrario, los ostrácodos representaron el 18.9 % del total de presas, siendo encontrados únicamente en cuatro ejemplares (18.18 %). Por ríos, como se puede observar en la tabla 3 la composición faunística difiere entre los mismos. Excepto en el río Madalena, donde el taxón más

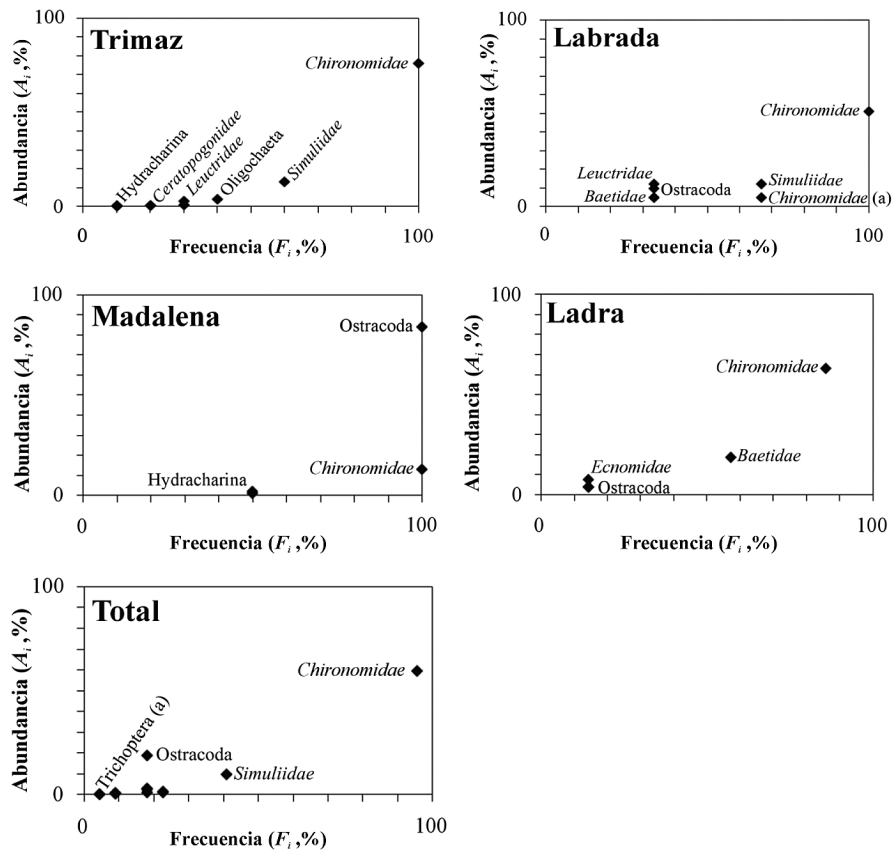


Figura 3. Representación de las estrategias alimentarias según el método gráfico de Amundsen *et al.* (1996). Se ofrecen los datos por río y en total. a: imagos aéreas. *Representation of the feeding strategies according to the graphic method by Amundsen et al. (1996). Data are offered per river and in total. a: aerial imagoes.*

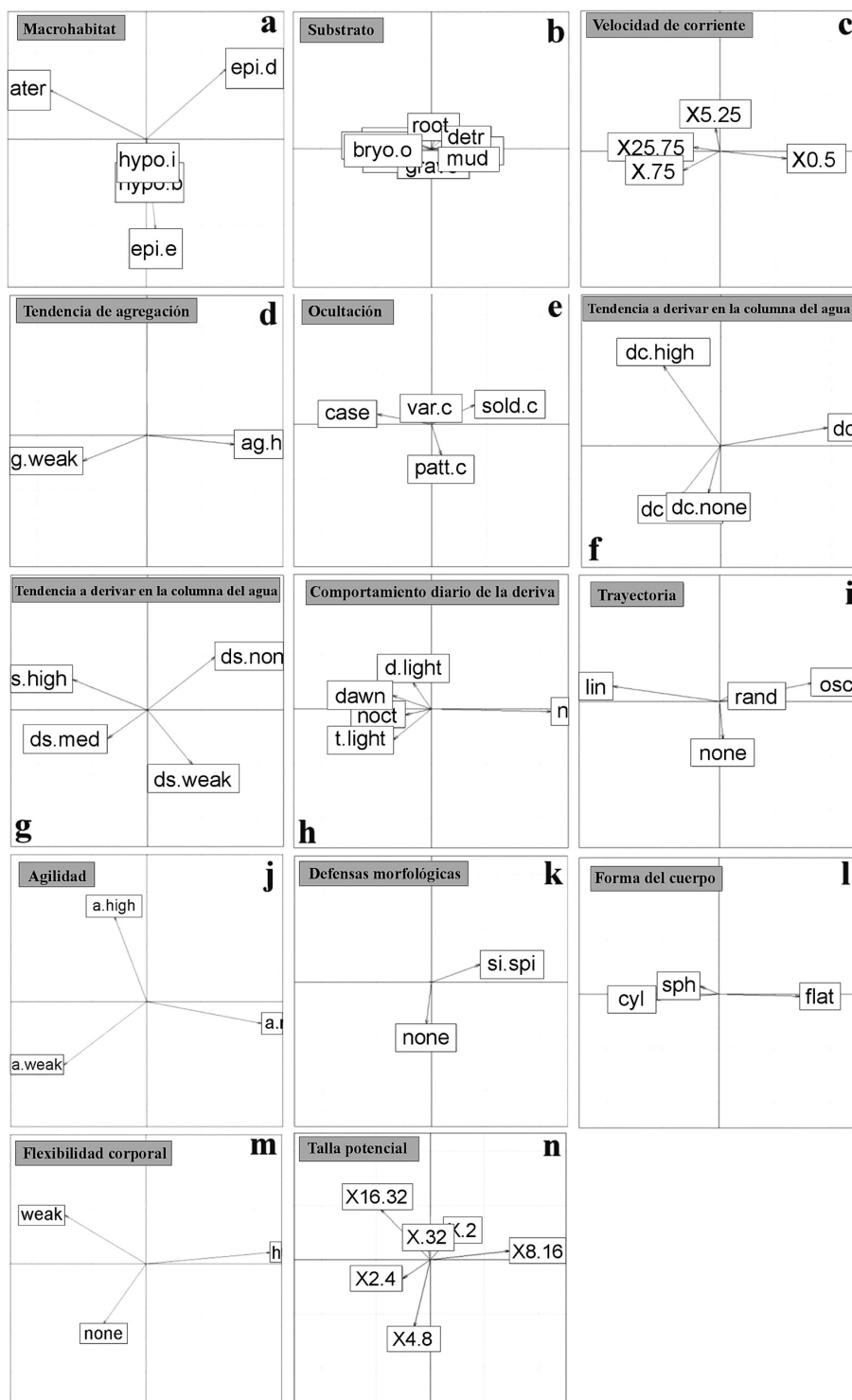


Figura 4. Análisis factorial de correspondencias entre los rasgos y su distribución espacial. Ordenación de las categorías para los catorce rasgos en el plano factorial F1-F2 del análisis de correspondencia. Véase Tabla 2 para el nombre completo de las categorías de cada rasgo. *Factorial correspondence analysis between the traits and their spatial distribution. Ordination of the categories for the 14 traits on the F1-F2 factorial plane of the analysis of correspondence. See Table 2 for the full name of the categories of each trait.*

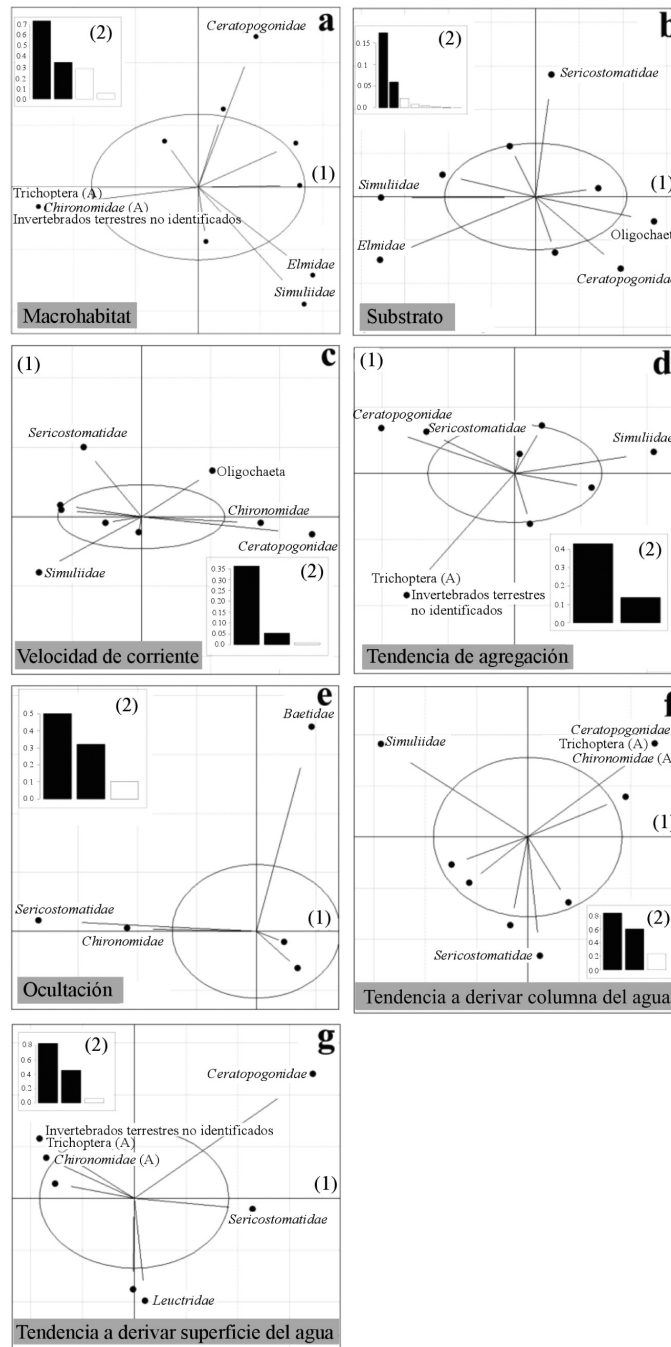


Figura 5. Biplot del contenido estomacal obtenido de un análisis de componentes principales de codificación difusa (FPCA). Distribución de cada rasgo de acuerdo con los contenidos estomacales (1) e histograma de los valores propios de cada componente principal (eigenvalues) (2, los dos primeros valores están en negro). Las elipses envuelven el valor promedio de las posiciones de los taxones consumidos por *G. gymnurus*. Las líneas unen cada taxón consumido por el espinoso (representadas por un punto) con el centro de gravedad, pero solamente se representa el 80 % de la longitud total de la línea para aumentar la legibilidad de la gráfica. (A) imagos aéreos, ej. *Chironomidae* (A). Biplot of the stomachal contents obtained from a fuzzy principal components analysis (FPCA). Distribution of each trait according to the stomach contents (1) and histogram of the values of each principal component (eigenvalues) (2, the first two values are in black). Ellipses envelop the average value of the taxa positions consumed by *G. gymnurus*. The lines link each taxa consumed by the stickleback (represented by a dot) to the gravity center, but only 80 % of the total length of the line is represented in order to improve graph clarity. (A) Aerial imagoes, e.g. *Chironomidae* (A).

abundante fueron los ostrácodos con un 84 %, en los otros tres ríos la dieta estuvo dominada por los quironómidos (62.96 % en el río Ladra, 76.16 % en el río Trimaz y 51.22 % en el río Labrada). Por otro lado, en función de los resultados obtenidos a partir del cálculo de las abundancias en cada individuo (Tabla 4), *Baetidae*, que en el computo total sólo aporta el 1.49 % de la abundancia de la composición faunística (Tabla 3), al hacer la media con los valores individualmente este taxón pasa a tener una mayor importancia (11.2 % \pm 5.53). Contrariamente, la importancia de Ostracoda en la dieta con este análisis es menor y tiene un valor medio de 8.8 % \pm 4.90, en comparación con el valor total (18.9 %). Además, a pesar de la elevada presencia de las larvas de *Chironomidae* en la dieta (presente en 21 ejemplares), su variabilidad en términos de abundancia como constituyente de la dieta a nivel individual también es elevada.

En la figura 3 se pueden observar los resultados obtenidos con el método gráfico de Amundsen *et al.* (1996). Así, siguiendo la interpretación sugerida por dicho autor la dieta del espinoso muestra una clara especialización por el consumo de ciertos taxones. De hecho, excepto en el río Madalena, *Chironomidae* fue el taxón dominante en la dieta. En el caso del río Madalena, y teniendo en cuenta el bajo número de ejemplares analizados, los espinosos parecen estar especializados en el consumo de Ostracoda (Fig. 3). De forma general, los imagos de tricópteros, las larvas de *Sericostomatidae*, Hydracharina y *Ceratopogonidae* son presas raras en la dieta del espinoso (Fig. 3).

Respecto al análisis de los rasgos ecológicos, en la figura 4 se puede observar la distribución en el FPCA de cada categoría en los catorce rasgos analizados. Por otro lado, los dos primeros ejes ('eigenvalues' en Figs. 5 y 6) son suficientes para ilustrar la distribución del espinoso en el FPCA en cada rasgo analizado, representando más del 65 % de la variabilidad total en todos los casos. Los resultados muestran que el espinoso prefirió alimentarse en macrohábitats epibénticos tanto deposicionales, debido a la presencia de *Ceratopogonidae* en sus estómagos, como erosionales (presencia de *Elmidae* y *Simuliidae*) (Fig. 5a). También muestran una cierta tendencia, aunque

débil, a alimentarse en la columna de agua o en su superficie, ya que también se alimentan de presas terrestres (imagos de quironómidos, imagos de tricópteros y otros insectos terrestres no identificados) (Fig. 5f, g). El rasgo 'substrato' revela que el espinoso puede utilizar una gran variedad de substratos para alimentarse debido a la distribución de las presas en el FPCA (Fig. 5b). Contrariamente, el rasgo 'velocidad de corriente' muestra que el espinoso prefiere alimentarse en zonas donde la velocidad de corriente es nula o baja (presencia de *Oligochaeta*, *Chironomidae*, *Ceratopogonidae* y *Sericostomatidae*), pero que también puede utilizar posiciones alimentarias con velocidades de corriente mayores debido a la presencia de *Simuliidae* en sus estómagos (Fig. 5c).

En cuanto al comportamiento alimentario, los resultados muestran una preferencia a alimentarse mayoritariamente de presas bentónicas, pero con un pequeño uso de la deriva (Fig. 5f, g). El rasgo 'tendencia a derivar en la columna del agua' sugiere que el espinoso ingiere presas con una débil tendencia a derivar, aunque también consume *Simuliidae* (con alta tendencia a derivar) y *Ceratopogonidae* (con nula tendencia a derivar). Los invertebrados terrestres se separan en el FPCA (parte superior derecha) debido a que derivan sobre la superficie y no en la columna de agua (Fig. 5f).

El espinoso se alimenta preferentemente durante las horas de luz, desde el amanecer al anochecer. Los imagos de *Chironomidae* (*Chironomidae* (a) en Fig. 6a) y las presas terrestres no identificadas se incluyen dentro de la categoría "horas de luz" y *Ceratopogonidae* y los imagos de Trichoptera (Trichoptera (a) en Fig. 6a) dentro de la categoría "ninguna". De los resultados obtenidos en el FPCA respecto al rasgo 'tendencia de agregación' se puede extrapolar que el espinoso utilizó tanto presas que muestran una elevada tendencia a la agregación (*Simuliidae*) como baja (*Ceratopogonidae* y *Sericostomatidae*). Por el contrario los imagos de Trichoptera y presas terrestres no identificadas se separaron en el FPCA (Fig. 5d) debido a que están codificados en la base de datos con el mismo valor para las dos categorías de este rasgo, ya que es difícil definir si la tendencia a agregarse es alta o ba-

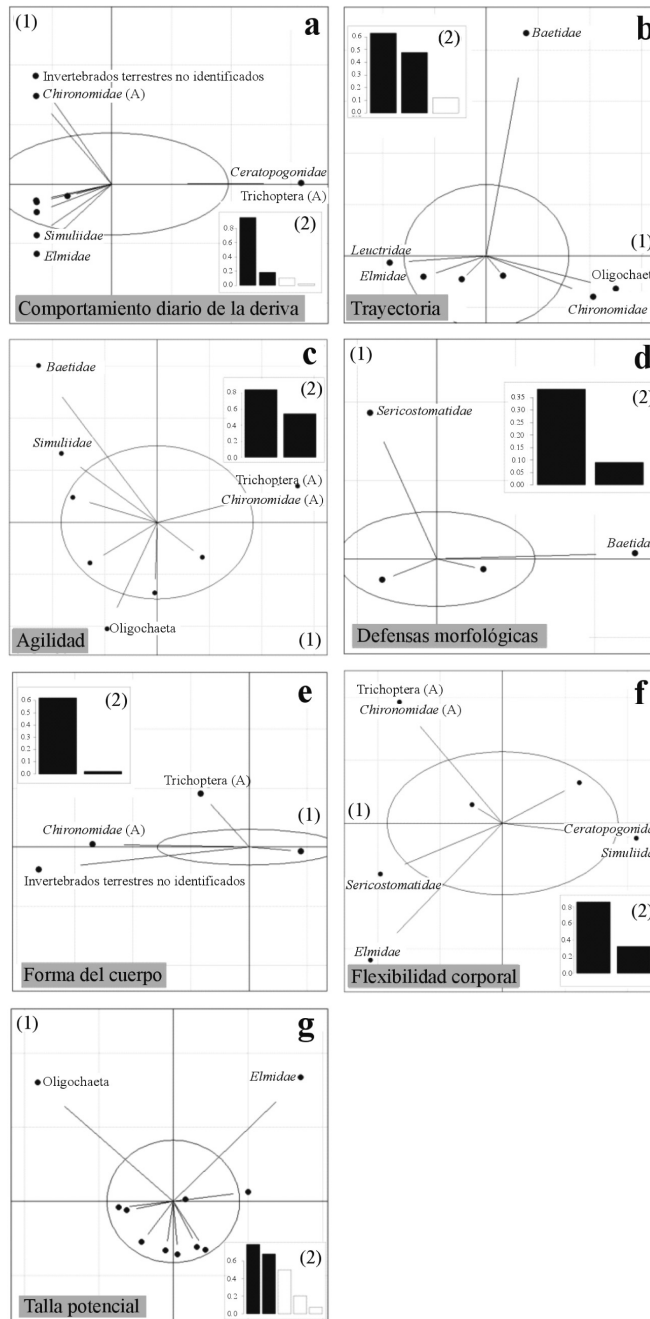


Figura 6. Biplot del contenido estomacal obtenido de un análisis de componentes principales de codificación difusa (FPCA). Distribución de cada rasgo de acuerdo con los contenidos estomacales (1) e histograma de los valores propios de cada componente principal (eigenvalues) (2, los dos primeros valores están en negro). Las elipses envuelven el valor promedio de las posiciones de los taxones consumidos por *G. gymnurus*. Las líneas unen cada taxón consumido por el espinoso (representadas por un punto) con el centro de gravedad, pero solamente se representa el 80% de la longitud total de la línea para aumentar la legibilidad de la gráfica. (A) imagos aéreos, ej. *Chironomidae* (A). *Biplot of gut contents obtained from a fuzzy principal components analysis (FPCA). Distribution of each trait according to the stomachal contents (1) and histogram of the values of each principal component (eigenvalues) (2, the first two values are in black). The ellipses envelop the average value of the taxa positions consumed by G. gymnurus. The lines link each taxa consumed by the stickleback (represented by a dot) to the gravity center, but only 80% of the total length of the line is represented in order to improve graph clarity. (A) Aerial imagoes, e.g. Chironomidae (A).*

ja. El rasgo ‘trayectoria en el sustrato y en la deriva’ no mostró diferencias claras, ya que el espinoso se alimentó de invertebrados con una trayectoria lineal (*Leuctridae* y *Elmidae*), oscilatoria (*Chironomidae*, *Simuliidae* y *Oligochaeta*) y con trayectorias variables (*Baetidae*) (Fig. 6b). Por el contrario, el rasgo ‘Ocultación’ indica que el espinoso prefirió en general consumir taxones sólidamente coloreados, excepto *Sericostomatidae*, que presentan un accesorio móvil (estuche) y *Baetidae*, que puede presentar coloraciones variables (Fig. 5e). En relación con el rasgo ‘agilidad’ se han obtenido resultados muy similares al rasgo ‘trayectoria en el sustrato y en la deriva’, ya que los espinosos consumieron invertebrados con una elevada (*Baetidae* y *Simuliidae*), débil (*Oligochaeta*) y ninguna (invertebrados terrestres) agilidad (Fig. 6c).

Los rasgos ‘defensas morfológicas’, ‘forma del cuerpo’ y ‘flexibilidad corporal’ han sido usados para analizar la eficacia de manipulación del alimento de los peces. Las únicas presas con defensas morfológicas consumidas por el espinoso fueron *Sericostomatidae* (con estuche) y *Baetidae* (con cercos), y la mayoría presentan una forma del cuerpo cilíndrica (Fig. 6d, e). Sin embargo, en cuanto al rasgo ‘flexibilidad’, el espinoso consumió tanto presas rígidas (*Sericostomatidae* y *Elmidae*) como poco flexibles (*Leuctridae* y invertebrados terrestres no identificados) e incluso muy flexibles (*Chironomidae*, *Ceratopogonidae* y *Oligochaeta*) (Fig. 6f).

Las mediciones de las presas identificadas en los estómagos se han realizado con el fin de comparar el tamaño de las presas observado con el predicho por el análisis de los rasgos. Así, el espinoso prefirió consumir presas entre 0.5-8 mm de tamaño (*Hydracarina* y *Oligochaeta* respectivamente), siendo las presas comprendidas entre 2.5-3.5 mm las más consumidas, ya

que constituyeron un 44.5 % del total (Tabla 5). Sin embargo el rasgo ‘talla potencial’ muestra que el espinoso prefiere usar presas entre 4-8 mm, excepto *Elmidae* (< 2 mm) y *Oligochaeta* (16-32 mm) (Fig. 6g). Así, el resultado obtenido en este rasgo puede sobreestimar el tamaño real de las presas que consume el espinoso, especialmente en el caso de *Oligochaeta*. Además, tanto la longitud media como el ancho medio del alimento no estuvieron relacionados con la longitud de los peces ($r = -0.20$; $P = 0.366$ y $r = -0.03$; $P = 0.896$, respectivamente). Por otro lado, la diversidad trófica de Shannon disminuye con la talla del espinoso pero el resultado no es significativo ($r = -0.22$; $P = 0.329$).

DISCUSIÓN

A grandes rasgos, la composición faunística de la dieta del espinoso en la cuenca del Miño confirma las observaciones anteriores que indican que esta especie se alimenta de una amplia variedad de presas, como insectos, pequeños crustáceos, caracoles y pequeñas lombrices (Hartley, 1948; Hynes, 1950; Allen & Wootton, 1984; Sánchez-González *et al.*, 2001; Copp & Kovác, 2003). Además, en nuestro caso la dieta estuvo dominada por las larvas de *Chironomidae*, hecho observado asimismo en otros trabajos (Hartley, 1948; Hynes, 1950). De hecho, en función de los resultados obtenidos mediante el método gráfico de Amundsen *et al.* (1996), se confirma la estrategia especializada desarrollada por esta especie, siendo las larvas de *Chironomidae* el taxón dominante en la dieta en la mayoría de los ríos, (excepto en el río Madalena donde son los ostrácodos). No obstante, a pesar de las diferencias individuales en la composición faunística de la dieta, casi la totalidad del alimento se corres-

Tabla 5. Dieta del espinoso de acuerdo con el tamaño y la anchura de las presas. Las presas fueron agrupadas en nueve categorías de tamaño, cada una con un intervalo de 0.5 mm. *Stickleback diet according to prey size and width. The prey were grouped into nine size categories, each of them with a 0.5 mm interval.*

Categorías de tamaño (mm)	0-0.5	0.5-1	1-1.5	1.5-2	2-2.5	2.5-3	3-3.5	3.5-4	≥ 4
Tamaño de las presas (%)	20	5.7	1.7	8.9	3.2	21.4	22.9	5.7	10.4
Anchura de las presas (%)	87.3	11.3	—	1.5	—	—	—	—	—

ponde con presas acuáticas, resultados que corroboran las observaciones efectuadas con anterioridad por otros investigadores (Sánchez-González *et al.*, 2001; Copp & Kovác, 2003; Sánchez-Hernández *et al.*, 2011b) y los resultados derivados de los análisis de los rasgos.

En esta línea, la composición de la dieta en los peces esta fuertemente influenciada por la abundancia y accesibilidad del alimento y en función de estos y otros factores el pez desarrolla la estrategia alimentaria más adecuada y rentable energéticamente en todo momento (por ejemplo de Crespín de Billy *et al.*, 2002; Johnson *et al.*, 2007; Sánchez-Hernández *et al.*, 2011b). Así, las diferencias observadas en la composición faunística entre los ríos analizados pueden deberse a las diferencias en el hábitat físico y la propia composición del macrobentos y su disponibilidad, como han encontrado otros investigadores (García de Jalón & Barceló, 1987; Domínguez *et al.*, 2002; Copp & Kovác, 2003).

Respecto a la variabilidad ontogénica en la dieta del espinoso, aún no siendo definitorios los resultados obtenidos por el bajo número y el semejante tamaño (3.6-5.3 cm) de los ejemplares analizados, el tamaño del alimento y la diversidad trófica no aumentaron con el tamaño del pez, a diferencia de las observaciones efectuadas por otros investigadores en diversas especies de peces (Hynes, 1950; Blanco-Garrido *et al.*, 2003; Sánchez-Hernández *et al.*, 2011a).

Los estudios sobre el uso del hábitat por los peces en la naturaleza están basados en observaciones visuales o en los resultados obtenidos mediante el seguimiento de peces marcados (ver por ejemplo Jakober *et al.*, 2000 o O'Connor & Rahel, 2009). Por el contrario, con el actual trabajo se demuestra que con el análisis de los rasgos ecológicos de las presas también se puede obtener información sobre el uso del hábitat empleado por un pez en la adquisición del alimento. Así, este estudio confirma el comportamiento alimentario bentónico del espinoso, tal y como han demostrado otros investigadores en condiciones de laboratorio (Ranta & Kaitala, 1991; Hart, 2003). Además, la distribución de los taxones de presas en el FPCA para el rasgo 'velocidad de corriente' nos permitió concluir que el espinoso prefiere ali-

mentarse en zonas donde la velocidad de corriente es nula o baja, resultado que concuerda con las observaciones efectuadas por Copp & Kovác (2003). Por otro lado, a pesar de que en condiciones de laboratorio se ha demostrado que el espinoso puede alimentarse en condiciones de total oscuridad (Mussen & Peeke, 2001), el actual trabajo, al igual que otros anteriores (Allen & Wootton, 1984; Litvak & Leggett, 1992), confirma los hábitos alimentarios diurnos de esta especie.

Si bien es cierto que la distribución de los taxones en el FPCA en algunos de los rasgos no permitió obtener resultados definitorios, por cuanto el espinoso mostró un comportamiento generalista (véase los rasgos 'substrato', 'tendencia de agregación', 'trayectoria en el substrato y en la deriva', 'agilidad' y 'flexibilidad corporal'), en el resto los resultados del análisis mostraron la preferencia del espinoso hacia alguna de las categorías. Por ello, la existencia o no de preferencias podría ser utilizada para definir el espectro de variación de cada rasgo, y así determinar si el comportamiento del pez es preferentemente eurifágico o estenofágico para cada característica estudiada.

En los últimos años se han destacado varias ventajas importantes de los análisis de los rasgos ecológicos de macroinvertebrados en distintos campos. Así, los análisis de los rasgos tienen una elevada aplicabilidad debido a que los invertebrados acuáticos están ampliamente distribuidos por todo el mundo y pueden ser perfectamente comparados para un rasgo determinado entre áreas geográficas diferentes (Statzner *et al.*, 1997; Bonada *et al.*, 2007). Además, los análisis de los rasgos tienen una alta fiabilidad y robustez estadística (Rodríguez-Capítulo *et al.*, 2009) y la codificación de la afinidad de cada taxón para cada categoría de un rasgo determinado es estandarizada y aplicable a taxones muy diferentes (Dolédec & Chessel, 1994). Sin embargo, estas técnicas no están exentas de problemas.

Así, una de las dificultades que surgen a la hora de emplear estos análisis es la falta de datos ecológicos para ciertos taxones (Sánchez-Hernández *et al.*, 2011b), y en nuestro caso, presas comunes como Ostracoda o *Ecnomidae* no pudieron ser incluidas en el análisis [estos taxones no figuran en la base de datos elaborada por

Crespin De Billy & Usseglio-Polatera (2002)]. Esta circunstancia puede suponer un problema cuando existe un elevado número de taxones en los estómagos y pone en evidencia la necesidad de trabajos que completen dicha base de datos. Además, la posición en los FPCA de algunos taxones con poca importancia en la dieta en términos de abundancia, como por ejemplo *Ceratopogonidae* o *Sericostomatidae*, podría dar lugar a conclusiones dudosas. Aunque algunos autores recomiendan la ponderación de los valores de los rasgos según la abundancia de las familias en las muestras (p. e. Rodríguez-Capítulo *et al.*, 2009), en este trabajo, al no tener datos de la disponibilidad del alimento, el análisis se ha realizado sobre presencia/ausencia de los taxones, ya que no podemos saber si la baja abundancia de éstos en la dieta es debida a una selección negativa o bien a que son muy escasos en el medio. De ser éste el caso, los espinosos seleccionarían positivamente estas presas, por lo que su presencia en los estómagos, aunque escasa, aportaría una importante información sobre el comportamiento alimentario del predador.

Por otro lado, el estado de digestión de las presas supone un problema añadido, ya que en la mayoría de los casos la mayor resolución taxonómica que es posible alcanzar es la de familia, e incluso en algunos casos no se puede ir más allá del nivel de orden (véase Oligochaeta, Hydracharina, Ostracoda e imagos de Trichoptera en este trabajo). Este inconveniente se puede solventar realizando el análisis a dos niveles taxonómicos: el primero a nivel de familia y el segundo a nivel de orden, utilizando en ambos la media de los valores de todos los representantes de la misma categoría taxonómica (ej. todos los géneros de una misma familia y todas las familias de un mismo orden). Aún así, a pesar de que esta aproximación es aceptada en los trabajos sobre la materia, se recomienda que la identificación de las presas se haga a nivel de género (Dolédéc *et al.*, 2000; de Crespin De Billy & Usseglio-Polatera, 2002; Rodríguez-Capítulo *et al.*, 2009).

Por último, tal y como hemos visto en nuestro trabajo para el rasgo 'talla potencial' los resultados muestran que el espinoso se alimentó de presas con tallas inferiores a lo esperado por este rasgo. De

esta forma, se sobreestima claramente el tamaño real de las presas consumidas, ya que el rasgo contempla el tamaño máximo para un taxón dado. Por ello en peces con una abertura bucal pequeña, como en el espinoso, no se recomienda el uso de este rasgo, sino la medición directa de las presas.

A pesar de estos inconvenientes, si tenemos presente que los macroinvertebrados forman parte de la base de las cadenas tróficas en todos los ecosistemas acuáticos y constituyen un recurso muy importante para muchas especies de peces, el análisis de los rasgos de las presas puede ser una metodología aplicable a un gran número de especies de diferentes regiones biogeográficas, proporcionando un enfoque más ecológico a los estudios de alimentación. Debe entenderse que las conclusiones obtenidas en este estudio son las extraídas de la información proporcionada por las presas, y por lo tanto la observación directa del comportamiento alimentario del espinoso podría proporcionar más información que la aquí consignada.

AGRADECIMIENTOS

Parte de este trabajo ha sido realizado en los laboratorios de la Estación de Hidrobiología de la USC "Encoro do Con" en Vilagarcía de Arousa. Este trabajo se ha realizado con el apoyo de los proyectos 10PXIB2111059PR de la Xunta de Galicia y MIGRANET perteneciente al Programa de Cooperación Territorial Interreg IV B SUDOE (50E2/P2/E288). Los autores quieren agradecer a los dos evaluadores anónimos sus útiles comentarios y sugerencias.

BIBLIOGRAFÍA

- ALEXANDRE, C. M. & P. R. ALMEIDA. 2009. Summer survival and habitat characteristics of a threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.) Southern European population. *Limnetica*, 28: 125-138.
- ALLEN, J. M. R. & R. J. WOOTTON. 1984. Temporal patterns of diet and rate of food consumption of the three-spined stickleback (*Gasterosteus acu-*

- leatus*) in Llyn Frongoch, an upland Welsh lake. *Freshwat. Biol.*, 14: 335-346.
- BALTANÁS, A. & P. A. RINCÓN. 1992. Application of a cluster-bootstrapping method for the identification of dietary patterns on fish populations. *Ecol. Fresh. Fish*, 1: 130-138.
- BLANCO-GARRIDO, F., F. J. SÁNCHEZ-POLAINA & J. PRENDA. 2003. Summer diet of Iberian chub (*Squalius pyrenaicus*) in a Mediterranean stream in Sierra Morena (Yeguas stream, Córdoba, Spain). *Limnetica*, 22: 99-106.
- BONADA, N., M. RIERADEVALL & N. PRAT. 2007. Macroinvertebrate community structure and biological traits related to flow permanence in a Mediterranean river network. *Hydrobiologia*, 589: 91-106.
- CHEVENET, F., S. DOLÉDEC & D. CHESSEL. 1994. A fuzzy coding approach for the analysis of long-term ecological data. *Freshwat. Biol.*, 31: 295-309.
- CLAVERO, M., Q. POU-ROVIRA & L. ZAMORA. 2009. Biology and habitat use of three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) in intermittent Mediterranean streams. *Ecol. Fresh. Fish*, 18: 550-559.
- COPP, G. H. & V. KOVÁČ. 2003. Sympatry between threespined *Gasterosteus aculeatus* and nine-spined *Pungitius pungitius* sticklebacks in English lowland streams. *Ann. Zool. Fennici*, 40: 341-355.
- CORTÉS, E. 1998. Methods of studying fish feeding: reply. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 55: 2708.
- CUCHEROUSSET, J., J. C. AYMES, F. SANTOUL & R. CÉRÉGHINO. 2007. Stable isotope evidence of trophic interactions between introduced brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and native brown trout (*Salmo trutta*) in a mountain stream of southwest France. *J. Fish Biol.*, 71: 210-223.
- CUNDARI, T. R., C. SÂRBU & H. F. POP. 2002. Robust fuzzy principal component analysis (FP-CA). A comparative study concerning interaction of carbon-hydrogen bonds with molybdenum-oxo bonds. *J. Chem. Inform. Comput. Sci.*, 42: 1363-1369.
- CUÑADO, N., J. BARRIOS, E. SAN MIGUEL, R. AMARO, C. FERNÁNDEZ, M. HERMIDA & J. L. SANTOS. 2002. Synaptonemal Complex Analysis in Oocytes and Spermatoocytes of Threespine Stickleback *Gasterosteus aculeatus* (Teleostei, Gasterosteidae). *Genetica*, 114: 53-56.
- DE CRESPIN DE BILLY, V. 2001. *Régime alimentaire de la truite (Salmo trutta L.) en eaux courantes: rôles de l'habitat physique des traits des macroinvertébrés*. Thesis. L'université Claude Bernard, Lyon, Francia. 84 pp.
- DE CRESPIN DE BILLY, V., B. DUMONT, T. LA-GARRIGUE, P. BARAN & B. STATZNER. 2002. Invertebrate accessibility and vulnerability in the analysis of brown trout (*Salmo trutta* L.) summer habitat suitability. *River Res. Appl.*, 18: 533-553.
- DE CRESPIN DE BILLY, V. & P. USSEGLIO-POLATERA. 2002. Traits of brown trout prey in relation to habitat characteristics and benthic invertebrate communities. *J. Fish Biol.*, 60: 687-714.
- DOADRIO, I. 2001. *Atlas y libro rojo de los peces continentales de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza, Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. 374 pp.
- DOLÉDEC, S. & D. CHESSEL. 1994. Co-inertia analysis: an alternative method for studying species-environment relationships. *Freshwat. Biol.*, 31: 277-294.
- DOLÉDEC, S., J. M. OLIVIER & B. STATZNER. 2000. Accurate description of the abundance of taxa and their biological traits in stream invertebrate communities: Effects of taxonomic and spatial resolution. *Arch. Hydrobiol.*, 148: 25-43.
- DOMÍNGUEZ, J., J. C. PENA, J. DE SOTO & E. LUIS. 2002. Alimentación de dos poblaciones de perca sol (*Lepomis gibbosus*), introducidas en el Norte de España. Resultados Preliminares. *Limnetica*, 21: 135-144.
- FERNÁNDEZ, C., M. HERMIDA, R. AMARO & E. SAN MIGUEL. 2000. Lateral plate variation in Galician stickleback populations in the rivers Miño and Limia, NW Spain. *Behaviour*, 137: 965-979.
- FERNÁNDEZ, C., E. SAN MIGUEL, R. AMARO & M. HERMIDA. 2009. Espinosa - *Gasterosteus gymmurus*. En: *Enciclopedia virtual de los vertebrados españoles*. Salvador A. & B. Elvira (Eds). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. (<http://www.vertebradosibericos.org>).
- FILÍPE, A. F., M. B. ARAÚJO, I. DOADRIO, P. ANGERMEIER & M. J. COLLARES-PEREIRA. 2009. Biogeography of Iberian freshwater fishes revisited: the roles of contemporary versus historical constraints. *J. Biogeogr.*, 36: 2096-2110.
- FREYHOF, J. & M. KOTTELAT. 2008. *Gasterosteus gymmurus*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.4. www.iucnredlist.org.

- GARCÍA DE JALÓN, D. & E. BARCELÓ. 1987. Estudio sobre la alimentación de la trucha común en ríos pirenaicos. *Ecología*, 1: 263-269.
- GARCÍA DE JALÓN, D., M. MAYO, F. HERVELLA, E. BARCELÓ & T. FERNÁNDEZ. 1993. *Principios y técnicas de gestión de la pesca en aguas continentales*. Mundi-Prensa Libros S.A, Madrid. 247 pp.
- HART, P. J. B. 2003. Habitat use and feeding behaviour in two closely related fish species, the three-spined and nine-spined stickleback: an experimental analysis. *J. Anim. Ecol.*, 72: 777-783.
- HARTLEY, P. H. T. 1948. Food and feeding relationships in a community of freshwater fish. *J. Anim. Ecol.*, 17: 1-14.
- HERMIDA, M., C. FERNÁNDEZ, R. AMARO & E. SAN MIGUEL. 2005a. Morphometric and meristic variation in Galician threespine stickleback populations, northwest Spain. *Environ. Biol. Fish.*, 73: 189-200.
- HERMIDA, M., C. FERNÁNDEZ, R. AMARO & E. SAN MIGUEL. 2005b. Geographical and temporal FA variation in threespine stickleback populations from Galicia (NW Spain). *Evol. Ecol.*, 19: 517-532.
- HERNANDO, J. A. & M. C. SORIGUER. 1992. Biogeography of freshwater fish of the Iberian Peninsula. *Limnetica*, 8: 243-253.
- HESSLEIN, R. H., K. A. HALLARD & P. RAMLAL. 1993. Replacement of sulfur, carbon, and nitrogen, in tissue of growing broad whitefish (*Coregonus nasus*) in response to a change in diet traced by $\delta^{34}\text{S}$, $\delta^{13}\text{C}$, and $\delta^{15}\text{N}$. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 50: 2071-2076.
- HYNES, H. B. N. 1950. The food of freshwater sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*) with a review of the methods used in studies of the food of fishes. *J. Anim. Ecol.*, 19: 36-58.
- HYSLOP, E. J. 1980. Stomach contents analysis—a review of methods and their application. *J. Fish Biol.*, 17: 411-429.
- JAKOBER, M. J., T. E. MCMAHON & R. F. THURLOW. 2000. Diel habitat partitioning by bull charr and cutthroat trout during fall and winter in Rocky Mountain streams. *Environ. Biol. Fish.*, 59: 79-89.
- JAWORSKI, A. & S. Á. RAGNARSSON. 2006. Feeding habits of demersal fish in Icelandic waters: A multivariate approach. *ICES J. Mar. Sci.*, 63: 1682-1694.
- JOHNSON, R. L., S. M. COGHLAN & T. HARMON. 2007. Spatial and temporal variation in prey selection of brown trout in a cold Arkansas tailwater. *Ecol. Freshwat. Fish*, 16: 373-384.
- KOTTELAT, M. 1997. European freshwater fishes. *Biologia*, 52: 1-271.
- KOTTELAT, M. & J. FREYHOF. 2007. *Handbook of European freshwater fishes*. Publications Kottelat, Cornol, Switzerland. 646 pp.
- LIMA-JUNIOR, S. E. & R. GOITEIN. 2001. A new method for the analysis of fish stomach contents. *Acta Sci.*, 23: 421-424.
- LITVAK, M. K. & W. C. LEGGETT. 1992. Age and size-selective predation on larval fishes: the bigger-is-better hypothesis revisited. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 81: 1-24.
- LOBÓN-CERVIÁ, J., T. PENCZAK & A. SOSTOA. 1988. Morphological variability and distribution of stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.) in Spain. *Cybium*, 12: 219-227.
- LOSETO, L. L., G. A. STERN, T. L. CONNELLY, D. DEIBEL, B. GEMMILL, A. PROKOPOWICZ, L. FORTIER & S. H. FERGUSON. 2009. Summer diet of beluga whales inferred by fatty acid analysis of the eastern Beaufort Sea food web. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 374: 12-18.
- MUSSEN, T. & H. V. S. PEEKE. 2001. Nocturnal Feeding in the Marine Threespine Stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.): Modulation by Chemical Stimulation. *Behaviour*, 138: 857-871.
- O'CONNOR, R. R. & F. J. RAHEL. 2009. A patch perspective on summer habitat use by brown trout *Salmo trutta* in a high plains stream in Wyoming, USA. *Ecol. Freshwat. Fish*, 18: 473-480.
- POWER, M., G. POWER, F. CARON, R. R. DOUCETT & K. R. GUIGUER. 2002. Growth and dietary niche in *Salvelinus alpinus* and *Salvelinus fontinalis* as revealed by isotope analysis. *Env. Biol. Fish.*, 64: 75-85.
- RADER, R. B. 1997. A functional classification of the drift: traits that influence invertebrate availability to salmonids. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 54: 1211-1234.
- RANTA, E. & V. KAITALA. 1991. School size affects individual feeding success in three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* L.). *J. Fish Biol.*, 5: 733-737.
- RINCÓN, P. A. & J. LOBÓN-CERVIÁ. 1999. Prey-size selection by brown trout (*Salmo trutta* L.) in a stream in northern Spain. *Can. J. Zool.*, 77: 755-765.
- RÍO-BARJA, F. J. & F. RODRÍGUEZ-LESTEGÁS.

1992. *Os Ríos Galegos. Morfoloxía e Réxime*. Concello da Cultura Galega, Santiago de Compostela. 333 pp.
- RODRÍGUEZ-CAPÍTULO, A., I. MUÑOZ, N. BONADA, A. GAUDÉS & S. TOMANOVA. 2009. La biota de los ríos: los invertebrados. In: *Conceptos y técnicas en ecología fluvial*. A. Elosegi & S. Sabater (eds.): 253-270. Fundación BBVA. Bilbao.
- SÁNCHEZ-GONZÁLES, S., G. RUIZ-CAMPOS & S. CONTRERAS-BALDERAS. 2001. Feeding ecology and habitat of the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus microcephalus*, in a remnant population of northwestern Baja California, México. *Ecol. Freshwat. Fish*, 10: 191-197.
- SÁNCHEZ-HERNÁNDEZ, J., R. VIEIRA-LANERO, M. J. SERVIA & F. COBO. 2011a. First feeding diet of young brown trout fry in a temperate area: disentangling constraints and food selection. *Hydrobiologia*, 663: 109-119.
- SÁNCHEZ-HERNÁNDEZ, J., R. VIEIRA-LANERO, M. J. SERVIA & F. COBO. 2011b. Feeding habits of four sympatric fish species in the Iberian Peninsula: keys to understanding coexistence using prey traits. *Hydrobiologia*, 667: 119-132.
- STATZNER, B., K. HOPPENHAUS, M. F. ARENS & P. RICHOUX. 1997. Reproductive traits, habitat use and templet theory: a synthesis of world-wide data on aquatic insects. *Freshw. Biol.*, 38: 109-135.
- VIDAL ROMANI, J. R. 1989. Granite geomorphology in Galicia (NW España). *Cuad. Lab. Xeol. Laxe*, 13: 89-163.
- WARE, D. M. 1973. Risk of epibenthic prey to predation by rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *J. Fish. Res. Board Can.*, 30: 787-797.