

LA ALIMENTACIÓN DE LA TRUCHA COMÚN (*Salmo trutta* L., 1758) EN UN RÍO DE NAVARRA (N. ESPAÑA)

J. Oscoz, M^a C. Escala y F. Campos

Departamento de Zoología y Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad de Navarra, Apdo. 177, E-31080, Pamplona, España.

RESUMEN

En el río Larraun (N de España) las truchas de edad 0+ y $\geq 2+$ se alimentaron principalmente de invertebrados bentónicos. Gamáridos, larvas de efemerópteros y larvas de tricópteros fueron las categorías de presa más abundantes y de consumo general. En invierno la dieta de las truchas de edad $>2+$ se compuso principalmente de gamáridos, efemerópteros y tricópteros, mientras que en verano el consumo de gamáridos se elevó. En verano las truchas seleccionaron negativamente coleópteros, dípteros y oligoquetos, y positivamente gamáridos y moluscos.

Palabras clave: *Salmo trutta*, trucha común, alimentación

ABSTRACT

Diet of age 0+ (in summer) and $\geq 2+$ (in summer and winter) brown trout from Larraun river is described. The trout fed mainly on benthic invertebrates. The prey most consumed were Gammaridae, Ephemeroptera larvae and Trichoptera larvae. However there were differences in feeding habits of age $>2+$ brown trout between summer and winter: In summer they fed mainly on Gammaridae, whereas they preyed upon Ephemeroptera, Gammaridae and Trichoptera in winter: In summer, trout refused certain prey types (Coleoptera, Diptera and Oligochaeta), showing preference for other groups (Gammaridae and Mollusca).

Keywords: *Salmo trutta*, brown trout, food

INTRODUCCIÓN

La trucha común (*Salmo trutta*) es una especie de elevado interés por su valor deportivo y económico. Una de las herramientas básicas para conocer la biología de esta especie es el estudio de su alimentación. El análisis de la dieta, además de indicar sus requerimientos tróficos, permite conocer indirectamente los hábitos de adquisición de alimento, las posibles interacciones con otras especies (competencia, depredación), e incluso los patrones de ocupación del espacio (García de Jalón, 1985; García de Jalón & Barceló, 1987; Smith *et al.*, 1993). Por otra parte, su estudio puede aclarar cuánta energía consumen las truchas (Elliott, 1994) y cuándo el alimento se convierte en factor limitante, de modo que ayuda a mejorar la gestión

de las poblaciones trucheras (Lobón-Cerviá & Fitzmaurice, 1988; García de Jalón, 1993; Elliott, 1994; Vehanen *et al.*, 1998).

En España la alimentación de la trucha es bien conocida en ríos de la cuenca del Duero (Alvarez, 1979; Domínguez & Purroy, 1981; López, 1982; Lobón-Cerviá *et al.*, 1985; Montañés & Lobón-Cerviá, 1986), Asturias (Suárez *et al.*, 1988; Rincon, 1993) y Pirineos (García de Jalón & Barceló, 1987).

En Navarra, donde la pesca deportiva de la trucha es una práctica muy extendida e importante (existen unos 1600 km de ríos trucheros), se desconoce la existencia de datos publicados sobre este tema. Con el presente trabajo se pretende conocer la dieta de la trucha en esta región, y sus variaciones según la época del año y la edad.

AREA DE ESTUDIO

Este trabajo se ha realizado en el río Larraun, norte de España (Fig. 1). Se trata de un río corto (21 km de recorrido y 221 km² de cuenca) que discurre en su mayor parte por un sustrato calizo. Su pendiente media es del 1,0%. Basándose en la morfología y composición de la fauna piscícola, el río puede dividirse en una zona superior (12 km de longitud, pendiente media 1,4%) y otra inferior (pendiente media 0,5%). Según la clasificación de Strahler (1952), la primera corresponde al orden 1-2 y la segunda al orden 3. La especie piscícola predominante en la zona superior fue la trucha. En la zona inferior predominaron los ciprínidos, sobre todo piscardo (*Phoxinus phoxinus* L., 1758), madrilla (*Chondrostoma miegii* Steindachner, 1866), y barbo de Graells (*Barbus graellsii* Steindachner, 1866). La locha (*Barbatula barbatula* L., 1758) y la trucha arco-iris (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum, 1792) fueron accidentales. En los 4 km finales del cauce se detectó una importante población de gobio (*Gobio gobio* L., 1758).

Durante la época de estudio, en la zona superior el agua fue ligeramente alcalina (pH medio >8), y su conductividad, según la clasificación de Nisbet & Vernaux (1970), varió de mineralización bastante fuerte (200-300 µS/cm) en los 4 primeros km de cauce, a mineralización fuerte (300-400 µS/cm) en los 8 km restantes. La concentración media de oxígeno disuelto osciló entre 10 y 11,5 mg/l (rango 9-15 mg/l). La temperatura del agua osciló entre 12,5°C y 17,8°C en agosto, mientras que en invierno se mantuvo en valores cercanos a 8,2°C. La vegetación de ribera se compone de robles (*Quercus robur*), sauces (*Salix spp.*), alisos (*Alnus glutinosa*) y arces (*Acer monspessulanum*).

MATERIAL Y MÉTODOS

Se han analizado 58 estómagos de truchas capturadas mediante pesca eléctrica en la zona superior del río: 43 individuos (longitud total de 60 a 310 mm) en agosto de 1996, y 15 (longitud total de

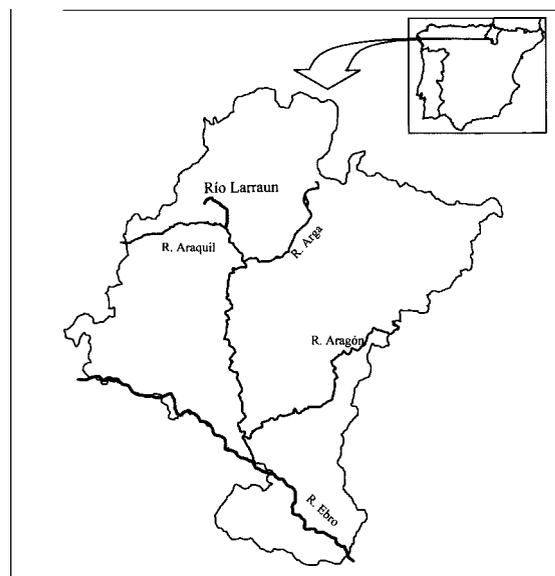


Figura 1. Localización del río Larraun en Navarra. Location of study area (Larraun river) in Navarra.

150 a 319 mm) en diciembre-enero de 1997-98. Del total, 3 truchas capturadas en agosto tenían vacío el estómago y no se tuvieron en cuenta en los análisis posteriores. Todas las truchas fueron capturadas antes del mediodía, con objeto de eliminar las posibles variaciones en el consumo de presas que existen a lo largo del día (Neveu, 1980).

La edad de los peces se determinó mediante la lectura de los anillos de crecimiento anual en las escamas (Granado-Lorenzo, 1996), estableciéndose las clases 0+ (truchas nacidas en el mismo año de captura) y ≥2+ (truchas con al menos dos inviernos de vida). No pudo determinarse con precisión la edad de tres ejemplares.

Las truchas capturadas fueron trasladadas en refrigeración al laboratorio, donde se congelaron para su estudio posterior. El estómago fue separado y conservado en formaldehído al 4%. Su contenido fue vaciado y observado a la lupa binocular. Las presas se separaron en tres grandes grupos: peces, invertebrados terrestres (insectos y arácnidos) e invertebrados acuáticos. En este último grupo, los insectos se determina-

ron hasta el nivel de Orden y las demás presas hasta Clase.

Para el conjunto de estómagos se determinaron la abundancia (A) de cada tipo de presa (porcentaje respecto al número total de presas) y su frecuencia F (porcentaje de estómagos donde aparece). En 11 ejemplares capturados en agosto en un mismo punto del río se estudió la selección de presas, comparando la composición de su dieta con la de la comunidad de macroinvertebrados presentes en ese lugar. Para ello se utilizó el índice S de selección de Savage (1931) $S = U_i/D_i$, donde U_i es el uso que la trucha hace del recurso i , y D_i es la disponibilidad de ese recurso en el río. Los valores de S varían entre 0 e ∞ , siendo 1 el valor correspondiente a la no selección. Este índice es más objetivo que otros similares, ya que permite comprobar su significación estadística comparándola con una χ^2 de un grado de libertad (Manly *et al.*, 1993).

Los macroinvertebrados presentes en el río fueron muestreados en el mismo sitio donde se capturaron las truchas. Para ello se utilizó una manga de recolección de 35 cm de boca, con

malla de 0.1 mm de luz. Se muestrearon todos los microhabitats del río (lóticos y lentíticos).

El solapamiento trófico de la dieta se calculó mediante el índice $C_{if} = 1 - 0.5 \cdot \sum |P_{ij} - P_{fi}|$ donde P_{ij} y P_{fi} son las proporciones de la presa j consumidas por las clases de edad f e i (Schoener, 1970). También se calcularon la diversidad trófica según el índice de Shannon ($H' = -\sum P_i \log_2 P_i$), la dominancia y amplitud de nicho ($D = \sum p_i^2$ y $C = 1/\sum p_i^2$, respectivamente, Simpson, 1949) y la riqueza de especies $R = (S_p - 1)/\ln N$ (Margalef, 1958). En ellas p_i es la frecuencia relativa de la presa i , S_p es el número de tipos de presas y N es el número total de presas en la muestra.

La diferencia entre las dietas estival e invernal se analizó sólo en individuos de la misma clase de edad ($\geq 2+$). Análogamente, la variación de la dieta con la edad se analizó sólo en ejemplares capturados en agosto. En ambas se utilizó para el análisis estadístico el test de χ^2 . No se han tenido en cuenta 43 presas encontradas en los estómagos de las tres truchas de edad indeterminada.

RESULTADOS

El total de presas contenidas en los 55 estómagos de trucha analizados fue 1821 (Tabla 1), la mayoría de ellas bentónicas. Las presas más consumidas fueron gamáridos, larvas de efemerópteros y larvas de tricópteros. Nematodos, invertebrados terrestres y dípteros fueron presas secundarias, y el resto, presas accidentales.

La dieta de las truchas de edad $\geq 2+$ varió estacionalmente (Tabla 2). Así, en verano gamáridos y efemerópteros fueron las presas de mayor consumo, aunque dominaron las primeras. En invierno, por el contrario, la abundancia de gamáridos, efemerópteros y tricópteros cambió significativamente ($\chi^2 = 394.25$, $p < 0.001$, 6 g.l.), de modo que las truchas de edad $\geq 2+$ se alimentaron básicamente de efemerópteros, tricópteros y gamáridos. En agosto presas secundarias fueron tricópteros, nematodos, moluscos, dípteros y las de origen terrestre, mientras que en invierno destacan los oligoquetos y nematodos. El consumo de molus-

Tabla 1. Composición de la dieta de la trucha en el río Larraun. Los datos se expresan como frecuencia (F) y abundancia (A). *Diet composition of brown trout in the Larraun river. The data are expressed as occurrence (F) (frequency of each item with respect to the all stomach analyzed) and abundance (A).*

	F	A
Invertebrados acuáticos		
Tricladados	1,8	0,05
Nematodos	27,3	2,64
Oligoquetos	14,6	0,55
Gasterópodos	14,6	0,77
Hidracarinos	5,5	0,16
Gamáridos	52,7	50,26
Coleópteros	5,5	0,16
Dípteros	21,8	1,15
Efemerópteros	67,3	25,49
Plecópteros	7,3	0,22
Heterópteros	1,8	0,05
Megalópteros	1,8	0,05
Tricópteros	50,9	16,58
Peces	3,6	0,11
Invertebrados terrestres	27,3	1,76
Tamaño de muestra	55	1821

Tabla 2. Composición de la dieta de truchas en el río Larraun según su edad y estación del año. También se muestran los valores de diversidad trófica, riqueza de especies, amplitud de nicho trófico y dominancia. *Food of brown trout from the Larraun river according to the season (summer and winter) and the age (0+ and ≥2+). Values of trophic diversity (H'), richness (R), trophic niche width (C), and dominance (D), are shown.*

Clase de edad Estacion	0+		≥2+		≥2+	
	VERANO		VERANO		INVIERNO	
	F	A	F	A	F	A
Invertebrados acuáticos						
Tricladidos	-	-			6,7	0,1
Nematodos	9,1	2,3	26,7	3,3	60,0	2,4
Oligoquetos	-	-	13,3	0,3	40,0	0,7
Gasterópodos	9,1	2,3	40,0	2,0		
Hidracarinos	-	-	20,0	0,5		
Gamáridos	31,8	10,3	93,3	81,7	40,0	36,5
Coleópteros	-	-	13,3	0,3	6,7	0,1
Dipteros	9,1	2,3	33,3	1,2	33,3	1,1
Efemerópteros	90,9	57,5	46,7	5,6	60,0	34,9
Plecópteros	-	-			26,7	0,4
Heterópteros			6,7	0,2		
Megalópteros					6,7	0,1
Tricópteros	31,8	21,8	46,7	3,1	73,3	22,9
Peces			13,3	0,3		
Invertebrados terrestres	13,6	3,5	33,3	1,5	40,0	0,8
Total presas	87		605		1086	
Diversidad (H')	1,82		1,19		1,91	
Riqueza de especies (R)	1,34		1,72		1,43	
Amplitud de nicho (C)	2,56		1,49		3,22	
Dominancia (D)	0,39		0,67		0,31	

cos durante el periodo invernal fue inapreciable.

Estos cambios provocaron que los valores de la diversidad trófica y amplitud de nicho de la muestra fueran mayores en invierno que en verano, mientras que la riqueza de especies y la dominancia fueron más altas en verano que en invierno (Tabla 2).

La dieta varió también con la edad (Tabla 2). Las truchas de edad 0+ consumieron principalmente efemerópteros (57.5% de las presas), y las de edad ≥2+ gamaridos (81.8%). Los porcentajes de las presas en la dieta según la edad de las truchas fueron significativamente diferentes ($\chi^2=270.15, p<0.001, 3 \text{ g.l.}$).

A pesar de que la riqueza de especies en la dieta fue mayor en las truchas de edad ≥2+, la diversidad trófica fue mayor en las truchas de edad 0+

(Tabla 2). Esto se debió a los bajos valores de abundancia, existiendo una dominancia en el consumo de gamaridos para las truchas de más edad. El solapamiento trófico entre ambas clases de edad fue muy bajo ($C_{if}=0.26$).

Por otra parte, según los valores del índice de Savage (Tabla 3), las truchas analizadas seleccionaron positivamente moluscos y gamaridos y negativamente coleópteros, dipteros y oligoquetos.

DISCUSIÓN

La dieta de las truchas analizadas del río Larraun se compuso principalmente de invertebrados acuáticos, de acuerdo con lo señalado por nume-

rosos autores (Straskraba *et al.*, 1966; Mann & Orr, 1969; Kennedy & Fitzmaurice, 1971; Álvarez, 1979; Neveu, 1980).

Sin embargo, en el río Larraun los gamáridos constituyeron una parte importante de la dieta, a diferencia de lo observado en otros ríos españoles (Álvarez, 1979; Dominguez & Purroy, 1981; García de Jalón & Barceló, 1987; Suárez *et al.*, 1988). Diversos autores señalan que la composición de la dieta de la trucha depende de las especies de macroinvertebrados presentes en el río (Elliott, 1967; Elliot, 1973; Montañés & Lobón Cerviá, 1986), con variaciones entre ríos o entre tramos de un mismo río (Pentelov, 1932; García de Jalón & Serrano, 1985; Suárez *et al.*, 1988; Frankiewicz *et al.*, 1991; Neveu, 1991). Nuestros datos coinciden con esta visión, ya que los gamáridos fueron el grupo dominante entre los macroinvertebrados encontrados en el río Larraun.

Otra diferencia de la dieta de esta población es la escasa relevancia de los plecópteros y dípteros en la muestra, al contrario de lo que sucede en otras zonas de España (Dominguez & Purroy, 1981; Montañés & Lobón Cerviá, 1986; Suárez *et al.*, 1988).

Respecto a la variación de la dieta con las estaciones, nuestros resultados coinciden con los de otros autores (Álvarez, 1979; Montañés & Lobón-Cerviá, 1986; Reiriz & Anadón, 1995). La diversidad trófica y la amplitud de nicho trófico fueron mayores en invierno. Esto podría deberse a que la tasa de evacuación gástrica en la trucha disminuye con la temperatura (Elliott, 1972; Windell, 1978), por lo que las presas ingeridas permanecen más tiempo en el estómago. Asimismo, las truchas ocupan en invierno posiciones más cercanas al sustrato, de modo que minimizan el gasto de energía que supone mantener la posición en la columna de agua cuando la velocidad de la corriente es alta (Cunjak & Power, 1986; Rincón & Lobón-Cerviá, 1993). Este hecho puede provocar que aumente la cantidad de presas bentónicas ingeridas por la trucha, lo cual podría explicar que la dieta encontrada en invierno en el río Larraun tuviera una diversidad más elevada.

Es sabido que la composición de la dieta de los salmónidos varía con la edad (Tippets & Moyle,

Tabla 3. Selección de presa por las truchas capturadas en agosto en el río Larraun. Ui=uso; Di=disponibilidad; S=índice de Savage. * $P<0,05$; ** $P<0,01$. El nivel de significación se obtuvo tras la corrección de Bonferroni (a/número de categorías). *Prey selection by brown trout (those captured in August) from the Larraun river. Ui=use; Di=availability; S=Savage index. * $P<0,05$; ** $P<0,01$. The levels of significance were obtained after applying the Bonferroni correction (a/number of categories).*

	Ui (%)	Di (%)	S
Hidracarinos	0,37	0,19	1,94
Coleópteros	0,37	8,71	0,04 **
Gamáridos	86,49	63,43	1,36 **
Dípteros	1,46	10,21	0,14 **
Efemerópteros	4,01	8,00	0,50
Heterópteros	0,37	0	—
Moluscos	4,01	1,26	3,18 **
Oligoquetos	0,73	4,25	0,17 *
Tricópteros	2,19	1,38	1,59
Otros invertebrados	0,00	2,56	0,00
Tamaño de muestra	274	15118	

1978; Vollestad & Andersen, 1985; Reiriz & Anadón, 1995). En el río Larraun los efemerópteros fueron las presas principales de las truchas de edad 0+, y los gamáridos de las de edad $\geq 2+$. Según Elliott (1967), la variación de la dieta con la edad de las truchas favorece que disminuya la competencia por el alimento. De esta forma se explicaría el bajo solapamiento observado en la dieta de las truchas de edad 0+ y 22+ del río Larraun.

Además, la riqueza de especies en la dieta aumentó con la edad, mientras que la diversidad trófica y la amplitud de nicho disminuyeron. Este hecho no coincide con lo encontrado por Montañés & Lobón-Cerviá (1986), probablemente porque en nuestro caso la dieta de las truchas en verano se compuso mayoritariamente de gamáridos, con lo que la dominancia fue mayor y, en consecuencia, disminuyeron la diversidad y amplitud de nicho. El aumento de la riqueza de especies con la edad es algo lógico, pues al aumentar la talla del pez se pueden consumir presas de mayor tamaño, como apuntan por García de Jalón & Serrano (1985) y Reiriz & Anadón (1995). Este hecho podría ser una respuesta funcional al tamaño de la boca del pez (Neveu & Thibault, 1977).

En cuanto a la selección de presas, las truchas analizadas rechazaron algunos grupos (coleópteros, dípteros y oligoquetos), y mostraron preferencia por gámaridos y moluscos. Los movimientos y actividad de las presas pueden influir en que sean más o menos consumidas por la trucha (Neveu, 1980), aunque su calidad energética también condiciona la ingestión. Así, el tamaño pequeño (caso de oligoquetos y dípteros) o una intensa esclerotización (caso de coleópteros) pueden disminuir el consumo de presas (García de Jalón & Barceló, 1987).

BIBLIOGRAFÍA

- ALVAREZ, M.P. 1979. *Helminthosis de la trucha en Ledn*. Diputación Provincial de León. León. 264 pp.
- CUNJAK, R.A. & G. POWER. 1986. Winter habitat utilization by stream resident brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and brown trout (*Salmo trutta*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43: 1970-1981.
- DOMINGUEZ, J. & F. PURROY. 1981. Algunos datos biológicos sobre la trucha común en León. *Actas I Congr. Esp. Limnol.*, 237-243.
- ELLIOTT, J.M. 1967. The food of trout (*Salmo trutta*) in a Dartmoor stream. *J. Appl. Ecol.*, 4: 60-71.
- ELLIOTT, J.M. 1972. Rates of gastric evacuation in brown trout, *Salmo trutta* L. *Freshwat. Biol.*, 2: 1-18.
- ELLIOTT, J.M. 1973. The food of brown trout and rainbow trout (*Salmo trutta* and *S. gairdneri*) in relation to the abundance of drifting invertebrates in a mountain stream. *Oecologia*, 12: 329-347.
- ELLIOTT, J.M. 1994. *Quantitative ecology and the brown trout*. Oxford University Press. Oxford.
- FRANKIEWICZ, P., M. ZALEWSKI, P. BIRO, I. TATRAI & M. PRZYBYLSKI. 1991. The food of fish from streams of the northern part of the catchment area of Lake Balaton (Hungary). *Acta Hydrobiol.*, 33: 149-160.
- GARCIA DE JALON, D. 1985. Efectos de la regulación de caudales en las poblaciones de Salmónidos fluviales. *I Simposio Internacional de Estudio, Conservación y Utilización Racional de Areas de Pesca de Salmónidos*: 106-110. Pamplona.
- GARCIA DE JALON, D. 1993. La gestión de la pesca en las aguas dulces. *Congl. Forestal Español*, 4: 75-81. Lourizán. Pontevedra.
- GARCIA DE JALON, D. & E. BARCELO. 1987. Estudio sobre la alimentación de la trucha común en ríos pirenaicos. *Ecologia*, 1: 263-269.
- GARCIA DE JALON, D. & J. SERRANO. 1985. Las poblaciones de truchas en los ríos de la cuenca del Duero. *Bol. Est. Centr. Ecol.*, 28: 47-56.
- GRANADO-LORENCIO, C. 1996. *Ecología de peces*. Publicaciones Universidad de Sevilla. Sevilla.
- KENNEDY, M. & P. FITZMAURICE. 1971. The growth and food of brown trout in Irish waters. *Proc. R. Irish Soc.*, 71: 269-352.
- LOBON-CERVIA, J. & P. FITZMAURICE. 1988. Stock assessment, production rates and food consumption in four contrasting Irish populations of brown trout (*Salmo trutta* L.). *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 35: 491-513.
- LOBON-CERVIA, J., C. MONTANES, & A. DE SOSTOA. 1985. Production and food consumption of a population of brown trout (*Salmo trutta* L.) in an aquifer-fed stream of Old Castile (Spain). *Proc. 4th. Brit. Freshw. Fish. Conf.*: 41-51.
- LOPEZ, J.V. 1984. Observaciones sobre la alimentación natural de la trucha común (*Salmo trutta fario* L.) en algunos ríos de la Cuenca del Duero. *Limnetica* 1: 247-255.
- MANLY, B., L. MCDONALD, & D. THOMAS. 1993. *Resource selection by animals. Statistical design and analysis for field studies*. Chapman & Hall. London.
- MANN, R.H.K. & D.R. ORR. 1969. A preliminary study of the feeding relationships of fish in a hardwater and a softwater stream in southern England. *J. Fish Biol.*, 1: 31-44.
- MARGALEF, R. 1958. Information theory in ecology. *Gen. Syst.*, 3: 36-71.
- MONTANES, C. & J. LOBON-CERVIA. 1986. Feeding ecology of a population of brown trout (*Salmo trutta* L.) in an aquifer-fed stream of old Castile, Spain. *Ekol. Pol.*, 34: 203-213.
- NEVEU, A. 1980. Relations entre le benthos, la derive, le rythme alimentaire et le taux de consommation de truites communes (*S. trutta* L.) en canal experimental. *Hydrobiologia*, 76: 217-228.
- NEVEU, A. 1991. Stratégie alimentaire de la truite commune (*Salmo trutta* L.) en eaux courantes. In: *La truite: biologie et écologie*. J.L. Bagliniere & G. Maisse (eds.): 97-120. INRA Editions. Paris.
- NEVEAU, A. & M. THIBAUT. 1977. Comportement alimentaire d'une population sauvage de Truite fario (*Salmo trutta* L.) dans un ruisseau des Py-

- rènèes atlantiques, Le Lissuraga. *Ann. Hydrobiol.*, 8: 111-128.
- NISBET, M. & J. VERNEAUX. 1970. Composantes chimiques des eaux courantes. Discussion et proposition de classes en tant que bases d'interprétation des analyses chimiques. *Annales de Limnologie*, 6: 161-190.
- PENTELOW, F.T.K. 1932. The food of the brown trout (*Salmo trutta* L.). *J. Anim. Ecol.* 1: 101-107.
- REIRIZ, L. & R. ANADON. 1995. Alimentación y distribución espacial de los estadios juveniles de Salmón Atlántico en un río del Norte de España. In: *Biología y conservación del salmón atlántico (Salmo salar) en los ríos de la región cantábrica*,:107-124. Colección Técnica. ICONA. Madrid.
- RINCON, P.A. 1993. *Utilización integrada de diferentes recursos: patrones en la alimentación y el uso del microhábitat de una población de trucha común (Salmo trutta L.) en el río Negro (Asturias)*. Tesis Doctoral, Universidad Complutense de Madrid. 179 pp.
- RINCON, P.A. & J. LOBON-CERVIA. 1993. Microhabitat use by stream-resident brown trout: bioenergetic consequences. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 122: 575-587.
- SAVAGE, R.E. 1931. The relation between the feeding of the herring off the east coast of England and the plankton of the surrounding waters. *Fishery Investigation, Ministry of Agriculture, Food and Fisheries, Series 2*, 12: 1-88.
- SCHOENER, T.W. 1970. Size patterns in wetland *Anolis* lizards. II. Correlations with the size of particular sympatric species. Displacement and convergence. *Amer. Mus. Nat. Hist.*, 104: 155-174.
- SIMPSON, H. E. 1949. Measurement of diversity. *Nature* 163: 688.
- SMITH, I.P., N.B. METCALFE, F.A. HUNTINGFORD, & S. KADRI. 1993. Daily and seasonal patterns in the feeding behaviour of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in a sea cage. *Aquaculture*, 117: 165-178.
- STRAHLER, A.N. 1952. Quantitative analysis of watershed geomorphology. *American Geophysical Union Transactions*, 38: 913-920.
- STRASKRABA, M., J. CIHAR, S. FRANK, & V. HRUSKA. 1966. Contribution to the problem of food competition among the sculpin, minnow and brown-trout. *J. Anim. Ecol.*, 35: 303-311.
- SUAREZ, J.L., L. REIRIZ & R. ANADON. 1988. Feeding relationships between two salmonid species and the benthic community. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 35: 341-359.
- TIPPETS, W.E. & P.B. MOYLE. 1978. Epibenthic feeding by rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in the McCloud River, California. *J. Anim. Ecol.*, 47: 549-559.
- VEHANEN, T., P. HYVARINEN, & A. HUUSKO. 1998. Food consumption and prey orientation of piscivorous brown trout (*Salmo trutta*) and pike-perch (*Stizostedion lucioperca*) in a large regulated lake. *J. Appl. Ichthyol.*, 14: 15-22.
- VOLLESTAD, L.A. & R. ANDERSEN. 1985. Resource partitioning of various age groups of brown trout *Salmo trutta* in the littoral zone of Lake Selura, Norway. *Arch. Hydrobiol.*, 105: 177-185.
- WINDELL, J.T. 1978. Digestion and the daily ration of fishes. En: *Ecology of freshwater fish production*. S.D. Gerkin (ed.): 159-183. Blackwell. Oxford.