

Resumen y Conclusiones

Resumen y Conclusiones

Se realizó un estudio comparativo sobre el comportamiento reproductivo de la subfamilia Salmoninae basado en un proyecto a largo plazo de filmaciones subacuáticas durante la freza.

Se incluyen datos de 12 especies de salmoninos (salmones, truchas y salvelinos) y una de tímalo (tímalos) obtenidos en un periodo de 10 años (**Tablas 1 y 2**).

Tabla 1. Numero aproximado de horas de grabación y de hembras de las distintas especies utilizadas en este estudio.

especies		numero de horas de grabación	numero de hembras
Tímalo ártico	<i>Thymallus arcticus</i>	11	9
Salmón Atlántico	<i>Salmo salar</i>	43	16
Trucha común	<i>Salmo trutta</i>	30	14
Dolly Varden*	<i>Salvelinus malma</i>	5	2
Trucha de fontana	<i>Salvelinus fontinalis</i>	30	7
Trucha toro*	<i>Salvelinus confluentus</i>	6	4
Cutthroat	<i>Oncorhynchus clarki</i>	3	0
Trucha arco iris	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	30	9
Chinook*	<i>Oncorhynchus tshawytscha</i>	11	10
Coho	<i>Oncorhynchus kisutch</i>	25	11
Sockeye	<i>Oncorhynchus nerka</i>	55	33
Chum	<i>Oncorhynchus keta</i>	50	19
Pink	<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>	10	9
Total		309	143

(*) Se incluyen grabaciones de otros investigadores

La tesis esta dividida en 5 capítulos. En el primero se presenta a este grupo de peces incluyendo una revisión teórica sobre su sistema reproductivo. En el segundo se introducen los métodos de grabación acuática y se describe de forma comparativa el comportamiento de los salmoninos durante la puesta. El tercer capítulo consiste en una discusión sobre la importancia y mecanismo de los instintos en la freza. El cuarto utiliza datos de grabaciones para discutir cual es el papel que juega la *elección de la hembra* en la reproducción de salmoninos. El ultimo capítulo consiste en una análisis filogenético de los géneros *Salvelinus* y *Oncorhynchus* basado únicamente en su comportamiento durante la freza.

Tabla 2. Lugar y fecha de las grabaciones incluidas en este estudio.

Lugar (Ri�, Regi�n, Pa�s)	Fecha de grabaciones	Especies
Cares. Asturias, Espa�a	Diciembre 1993	salm�n Atl�ntico (<i>S. salar</i>)
Vall Ferrera. Pirineo Leridano, Espa�a	Noviembre 1995	trucha com�n (<i>S. trutta</i>)
Pigue�a. Asturias, Espa�a	Diciembre 1995	salm�n Atl�ntico
Farrar. Highlands, Escocia	Nov.-Diciembre 1996	salm�n Atl�ntico
Cares Asturias, Espa�a	Noviembre 1997	trucha com�n
Dobra Asturias, Espa�a	Diciembre 1997	trucha com�n
Cares Asturias, Espa�a	Diciembre 1997	trucha com�n
Nansa Cantabria, Espa�a	Diciembre 1997	salm�n Atl�ntico
Vall Ferrera. Pirineo Leridano, Espa�a	Noviembre 1998	trucha com�n
Cares. Asturias, Espa�a	Diciembre 1998	salm�n Atl�ntico
Findhorn. Highlands, Escocia	Octubre-Noviembre 1999	salm�n Atl�ntico
Cares Asturias, Espa�a	Diciembre 1999	salm�n Atl�ntico
Cedar. Washington, USA	Octubre-Diciembre 2000	sockeye (<i>O. nerka</i>)
Chehalis. British Columbia, Canad�	Febrero-Marzo 2001	coho (<i>O. kisutch</i>)
Skykomish Washington, USA	Septiembre 2001	pink (<i>O. gorbuscha</i>)
Weaver Creek British Columbia, Canad�	Octubre 2001	pink
Big Beef Creek. Washington, USA	Nov.-Diciembre 2001	chum (<i>O. keta</i>)
Big Beef Creek. Washington, USA	Noviembre-Diciembre 2001	coho
Steep Creek. Alaska, USA	Agosto 2002	chinook (<i>O. tshawytscha</i>)
Yakima. Washington, USA	Septiembre 2002	chinook
Sauk SF River. Washington, USA	Octubre 2002	bull trout (<i>S. confluentus</i>)
Hell Roaring Creek. Montana, USA	Octubre 2002	trucha de fontana (<i>S. fontinalis</i>)
Big Beef Creek. Washington, USA	Diciembre 2002	coho
Cedar. Washington, USA	Enero 2003	sockeye
Red Rod Creek. Montana, USA	Mayo 2003	t�malo �rtico (<i>T. arcticus</i>)
Marx Creek. Alaska, USA	Septiembre 2003	chum

Los **Cap tulos 2-4** siguen un orden cronol gico natural y deben ser entendidos como un estudio completo del comportamiento reproductivo de la Subfamilia Salmoninae (el **Cap tulo 2** describe *que* hacen los peces durante el desove, el **3** *como* lo hacen y el **4** *porque* lo hacen).

El **Cap tulo 5** utiliza los datos y discusiones en los previos cap tulos para conducir un an lisis filogen tico de *Oncorhynchus* + *Salvelinus* v a m xima parsimonia, utilizando como Outgroups a los g neros *Thymallus*, *Hucho* y *Salmo*.

Capítulo 1

Se realizó una introducción general a esta tesis presentando el grupo de los salmoninos y haciendo referencia hacia cual es su origen, su historia evolutiva y cuales son los problemas en lo concerniente a su comportamiento reproductivo que aun no están enteramente resueltos.

A continuación se realizó una revisión teórica sobre el sistema reproductivo de la subfamilia Salmoninae. Se hizo un repaso bibliográfico sobre los 5 puntos de selección sexual reconocidos por Andersson (1994): la competición entre machos, la elección de las hembras, la rivalidad en el aguante, la competición revuelta (*scramble competition*) y la competición espermática.

Seguidamente, se introdujo una nueva aproximación teórica al problema de las estrategias y tácticas reproductivas de los machos. Se propusieron 3 estrategias diferenciadas dependiendo de la edad relativa de los machos reproductores: maduros, jóvenes y precoces. A su vez se identificaron dos tácticas dependiendo del comportamiento de acercamiento a las hembras: luchadores y sneakers (machos de menor tamaño que aguardan escondidos el momento de la puesta para en el último momento abalanzarse al nido y emitir su esperma).

Finalmente, se hizo una crítica al concepto de “Estrategias Evolutivamente Estables” (ESS) y se sugirió un nuevo modelo de maduración sexual en función de un umbral crítico que varía con la velocidad del crecimiento.

Capítulo 2

En el capítulo 2 se realizó una descripción comparativa de la conducta reproductiva de los salmoninos basada en las observaciones directas y video grabaciones subacuáticas durante la freza.

Introducción

Se realizó un repaso bibliográfico sobre estudios de comportamiento reproductivo en salmoninos dividiéndolas en los siguientes apartados:

1. Estudios sobre el comportamiento reproductivo de especies en concreto
2. Estudios de problemas ecológicos generales relacionados con la reproducción que utilizan a varias especies.
3. Estudios que comparan el comportamiento reproductivo de individuos salvajes e individuos provenientes de piscifactorías.

Se concluyó que no existen publicaciones que hayan estudiado la freza de los salmónidos desde un punto de vista comparativo incluyendo todas o la mayoría de las especies y siguiendo una metodología homogénea.

Métodos

Los métodos de filmación consisten en el uso de video cámaras Hi-8 mm y mDV en el interior de cajas estancas. La señal de video es sacada vía cable a un monitor exterior provisto de un magnetoscopio desde donde se realizan las grabaciones (**Figuras 1-3 en Capítulo 2**).

Para realizar filmaciones nocturnas se utilizó una cámara monocroma tipo CCTV y se iluminaron las camas de freza con un foco de luz halógena (900-W) provisto de un filtro de luz infrarroja invisible para los peces.

Las cintas se analizaron individualmente registrando el código de tiempo de los siguientes comportamientos: temblores del macho (*quiverings*), excavaciones de la hembra, comprobaciones del nido (*probings*), demostraciones (*displays*), ataques, falsos desoves y desoves.

Una vez analizadas las cintas fueron usadas para editar resúmenes del comportamiento de especies por separado (ej. salmón Atlántico) y comportamientos individuales en las distintas especies (ej. excavaciones de la hembra). Dichas comprobaciones fueron realizadas utilizando los modo *cámara lenta* y *fotograma a fotograma* (1 seg.=25 fotogramas).

Para validar distintas hipótesis propuestas en los capítulos siguientes cada cinta de una hora de duración fue tratada como una muestra independiente de la actividad reproductiva. Sin embargo debido a que el comportamiento varía dependiendo de la progresión en la construcción del nido y el estado de maduración de la hembra únicamente se utilizaron en las hipótesis cintas pertenecientes a la misma fase de freza (**Tabla 3**). Asimismo, a fin de controlar el tamaño de los peces únicamente se compararon cintas con una razón de tamaño macho/hembra similar.

Resultados

La freza se dividió en las fases de selección, construcción, comprobación y finalización del nido (**Tabla 3**) y se explicó tal y como la vería un observador a través de una pantalla submarina. Durante todo el capítulo se incluyeron fotogramas de video para ilustrar las explicaciones.

Tabla 3. Resumen de las distintas fases del comportamiento reproductivo de los salmoninos (los cambios de una fase a la siguiente son graduales y muy a menudo una fase en particular presenta comportamientos de la anterior o siguiente fase).

fase	tiempo	comportamientos	
		hembras	machos
(1). selección del nido	Desde la llegada de la hembra a la zona de freza hasta las tres primeras batidas de excavación	<i>exploración</i>	<i>temblores</i>
		<i>batidas de exploración</i>	<i>peleas</i>
		<i>batidas de construcción</i>	<i>demonstraciones</i>
(2). construcción del nido	Desde las tres primeras batidas de construcción hasta las tres primeros comprobaciones	<i>batidas de construcción</i>	<i>temblores</i>
		<i>comprobaciones</i>	<i>pruebas (tastings)</i>
			<i>demonstraciones y peleas</i>
(3). comprobación del nido	Desde los tres primeros probings hasta el primer falso desove	<i>comprobaciones</i>	<i>temblores</i>
		<i>batidas de construcción</i>	<i>cruzamientos</i>
		<i>descansos</i>	<i>demonstraciones y peleas</i>
(4). finalización del nido y ovoposición	Desde el primer falso desove hasta el desove real	<i>temblor de apareamiento</i>	<i>temblor de apareamiento</i>
		<i>falso desove</i>	<i>apareamiento</i>
		<i>desove</i>	
(5) cubrimiento del nido	Desde el desove hasta el enterramiento total de los huevos	<i>batidas de cubrimiento</i>	<i>descanso</i>
		<i>descansos</i>	<i>abandono del nido</i>
		<i>defensa del nido</i>	

Capítulo 3

En el capítulo 3 se analizó cual es el papel que juegan los instintos en el comportamiento reproductivo.

Introducción

Se repasó bibliográficamente el trabajo de los primeros etólogos Konrad Lorenz y Niko Tinbergen que explicaron el mecanismo instintivo como una combinación de la motivación interna del individuo y los estímulos externos recibidos.

Se propuso la freza de los salmoninos como una cadena interrelacionada de reacciones instintivas. Seguidamente, se repasaron los trabajos de este tipo que se han realizado con salmónidos.

Métodos

Se utilizaron dos modelos artificiales imitando a hembras de salmón para investigar cuales son los estímulos que inducen a los machos a distintos comportamientos. En concreto, se investigo que causas producen que los machos realicen temblores, pruebas con su hocico en la cavidad abdominal de las hembras (*tastings*) y emisiones de esperma.

El primer modelo consistió en un pez del tamaño natural de un salmón adulto tallado en madera (**Figura 1**). Se realizaron distintas pruebas en el canal de desove de la Universidad de Washington en la Península de Olimpia (Big Beef Creek Research Station) con salmones de las especies chum y coho.

El segundo modelo, (bautizado con el nombre de Mesalina), fue hecho de plástico liquido utilizando como molde una hembra real de la especie chinook comprada en un mercado local. El modelo imita a la postura de las hembras de salmón en el momento previo al desove (**Figura 2**). Se practico una abertura en la parte abdominal de Mesalina donde se introdujo un vibrador insonoro sumergible (~200 Hz.). A su vez el modelo podía ser hecho vibrar (a menores frecuencias) a distancia utilizando un sedal atado a su aleta caudal.

El objetivo principal de la construcción de Mesalina fue saber cuales eran las causas (estímulos) que inducían a los machos a emitir esperma.



Figuras 1 & 2. Modelos 1 (izquierda) y 2 (Mesalina) (derecha).

Con el fin de ser capaces de entender de forma separada y progresiva que efectos son los que causan la emisión de esperma se utilizo el siguiente protocolo:

1. Dejar a Mesalina quieta sobre la grava y observar que efecto produce su presencia en los machos (**Tipo 1**).
2. Dejar a Mesalina sobre la grava con su aparato vibrador interno puesto en funcionamiento y observar que efecto produce en los machos (**Tipo 2**).
3. Dejar a Mesalina sobre la grava e intermitentemente hacerla vibrar a distancia a gran amplitud con ayuda de una caña de pesca y un sedal atado a su aleta caudal (**Tipo 3**).

Todas las observaciones fueron realizadas en condiciones naturales con salmones salvajes de las especies sockeye y chinook en los ríos Cedar y Yakima del estado de Washington. Durante el transcurso de las mismas se utilizaron cámaras submarinas para grabar los resultados.

Resultados

Modelo 1

Se comprobó que un objeto inamovible con forma de pez es capaz de producir alguno de los comportamientos de freza de los machos (tasting; ver **Figuras 7** en el **Capítulo 2** y **3** en el **capítulo 3**).

Se contrasto este experimento con observaciones anteriores en las que machos de salmón Atlántico realizaron repetidamente (en ríos distintos) temblores a la caja estanca donde va contenida la cámara. Se propusieron causas para explicar las diferencias entre especies.

Modelo 2

Se comprobó que Mesalina en los experimentos (**tipo 2**) inducía quiverings a machos de la especie chinook.

Se comprobó que Mesalina en los experimentos (**tipo 3**) inducía emisiones de esperma a machos de la especie sockeye. Hasta 49 emisiones de esperma fueron grabadas en un periodo de dos horas en dos días distintos y con machos diferentes (mismo río).

Se llego a la conclusión de que un cuerpo pegado al substrato con forma de previo desove (arqueado y boca abierta) y vibrando constituía un estímulo suficiente para inducir emisiones de esperma en los machos.

Falso Desove de las hembras y batidas de los machos

Se realizo un estudio aparte de dos comportamientos que apenas se han tratado en la literatura científica: el falso desove de las hembras y las batidas de los machos.

Para evaluar el falso desove se analizaron dos hipótesis enfrentadas:

H₀1: El falso desove es un comportamiento de baja intensidad cuando hembra en el ultimo momento antes de la puesta no recibe el estímulo necesario para la ovoposición.

Ho2: El falso desove es una estrategia de hembra para engañar e inducir a la suelta de esperma a machos *no deseados*.

Se utilizaron datos de 18 falsos desoves grabados en 10 hembras distintas de especies diferentes.

Se llegó a la conclusión de que el falso desove es producido por falta de estímulos adecuados (Ho1).

Para evaluar el significado de las batidas de machos *Oncorhynchus* se utilizaron datos grabados de las especies sockeye, chum y pink. Se llegó a la conclusión de que las batidas son comportamiento de *desplazamiento* producido por conflicto de instintos de competición (escapar-atacar) y sexuales (la hembra no proporciona al macho el estímulo necesario para la emisión de esperma).

Se incluyó un experimento en el que se indujo artificialmente, con ayuda de un foco de luz iluminando los frezaderos durante la noche, a una pareja de salmones sockeye a producir batidas de desplazamiento.

Capítulo 4

En el capítulo 4 se utilizaron datos obtenidos durante las filmaciones acuáticas para abrir una discusión teórica sobre los mecanismos de selección sexual.

Introducción

Se propuso utilizar el término *elección* como una respuesta diferencial a los estímulos recibidos por un individuo de su pareja. Se identificó la importancia de la elección en la freza de los salmónidos al observar grandes diferencias en el periodo en el que las hembras completan su puesta (**Tabla 5** en el **Capítulo 2**).

Seguidamente se discutieron los distintos parámetros que eligen machos y hembras durante la freza.

A continuación se introdujeron dos mecanismos de selección sexual: el modelo de genes *atractivos* (Fisher, 1930) y el modelo de genes *buenos* (Zahavi, 1975).

Métodos

Se incluyó un experimento en que se investiga que sucede cuando desaparece la elección en las hembras. Para ello se utilizó el modelo Mesalina, explicado en el capítulo anterior. Se definió a una hembra carente de elección a toda aquella que proporciona los estímulos necesarios para la suelta de esperma a cualquier macho que se le acerque. Se midió el número de ataques entre machos cortejando a una hembra real y el número de ataques entre los machos alrededor de Mesalina.

A continuación se estudio el efecto que tienen los temblores del macho en la elección de la hembra. Se utilizaron datos de 20 horas de grabaciones de freza en parejas de la especie sockeye. Se midió la relación existente entre el número de quiverings y la frecuencia con la que las hembras excavan el nido.

Seguidamente se propuso una formula denominada el Índice del deseo (I) que relacionaba estos parámetros de la forma siguiente:

$$I = d/qT$$

Siendo d el numero de batidas (*diggings*); q el numero de temblores (*quiverings*) y T el tiempo como fracción de una hora.

Se estudio la variación del valor (I) utilizando los mismos datos que en el apartado anterior (20 muestras independientes de una hora de freza de 20 parejas distintas de sockeye).

Se definió a una *demonstración handicap* (handicap display) como toda aquella que confiere ventajas al rival antes de una hipotética pelea. Se contabilizaron en muestras de una hora de distintas especies el número de demostraciones de este tipo.

Resultados

Los machos alrededor de Mesalina (carente de elección), contrariamente a los machos alrededor de hembras reales, no entablaron un solo ataque. Se propuso, como una aproximación preliminar, que la competición entre machos es el resultado de la discriminación de las hembras al elegir su pareja.

Se comprobó que las hembras que excavaban a un ritmo mayor (medido en batidas por minuto en muestras de una hora) eran las que estaban acompañadas por machos haciendo mas quiverings (medido como temblores por minuto). Se descubrió, a su vez, que había variaciones en la elección de la hembra independientemente del número de comportamientos de cortejo que realizaban los machos.

Se propuso que el sistema reproductivo de los salmoninos debe ser entendido como una combinación de los procesos Fisheriano y Zahaviano.

Se observo que la mayoría de las *demonstraciones* (displays) de lucha de los salmoninos siguen la racionalización propuesta por Zahavi (1975).

Capítulo 5

El capítulo 5 consiste en un análisis filogenético de los géneros *Oncorhynchus* y *Salvelinus* basado únicamente en comportamientos relacionados con la reproducción.

Introducción

Se realizó un repaso bibliográfico al debate existente entorno al uso del comportamiento como herramienta filogenética.

A continuación se describieron los pocos trabajos que existen sobre filogenia y comportamiento en el caso de los salmónidos. Seguidamente se repasaron investigaciones filogenéticas basadas en datos moleculares y morfológicos y se describió la actual concepción de la filogenia de la subfamilia haciendo referencia a numerosos conflictos y problemas sin resolver.

Métodos

Se realizó un estudio filogenético vía máxima parsimonia utilizando el programa PAUP* beta 10 (Swofford 2003).

La configuración de los outgroups se basó en un previo estudio publicado por Crespi & Fulton (2004) en el cual los autores utilizan todos los datos moleculares disponibles de los salmónidos para dibujar su filogenia. Se asumió que la posición de los géneros en dicho árbol es correcta y como resultado se escogió a *Thymallus* y *Hucho* como Outgroups más distantes y a *Salmo* como especie hermana (**Tabla 4**).

Tabla 4. Configuración de este estudio filogenético

Outgroups			Ingroups	
Thymallinae	Salmoninae		Salmoninae	
Thymallus	Hucho	Salmo	Salvelinus	Oncorhynchus
Tímalo ártico <i>T. arcticus</i>	Hucho <i>H. hucho</i>	Trucha común / Reo <i>S. trutta</i>	Trucha de lago <i>S. namaycush</i>	Cutthroat <i>O. clarki</i>
		Salmón Atlántico <i>S. salar</i>	Salvelino ártico <i>S. alpinus</i>	Steelhead / trucha arco iris <i>O. mykiss</i>
			Dolly Varden <i>S. malma</i>	Masu / yamame <i>O. masou</i>
			Trucha toro <i>S. confluentus</i>	Chinook <i>O. tshawytscha</i>
			Trucha de fontana <i>S. fontinalis</i>	Coho <i>O. kisutch</i>
				Sockeye/ Kokanee <i>O. nerka</i>
				Chum <i>O. keta</i>
				Pink <i>O. gorbuscha</i>

Caracteres

Se escogieron 44 caracteres de comportamiento relacionados con la freza. Los caracteres se codificaron individualmente para cada especie basándose en las video grabaciones y en referencias literarias. A continuación se construyó un Outgroup compuesto a fin de polarizar el carácter plesiomórfico o apomórfico de cada carácter.

Se incluyeron todas las referencias para cada uno de los caracteres. Finalmente se construyó una matriz binaria indicando la polarización de todos los caracteres.

Resultados

El análisis de los caracteres resulto en un único árbol (**Figura 1**).

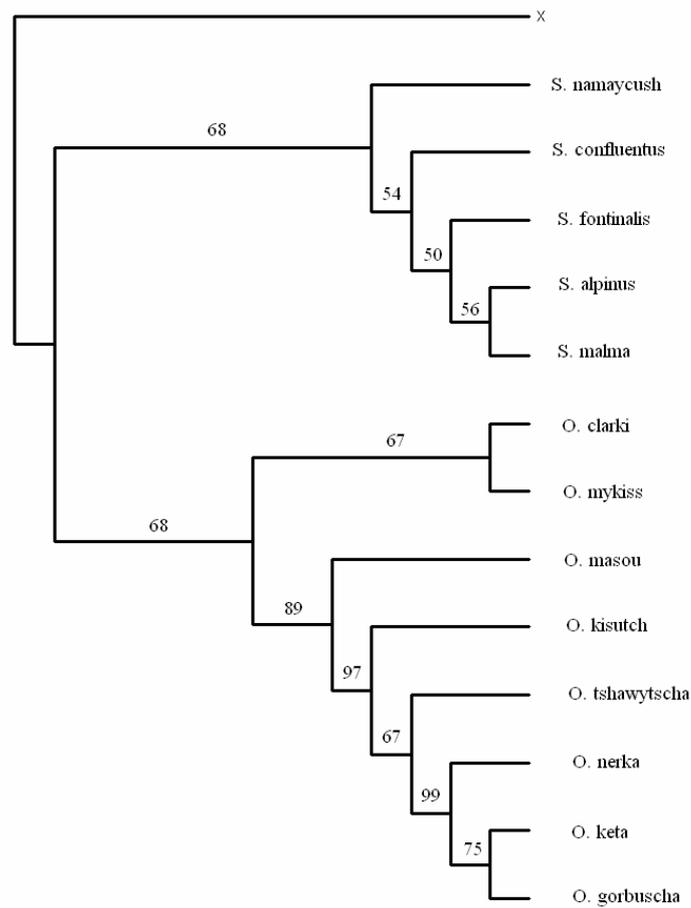


Figura 3. Filogenia de *Oncorhynchus* y *Salvelinus* basada en análisis vía máxima parsimonia de 44 caracteres de comportamiento. Los números sobre las ramas indican porcentajes de bootstrap.

Salvo mínimas diferencias, los resultados coincidieron con otras filogenias de esta subfamilia basadas en datos moleculares y morfológicos y como consecuencia se validó el uso del comportamiento como herramienta filogenética.

Conclusiones

1. El comportamiento reproductivo de los salmoninos se puede estudiar dividiéndolo en las siguientes fases relacionadas con la progresión del nido donde las hembras desovan: selección, construcción, comprobación, finalización y cubrimiento.
2. El comportamiento reproductivo de los salmoninos debe ser entendido como una larga cadena de instintos interrelacionados.
3. Un cuerpo inmóvil sobre la grava con forma de pez induce *temblores* y *pruebas* en los machos.
4. Un cuerpo imitando la postura de la hembra durante el desove y provisto de un movimiento vibratorio induce la emisión de esperma en los machos.
5. Los falsos desoves son comportamientos de baja intensidad producidos cuando la hembra no recibe los estímulos necesarios (por parte del nido o del macho) para ovopositar.
6. Las batidas en los machos *Oncorhynchus* son comportamientos de *desplazamiento* con funciones de intimidación y cortejo como causas últimas.
7. La competición entre machos en los salmoninos puede estar subordinada a la elección de la hembra.
8. El *temblor* es un comportamiento de cortejo en los machos que tiene la función de estimular a las hembras para el desove.
9. Se sugiere una combinación de los modelos de selección sexual Fisherianos y Zahavianos como responsable de la evolución de los salmoninos.
10. Las *demonstraciones* en los machos salmoninos deben ser entendidas como señales Zahavianas.
11. Los comportamientos son validos para inferir filogenias

Nota Final

Con este proyecto he tratado de cubrir tres de los cuatro problemas generales que identifico Niko Tinbergen a la hora de responder cuestiones del comportamiento animal: cuales son las causas próximas (**Capítulo 3**), cual es su función (**Capítulo 4**) y cual es su evolución (**Capítulo 5**).

Si admitimos una de las principales ideas de esta tesis: los comportamientos se heredan al igual que la morfología e integramos a dicha idea el mecanismo de los instintos y su función, cada uno de los comportamientos reproductivos de los salmoninos se puede analizar por separado siguiendo tres principios básicos de la teoría de la evolución. Es decir, los comportamientos se heredan, existe variación entre ellos y dicha variación esta asociada a una reproducción diferencial.