

# Ecología trófica y patrones morfométricos en las poblaciones larvarias de anchoa europea *Engraulis encrasicolus* del mar Cantábrico y el mar Catalán

Lander Intxausti Arriolabengoa  
2016



eman ta zabal zazu



Universidad  
del País Vasco

Euskal Herriko  
Unibertsitatea



# Ecología trófica y patrones morfométricos en las poblaciones larvarias de anchoa europea *Engraulis encrasicolus* del mar Cantábrico y el mar Catalán

Tesis doctoral

Lander Intxausti Arriolabengoa

2016



eman ta zabal zazu



Universidad  
del País Vasco

Dpto. Biología Vegetal y Ecología  
Facultad de Ciencia y Tecnología

Euskal Herriko  
Unibertsitatea

Landareen Biologia eta Ekologia Saila  
Zientzia eta Teknologia Fakultatea

azti  
tecnalia



zooplanktonaren ekologia  
ecología del zooplancton  
zooplankton ecology



# Esker onak





Tesi honek jasotzen duena ez da zientziaren fruitu hutsa bakarrik. Norbere bizi ibilbidean gurutzatu diren esperientziek eta pertsonen egindako ekarpenaren ondorioa ere bada. Horregatik zintzotasun osoz eurei guztiei nire esker ona aitortzen diet.

Eskerrik asko Fernando Villateri, nire tesi zuzendari eta mentore iza-teagatik, ibilbide luze honetan irakatsitako guztiagatik, nirekin izandako pazientzia eta eskuzabaltasun amaiezinengatik eta ekologiarekiko maitasu-na eta etengabe ezagutza sortzeko grina kutsatzeagatik.

Eskerrik asko Lorenzo Motosi, lan honen zuzendaritza partekatzearen erronka hartzeagatik, eskainitako etengabeko kontrasteagatik eta biderae-zina zirudiena bideragarri egiteko erraztasun guztiak jartzeagatik. Eskerrik asko nire ikerlana itsasora zabaltzea ahalbidetzeagatik.

Eskerrik asko Euskal Herriko Unibertsitateari, Zientzia eta Teknolo-gia Fakultateari eta Landareen Biologia eta Ekologia sailari. Bertako irakas-leek, ikertzaileek, bekadunek, barne ikasleek eta AZPko kideek hainbesteko eskuzabaltasunez nirekin partekatutako guztiagatik. Eskerrik asko bereziki Ekologia arloko irakasle eta lankideei. Eskerrik asko baita ere doktorego-ko bulegoko langileei, beti erraztasunak eta konponbideak emateko prest egoteagatik.

Eskerrik asko zooplanktonaren ekologiako taldeari: Ibon Uriarteri, te-si hau ez litzatekeelako posible izango bere laguntzarik gabe; Arantza Iriar-teri, egindako berrikuspen lanagatik, eta aurretik talde honetako kide izan diren guztiei, Unai, Esti, Javi, Rakel, Guillermo, Nuria, Ernesto... hainbeste lan-ordu, laginketa, elkarrizketa eta abentura partekatzeagatik.

Eskerrik asko AZTIri eta bertako guztiei, batez ere Itsas Ikerketa saileko ikertzaile eta analistei. Laginketak, bulego orduak, laborategi lanak, datuak eta arrain larbei buruzko ezagutzak nirekin eskuzabaltasunez parte-katzeagatik eta teknologia zentro batean lan egiteko esperientzia eskaintzea-gatik: eskerrik asko bereziki Inma, María, Paula, Udane, Javi, Irene, Bea, Carlota, Iñaki, Andrés, Yolanda, Cristina, Ainhoa, Ludi, Ana, Leire, Pa-blo, Luis, Victor, Ángel, Andrés, Diego, Pilar, Alaitz, Jose Mari... eta beste guztiei! Eskerrik asko baita ere BIO Investigador eta Ortzeko tripulazioei, laginketak ahalbidetzeagatik eta laguntzeko prest egoteagatik beti.

Eskerrik asko Dave Conwayri, arrain larben heste-edukien analisiaren oinarritzko ezagutzak eta prozedurak nirekin partekatzeagatik eta nire zailantzak argitzeko prest egoteagatik eta baita Bartzelonako ICM-CSIC-eko kideei, laginak eta datuak ez ezik, erakundeen arteko lankidetzaren esperientzia gurekin partekatzeagatik. Bereziki nire esker ona Isabel Palomera, Pilar Olivar eta Elvira Moroteri.

Eskerrik asko Begoñako Andra Mari Irakasleen Unibertsitate Eskolari, azken urteotako nire erakundeari, eta bertako lankideei. Eskainitako laguntza, interesa eta konplizitateagatik. Bereziki eskerrik asko Maider Huarteri eta Leire Garamendiri, ni hain ondo zaintzeagatik, hainbeste laguntzeagatik eta horren hurbil egoteagatik, lan hau beraien lorpena ere badelako.

Eskerrik asko etxekoei, Itxarori, etengabe eusteagatik, eta azken orduko irakurketa eta iradokizunengatik, eta eskerrik asko bereziki aitari, berea egin zuelako ni doktore izatearen erronka hau. Zoritxarrez amaitu aurretik joan zen, baina bere lorpena ere bada lan hau. Eskerrik asko Intxaustitarrei eta Arriolabengoatarrei, etengabeko animo eta interesagatik. Eskerrik asko baita ere nire inguruko lagunei, batez ere Gorka eta Ortiztarrak, Gustavo eta Maite, Gala eta Igor, Pablo eta Maider, Edu eta Vega (zelako maketazio lana!), Pablo eta Marta, Nerea, Andoni, Xanti, Chuki, Belén, Mallabiako taldea, Ostiraletako kluba... beraiei esker mantendu baitut burua lepo gainean, eta hori ez da gutxi! Eskerrik asko.

Eskerrik asko Ikertzaile Prekarioak elkarteari, zientzia arloko beka-dunen eskubideak eta lan baldintzak hobetzeko egindako guztiak ere zerbaitetarako balio izan duelako eta niri betirako lagunak eman dizkidalako.

Lerro hauetan agertu ez arren, moduren batean edo bestean lan honetan lagundu duten guztiei, **ESKERRIK ASKO**.

Tesi hau egitea posible izan da honako erakundeen diru-laguntzari esker:

- Eusko Jaurlaritzako Hezkuntza, Unibertsitate eta Ikerketa Sailaren Ikertzaileak prestatzeko programako beka (2001-2005 urteen artean).
- Espainiako Zientzia eta Teknologia Ministerioko CYTMAR MAR99-0328-C03-02 identifikazio kodedun VARIACIONES proiektua.
- Espainiako Zientzia eta Teknologia Ministerioko REN2002-04205-C04-04 identifikazio kodedun SAVOR proiektua.



# Índice





---

Resumen	XVII
Estructura de la tesis	XXI
1. Introducción	1
1.1. La anchoa europea . . . . .	3
1.2. El periodo larvario de los peces . . . . .	3
1.3. Factores que afectan a la supervivencia de las larvas de los peces. . .	4
1.4. La alimentación en la fase larvaria . . . . .	6
1.5. Las variaciones morfométricas en larvas de los peces . . . . .	6
1.6. El efecto de la solución de fijación en la morfometría de las larvas de los peces. . . . .	7
1.7. Interés de los estudios comparativos. . . . .	7
1.8. Estado de la cuestión . . . . .	8
1.8.1. Ecología trófica comparada de las larvas de anchoa europea . . . . .	8
1.8.2. Análisis comparativo de las relaciones morfométricas de las larvas de anchoa europea . . . . .	9
1.8.3. Análisis comparativo de los efectos morfométricos de la solución de fijación en larvas de anchoa europea . . . . .	10
2. Hipótesis y objetivos	11
3. Áreas de estudio y toma de muestras	15
3.1. Mar Cantábrico . . . . .	17
3.2. Mar Catalán. . . . .	19
3.3. Trabajo de campo. . . . .	21
3.3.1. Obtención de información oceanográfica . . . . .	21
3.3.2. Muestreo de ictioplancton . . . . .	22
3.3.3. Muestreo de zooplancton . . . . .	22
4. Consideraciones generales para el tratamiento de datos	25

5. Análisis comparativo de la alimentación de las larvas de anchoa europea	29
5.1. Materiales y métodos específicos . . . . .	31
5.1.1. Análisis de contenidos estomacales . . . . .	31
5.1.2. Análisis del zooplancton . . . . .	32
5.1.3. Tratamiento de datos . . . . .	32
5.2. Resultados . . . . .	35
5.2.1. Zooplancton disponible. . . . .	35
5.2.2. Incidencia alimentaria, número y tamaño de presas y amplitud del nicho trófico . . . . .	36
5.2.3. Composición de la dieta . . . . .	43
5.2.4. Selectividad de presas. . . . .	53
5.3. Discusión . . . . .	58
5.3.1. Incidencia alimentaria, tamaño de presas y nicho trófico. . . . .	58
5.3.2. Alimentación larvaria . . . . .	59
5.3.3. Factores de selección de presas. . . . .	61
5.3.4. Síntesis . . . . .	62
6. Análisis morfométrico comparativo de las larvas de anchoa europea	65
6.1. Materiales y métodos específicos . . . . .	67
6.1.1. Procesado de las larvas. . . . .	67
6.1.2. Tratamiento de datos . . . . .	68
6.2. Resultados . . . . .	70
6.2.1. Condiciones hidrográficas . . . . .	70
6.2.2. Variabilidad regional de las relaciones alométricas. . . . .	72
6.2.3. Diferencias morfométricas entre las larvas del mar Cantábrico y el mar Catalán y durante el desarrollo ontogénico . . . . .	75
6.3. Discusión . . . . .	84
6.3.1. Efecto de las variables hidrográficas sobre los patrones morfométricos . . . . .	84
6.3.2. Variabilidad en los patrones alométricos . . . . .	85
6.3.3. Discriminación morfométrica . . . . .	86

---

7. Influencia de la solución de fijación en la morfometría de las larvas de anchoa europea	91
7.1. Objetivos específicos	93
7.2. Materiales y métodos	93
7.2.1. Área de estudio y toma de muestras	93
7.2.2. Procesado de muestras y tratamiento de datos	94
7.3. Resultados	96
7.3.1. Variabilidad en la alometría debida a la solución de fijación	96
7.3.2. Diferencias morfométricas respecto a la solución de fijación.	99
7.3.3. Conversión basada en las relaciones alométricas	100
7.4. Discusión	101
8. Discusión de síntesis	105
9. Conclusiones	111
Bibliografía	117
Abreviaturas utilizadas	137



# Resumen





En este trabajo se han analizado la dieta y los patrones morfométricos de las larvas de anchoa europea *Engraulis encrasicolus* de manera comparativa entre el mar Cantábrico y el mar Catalán. También se ha estudiado la incidencia del formaldehído y el etanol en las relaciones morfométricas de las larvas de anchoa del mar Cantábrico.

La dieta de las larvas de anchoa está basada principalmente en diferentes estadios de copépodo, aunque también aparecen en menor medida cladóceros y eventualmente tintínidos y dinoflagelados. La dieta de los estadios iniciales se compone principalmente de huevos y náuplios de copépodo, que van dejando paso sin desaparecer de la dieta, principalmente a postnáuplios de calanoide y a otros postnáuplios de copépodo, y al menos en el mar Catalán, a cladóceros.

El cambio en la composición de la dieta y en la selectividad de las presas está asociado a la flexión de la notocorda más que a la talla larvaria. Los datos muestran una dieta similar para las larvas en estadio de preflexión en ambas regiones, pero a partir de que ocurre la flexión, se produce una diferenciación de la dieta que se ha manifestado claramente en las larvas del mar Catalán, pero no ha podido constatarse de manera específica en el mar Cantábrico, probablemente debido a que en esta región la flexión ocurre a tallas superiores y los datos de larvas en este estadio fueron escasos.

Los patrones morfométricos de las larvas de anchoa difieren notablemente entre el mar Cantábrico y el mar Catalán, así como entre estadios de flexión. Las larvas del mar Catalán muestran una cabeza proporcionalmente mayor que las del mar Cantábrico, y esa diferencia parece atribuible a la diferenciación genética. Por otro lado, las larvas en estadio de preflexión muestran una cabeza y un pedúnculo caudal menor pero un tronco mayor. En las larvas en estadio de postflexión una cabeza proporcionalmente mayor facilita la captura e ingesta de presas mayores, y un pedúnculo caudal también proporcionalmente mayor parece estar asociado a la mejora de la capacidad natatoria.

El formaldehído y el etanol inciden de manera diferente en los patrones morfométricos de las larvas de anchoa europea, por lo que es un factor que debe tenerse en consideración a la hora de trabajar conjuntamente con muestras fijadas en distintas soluciones. Las larvas en formaldehído muestran una cabeza proporcionalmente mayor y las larvas fijadas en etanol muestran un pedúnculo caudal y un tronco proporcionalmente mayor.



# Estructura de la tesis





Este trabajo está organizado en nueve capítulos. El primer capítulo presenta una introducción general y el estado de la cuestión de la temática que se aborda y el segundo capítulo recoge la hipótesis y los objetivos. El tercer capítulo presenta las dos áreas de estudio además de la metodología de toma de muestras. A continuación, en el cuarto capítulo se recogen unas consideraciones generales sobre el tratamiento comparado de los datos obtenidos.

El capítulo quinto presenta el estudio comparativo de la alimentación de las larvas de anchoa europea en el mar Cantábrico y el mar Catalán. Para ello, recoge la metodología específica utilizada para el análisis de la dieta larvaria, los resultados obtenidos y una discusión al respecto. El capítulo sexto trata de la morfometría comparada de las larvas de anchoa europea del mar Cantábrico y del mar Catalán. Se recoge la metodología específica para el estudio morfométrico de las larvas, los resultados obtenidos y su correspondiente discusión.

El capítulo séptimo recoge el análisis comparativo de la morfometría respecto a la solución de fijación y conservación en las larvas del mar Cantábrico. Este capítulo de carácter metodológico presenta sus objetivos específicos, la procedencia de su material de estudio, los materiales y métodos, los resultados y su discusión.

El capítulo octavo presenta la discusión de síntesis y por último, el capítulo noveno recoge las conclusiones del trabajo.



# 1

## Introducción





## 1.1. La anchoa europea

La anchoa europea o boquerón, *Engraulis encrasicolus* es una especie pelágica de la familia de los engráulidos que forma grandes cardúmenes y cuya distribución principal se extiende por toda la costa del Atlántico Este, desde Bergen (Noruega) hasta Ciudad del Cabo (Sudáfrica), así como por el Mediterráneo y por el mar Negro. Tiende a desplazarse hacia el norte y a aguas superficiales en verano y a volver al sur y a aguas más profundas (150 - 400 m) durante el invierno. La anchoa es una especie de alto interés comercial y la flota española es una de las principales productoras a nivel europeo.

La anchoa es una especie de vida corta (máximo 5 años) ponedora múltiple, con un pico de puesta al año en los meses cálidos. El periodo de desove de esta especie está entre marzo y noviembre, presentando un pico entre mayo y junio en el Golfo de Bizkaia (Motos et al. 1996) y entre mayo y julio dependiendo de la zona de puesta en el mar Catalán (Palomera 1992). Debido al amplio rango de tolerancia a la salinidad que posee (5 - 41) desova en zonas de alta productividad biológica (Motos et al. 1996) tales como lagunas costeras y estuarios. Sus huevos tienen un desarrollo embrionario muy rápido (entre las 24 y las 65 horas) y eclosionan del huevo con un saco de vitelo que les proporciona alimento en las primeras horas de vida.

El hecho de tener un ciclo de vida corto implica que la población dependa en gran medida del reclutamiento anual, y por tanto el suministro de un buen consejo científico de gestión para esta especie de interés comercial, depende en gran medida de la capacidad de previsión de ese reclutamiento anual (esto es, el número de ejemplares de una determinada especie que se incorporan anualmente a las clases de talla que pueden ser comercialmente explotadas).

## 1.2. El periodo larvario de los peces

Kendall et al. (1984) distinguen tres periodos en el desarrollo de los peces hasta su edad adulta:

- (1) El **huevo**, desde la fertilización hasta la eclosión

- (II) La **larva**, desde la eclosión hasta el inicio de la metamorfosis, y dentro del periodo larvario podemos distinguir:
  - (a) La fase **alimentación endógena** o fase lecitotrófica
  - (b) La fase de **alimentación exógena**
- (III) El **juvenil**, desde el inicio de la metamorfosis hasta la edad adulta

En la gran mayoría de las especies de peces, la larva eclosiona con una reserva alimentaria en forma de saco vitelino que le garantiza el abastecimiento energético durante las primeras horas de vida hasta que alcanza el desarrollo morfo-fisiológico y de comportamiento adecuados para pasar a la fase de alimentación exógena. Una vez se ha producido la absorción de este saco, las larvas comienzan a alimentarse del zooplancton disponible en el medio. En esta segunda fase podemos clasificar las larvas en estadios respecto a la flexión de la última vértebra de la notocorda, debido a la importancia de este cambio en el desarrollo de otras estructuras motoras: larvas en estadio de **preflexión**, larvas en estadio de **flexión** y larvas en estadio de **postflexión**.

Existen numerosas evidencias que demuestran que la mortalidad durante los estadios iniciales condiciona el éxito del reclutamiento (Cushing 1990; Houde 1989) y para entender la variabilidad del reclutamiento es necesario conocer los factores que determinan la supervivencia en las primeras fases de vida de las larvas de los peces (Chícharo 1998) ya que en estas fases iniciales de desarrollo, son muy vulnerables y presentan unos índices de mortalidad muy elevados.

### 1.3. Factores que afectan a la supervivencia de las larvas de los peces

Los factores que afectan a la supervivencia de las larvas son diversos e inciden de manera combinada. Entre los factores abióticos, cabe destacar la influencia que ejercen la **temperatura** (Houde 1989; Koumoundouros et al. 2001; Miranda et al. 1990), la **salinidad** (Boeuf y Payan 2001; Sampaio y Bianchini 2002; Woo y Kelly 1995), la **luz** (Boeuf y Le Bail 1999; Saka et al. 2001), la **turbulencia** (MacKenzie 2000) o el **transporte** (Hjort 1914;

Olivar y Shelton 1993; Pedersen et al. 2009) debido a diversos fenómenos hidrográficos de mayor entidad.

No obstante, existe un amplio consenso en que los factores bióticos son los que mayor efecto tienen sobre la mortalidad larvaria: principalmente la **depredación** (Bailey y Houde 1989; Cochrane y Hutchings 1995; Fortier y Villeneuve 1996; Taggart y Leggett 1987) y la **alimentación** (Cushing 1990; Dickmann et al. 2007; Hjort 1914; May 1974), además de la mortalidad por enfermedad y parasitismo. Asimismo, la depredación y la alimentación están a su vez estrechamente ligados. Al crecer en talla, permanecen menos tiempo en tallas vulnerables a la depredación tal como sugiere la hipótesis *Bigger is better*, (Butler y Pickett 1988; Miller et al. 1988) y se reduce así el riesgo por inanición, por no estar suficientemente desarrolladas y no tener suficientes habilidades de captura de presas adecuadas.

La importancia de la alimentación en la supervivencia larvaria se basa en el **éxito alimentario**, que va más allá de la mera disponibilidad de suficientes presas adecuadas en el paso entre la alimentación endógena y exógena que proponía Hjort en su teoría del *Periodo Crítico* (1914), y que May (1974) extendió a la fase larvaria completa, o en el modelo *Match/Mismatch* de Cushing (1990; 1972) que propone que para el éxito del reclutamiento es necesario el acoplamiento espacio-temporal entre la producción zoopláctónica y el desarrollo larvario. La detección de la presa y su identificación (Fortier y Harris 1989; Govoni et al. 1986b), su patrón natatorio (Buskey et al. 1993), su capacidad de escape (Petrik et al. 2009), así como el adecuado desarrollo del aparato bucal de la larva y su capacidad natatoria (Rønnesstad et al. 2013) entre otros factores, condicionan el éxito alimentario. Esto nos lleva a entender que, tal como propuso Hjort (1914), la variabilidad en las tasas de mortalidad de las poblaciones, así como la robustez de la generación reclutada anualmente han de estar necesariamente asociadas al éxito alimentario de las larvas. Por tanto, se hace necesario el conocimiento del comportamiento alimentario de éstas para poder comprender los factores que afectan a su mortalidad en el medio natural (Last 1980).

#### **1.4. La alimentación en la fase larvaria**

A pesar de que las estrategias alimentarias de las larvas de peces son complejas (Iles y Sinclair 1982) factores tales como las características morfológicas y fisiológicas de las larvas, así como sus preferencias alimentarias innatas, juegan un papel muy importante (Sánchez-Velasco 1998). En la fase de alimentación exógena el alimento básico de estas larvas son diversos estadios de desarrollo de los copépodos (Arthur 1976; Hunter 1980), aunque también se han encontrado otros grupos planctónicos, tales como cladóceros, tintínidos o larvas de moluscos (Govoni et al. 1983; Jenkins 1987). Asimismo, los cambios en la dieta parecen estar determinados por las características morfo-fisiológicas de las larvas, principalmente el tamaño de la boca y las habilidades natatorias y perceptivas; así como la perceptibilidad, la respuesta de huida y los patrones natatorios de las presas (Buskey et al. 1993; Pepin y Penney 1997). Junto con esto, existen claras evidencias de selección de presas más allá de una densidad adecuada de zooplancton con un tamaño adecuado para ser ingerido (Hillgruber et al. 1995; Jenkins 1987; Lehtiniemi et al. 2007), por lo que la alimentación larvaria no puede ser descrita únicamente en términos de tamaños de presa disponible y capturada.

#### **1.5. Las variaciones morfométricas en larvas de los peces**

Los cambios morfométricos de las larvas tienen especial importancia ecológica debido a que en el desarrollo ontogénico se debe dar respuesta al reto de desarrollar los órganos y mecanismos necesarios para evitar la inanición y la depredación. Tal como se ha indicado anteriormente, el desarrollo de las estructuras bucales junto con el desarrollo de las habilidades natatorias son cruciales para el éxito alimentario. Junto con la alimentación, la capacidad de escape de los depredadores es la otra gran prioridad de las larvas. Es para dar respuesta a las necesidades prioritarias que a su vez van cambiando a lo largo de la ontogenia (Osse y Van den Boogaart 2004), por lo que el crecimiento larvario no es isométrico. En los estadios larvarios iniciales el rápido desarrollo de la cabeza en su conjunto prepara a la larva para la captura de presas (Osse y Van den Boogaart 2004), y el desarrollo de la región postanal la prepara para ejecutar eficientemente las funciones locomotoras necesarias para la captura de presas o la huida de depredadores

(Osse et al. 1997). Con todo ello cabe esperar que a lo largo del desarrollo ontogénico haya una evolución de la trofodinámica de las larvas.

### **1.6. El efecto de la solución de fijación en la morfometría de las larvas de los peces**

En el ámbito de la biología, y más concretamente en la investigación del ictioplancton, frecuentemente se requiere la fijación y conservación de muestras obtenidas en el campo para su posterior procesamiento en el laboratorio. La fijación y conservación mediante formaldehído, etanol o congelación son los procedimientos más habituales. El formaldehído es el fijador recomendado para estudios generales de ictioplancton (Ahlstrom 1976) pero para estudios de crecimiento se recomienda el uso etanol o la congelación para evitar la decalcificación de los otolitos que produce el formaldehído (Brothers 1987). Para estudios bioquímicos el procedimiento habitual es la congelación (Buckley y Bulow 1987).

No obstante, el proceso de fijación y conservación produce un estreñimiento en la talla que está bien documentado (Al-Hassan 1993; Gomez et al. 2014; Hay 1982; Kristoffersen y Salvanes 2012; Moku et al. 2009; Quiñonez-Velázquez 1996; B. B. Smith y Walker 2003) aunque excepcionalmente también ha mostrado efectos de elongación (Al-Hassan et al. 2000). Conocer cómo cambia la morfometría larvaria de una especie en particular en función del método de fijación y establecer factores de interconversión que hagan comparables los datos obtenidos con diferentes soluciones de fijación, son por tanto de utilidad a la hora de describir y comparar la morfometría de poblaciones larvarias de esa especie, conservadas en cualquiera de las soluciones fijadoras.

### **1.7. Interés de los estudios comparativos**

Mayr (1985) propone el método comparativo y el método experimental como los dos grandes métodos de la ciencia. El método **comparativo** parece el más adecuado particularmente en situaciones no susceptibles de experimentos controlados, por lo que el ámbito de la investigación marina ofrece un contexto especialmente favorable para trabajar con él. Además, el método comparativo es una herramienta muy útil a la hora de identificar

factores que modelan la historia vital de las especies objeto de estudio y para investigar esos factores de manera cuantitativa (Brander 1994).

El estudio comparativo interregional en peces tiene como objeto proporcionar un marco para sistematizar la información fragmentaria que establezca generalizaciones respecto al impacto de las diversas variables ambientales sobre el reclutamiento. A su vez permite detectar relaciones que *a priori* podrían ser más débiles pero que por repetición en distintos entornos pueden tener un interés específico (Bakun 1985).

En los estudios ecológicos de especies tan ampliamente distribuidas, el abordaje desde una perspectiva comparativa resulta de especial interés para poder discriminar la variabilidad propia de la especie de aquella derivada de las características ambientales (Ratti 1986), dado que nos permite entender la relación entre las poblaciones y las variables ambientales que a menudo son difíciles de estudiar experimentalmente (Bakun y R. Parrish 1982). Esta información puede resultar relevante en investigaciones futuras, a la hora de considerar las poblaciones locales como unidades investigación aisladas (Ratti 1986) y para tener en cuenta que poblaciones similares en regiones diferentes deben resolver problemas ambientales similares y que los diferentes efectos ambientales en diferentes regiones, analizados desde un mismo marco conceptual, pueden proporcionar una visión de conjunto más útil (Bakun y R. H. Parrish 1991).

### 1.8. Estado de la cuestión

#### 1.8.1. Ecología trófica comparada de las larvas de anchoa europea

Existen diversos estudios sobre la alimentación de las larvas de la anchoa europea, mayormente en el Mediterráneo (Borme et al. 2009; Catalán et al. 2010; Conway et al. 1993; Morote et al. 2010; Tudela et al. 2002), pero también en el Báltico (Raab et al. 2011).

En el Golfo de Bizkaia, se han llevado a cabo diversos estudios para investigar diferentes aspectos del reclutamiento de esta especie, tales como la descripción y modelado de la distribución y el crecimiento (Aldanondo et al. 2010; Cotano et al. 2008; Irigoien et al. 2008; Irigoien et al. 2007; Urtizbera

y Fiksen 2013; Urtizberea et al. 2008), la condición nutricional (Bergeron 2009; Díaz et al. 2008; Díaz et al. 2009), el condicionamiento ambiental (Borja et al. 2008; Borja et al. 1996) o la ecología trófica de juveniles y adultos (Bachiller e Irigoien 2012; Bachiller e Irigoien 2012; Chouvelon et al. 2014; Plounevez y Champalbert 2000; Plounevez y Champalbert 1999), pero solo existe un trabajo previo no publicado de Munuera (2006) sobre la alimentación de las larvas de anchoa.

Tampoco se han encontrado estudios comparados de la variabilidad alimentaria y morfométrica de esta especie en diferentes entornos ambientales dentro de su amplio rango de distribución geográfica, ni estudios que relacionen la alimentación con la morfometría larvaria. Por tanto, este trabajo pretende abordar esas cuestiones tomando como objeto de estudio las poblaciones larvarias de anchoa del mar Cantábrico, en el Golfo de Bizkaia, y del mar Catalán, en el Mediterráneo. Por otro lado, también se pretende dar también respuesta a ciertas demandas de la comunidad científica, que reclama información más detallada sobre la trofodinámica de las larvas de los peces con especial énfasis en la taxonomía de las presas y los patrones de selección de éstas, para determinar de manera más precisa la influencia de la disponibilidad de presas adecuadas en la supervivencia larvaria (Robert et al. 2014).

### **1.8.2. Análisis comparativo de las relaciones morfométricas de las larvas de anchoa europea**

Son diversos los autores que han utilizado las relaciones morfométricas para diferenciar poblaciones de peces (Murta 2000; Pollar et al. 2007; Silva 2003) y específicamente poblaciones de la anchoa europea (Bembo et al. 1996; Caneco et al. 2004; Tudela 1999; Turan et al. 2004), pero de ellos son pocos los referidos a la fase larvaria. De hecho, para larvas de anchoa europea únicamente se ha encontrado un trabajo que estudia la estructura poblacional larvaria en el estrecho de Sicilia incluyendo mediciones morfométricas (Cuttitta et al. 2015).

### **1.8.3. Análisis comparativo de los efectos morfométricos de la solución de fijación en larvas de anchoa europea**

El enfoque de las investigaciones sobre el efecto de la solución de fijación y conservación se ha centrado muy mayoritariamente en la comparación del constreñimiento respecto a la talla en vivo, tanto en larvas (Cunningham et al. 2000; Fisher et al. 1998; Fowler y S. Smith 1983; Fox 1996; Gomez et al. 2014; Hay 1982; B. B. Smith y Walker 2003) como en adultos (Ajah y Nunoo 2003; Buchheister y M. Wilson 2005; Jawad 2003; Kristoffersen y Salvanes 2012). También ha sido habitual la búsqueda de factores o ecuaciones de corrección para retrocalcular la talla en vivo de los especímenes fijados (Buchheister y M. Wilson 2005; Fox 1996; Hjoeleifsson et al. 1992; Santos et al. 2009; Theilacker 1980).

No obstante, son escasos los trabajos que inciden en la influencia del fijador en otras dimensiones del cuerpo aparte de la talla, como puede ser la cabeza o la anchura del cuerpo, tanto en larvas (Theilacker 1980) como en adultos (Al-Hassan 1993; Al-Hassan et al. 2000); y son igualmente escasos los que analizan el efecto del fijador en las relaciones morfométricas de los que únicamente se ha encontrado un trabajo con peces adultos de Martínez et al. (2012).

# 2

## Hipótesis y objetivos





La hipótesis de partida de este trabajo establece que

*La alimentación de las larvas de anchoa varía con el desarrollo ontogénico pero que presentará diferencias locales, que se manifestarán también en la morfometría larvaria, derivadas de las condiciones ambientales. Por esta razón, los patrones alimentarios y morfométricos de las larvas diferirán entre las poblaciones del mar Cantábrico en el interior del Golfo de Bizkaia y del mar Catalán en el Mediterráneo noroccidental, donde las condiciones ambientales y por ende, el ambiente nutricional son diferentes.*

De esa hipótesis de partida se desprende el objetivo general de

*Analizar de manera comparada la dieta, el patrón morfo-métrico y la relación entre ambos en larvas de anchoa del mar Cantábrico y del mar Catalán para determinar posibles diferencias ecotípicas en la ecología trófica*

de las larvas de ambas regiones como consecuencia de las diferencias ambientales.

Los objetivos específicos derivados del objetivo general son:

- (a) Caracterizar la **evolución ontogénica de la dieta** en las poblaciones larvarias de anchoa de las dos zonas estudiadas.
- (b) Describir y comparar la morfometría y las **relaciones alométricas durante la evolución ontogénica** de las larvas de anchoa de ambas zonas.
- (c) Determinar la **relación entre la dieta y la morfometría larvaria**.

A ellos se añade un objetivo metodológico:

- (d) Comparar la **incidencia de la solución de conservación** en el constreñimiento de los tejidos y en las relaciones alométricas.



# 3

## Áreas de estudio y toma de muestras



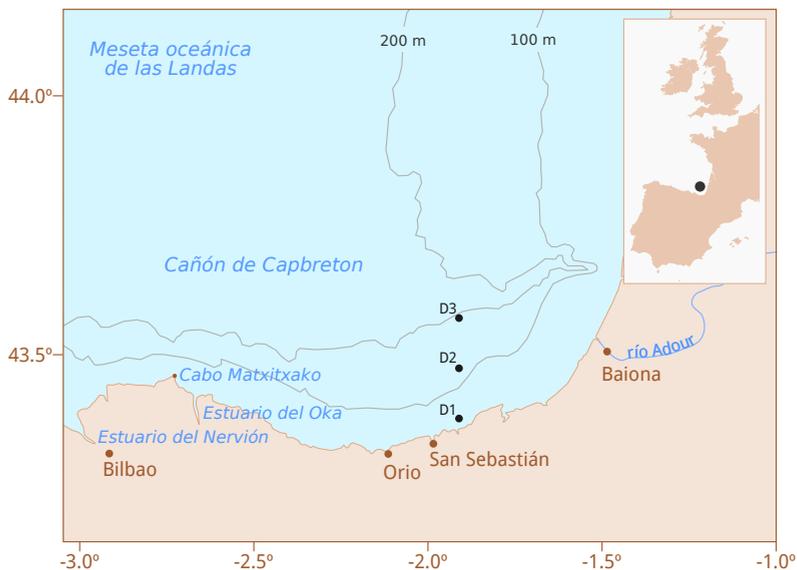


Este trabajo se ha llevado a cabo con muestras y datos obtenidos en el mar Cantábrico (Figura 3.1), en el interior del Golfo de Bizkaia y en el mar Catalán (Figura 3.2), al noroeste del mar Mediterráneo.

### 3.1. Mar Cantábrico

El **mar Cantábrico** se caracteriza por una plataforma continental estrecha, de entorno a las 15 - 20 millas náuticas y la ausencia de desembocaduras de ríos importantes (Prego y Vergara 1998). La anchura de la plataforma continental disminuye hacia su extremo oriental y a la altura de la costa vasca varía entre 7 km en cabo Matxitxako y 20 km frente a Orio (Uriarte 1998), en la proximidad de los puntos de muestreo de este estudio (Figura 3.1).

Las características de las masas de agua presentes en el Golfo de Bizkaia son similares a las del Atlántico Noreste (Vangrieshem 1985). Las masas de agua principales presentes en la parte interior del Golfo de Bizkaia provienen de las Aguas Centrales del Este del Atlántico Norte (ENACW),



**Figura 3.1:** Estaciones de muestreo para este trabajo en el mar Cantábrico.

de las Aguas del Mediterraneo (MW) y de las Aguas Profundas del Norte Atlántico (NADW) (Valencia et al. 2004).

En las aguas de la costa cantábrica pueden identificarse tres frentes (Motos et al. 1996), de los cuales dos enmarcan el área de estudio: el frente a lo largo del eje del Cañón de Capbreton, que divide las aguas de la plataforma continental francesa y de la meseta oceánica de las Landas respecto a las aguas de la plataforma española y su talud, y el frente entre el Cabo Matxitxako y el estuario del Oka (Borja et al. 2000a), que separa las aguas más saladas del oeste respecto a aquellas continentalizadas, principalmente por la influencia del Adour.

El mar Cantábrico muestra un patrón biogeográfico típico de los mares templados, caracterizado por picos de producción primaveral (Bode y Fernández 1992) y unas condiciones hidrológicas muy variables debido a que la plataforma continental es muy estrecha, por lo que concurren características tanto de aguas costeras, como de la plataforma continental e incluso de aguas abiertas.

La climatología afecta de manera significativa a la hidrografía de la plataforma continental, especialmente a las aguas superficiales (Díez et al. 2000), siendo los patrones de los ciclos estacionales y anuales similares a los descritos para otras áreas del Atlántico (Lavín et al. 1998). La temperatura superficial muestra un claro ciclo estacional con dos estaciones bien definidas (invierno y verano) y otras dos más irregulares (primavera y otoño) (Valencia et al. 2004). El rango de temperaturas superficiales promedio tiene un mínimo de 12°C y un máximo de entre 21 y 22°C (Borja et al. 2000b). Por otro lado, la temperatura media de la columna de agua hasta los 100 m muestra un patrón estacional algo más irregular que el de la temperatura superficial, con un promedio plurianual de 13.9°C. Junto con esto, la salinidad superficial y la salinidad promedio de la columna de agua muestran mucha distorsión en los patrones estacionales y anuales debido a la alta variabilidad de las precipitaciones, el balance precipitación-evaporación y la entrada de agua dulce desde ríos y escorrentía (Valencia et al. 2004).

El ciclo hidrográfico anual puede resumirse casi como una secuencia estacional de estratificación y homogeneidad en la columna de agua modulada por mecanismos de afloramiento que preservan e intensifican la estratificación y la estabilidad de la columna, además de fenómenos de hun-

dimiento que favorecen la mezcla y la homogeneidad de las capas superiores (Valencia et al. 2004).

La comunidad mesozooplancónica de la plataforma cantábrica oriental está dominada por copépodos (60-70 %), pero debido a su estrechez, concurren tanto especies costeras como del talud continental o incluso especies oceánicas. Esta comunidad nerítica sigue un patrón de abundancia y composición estacional con máximos en primavera y mínimos en invierno (Villate et al. 2004).

En primavera, coincidiendo con el calentamiento de la columna de agua y el aumento de la densidad de zooplancton tiene lugar la puesta de la anchoa europea en este área de estudio, que abarca de marzo a agosto pero con mayor intensidad entre mayo y junio (Motos et al. 2004).

### 3.2. Mar Catalán

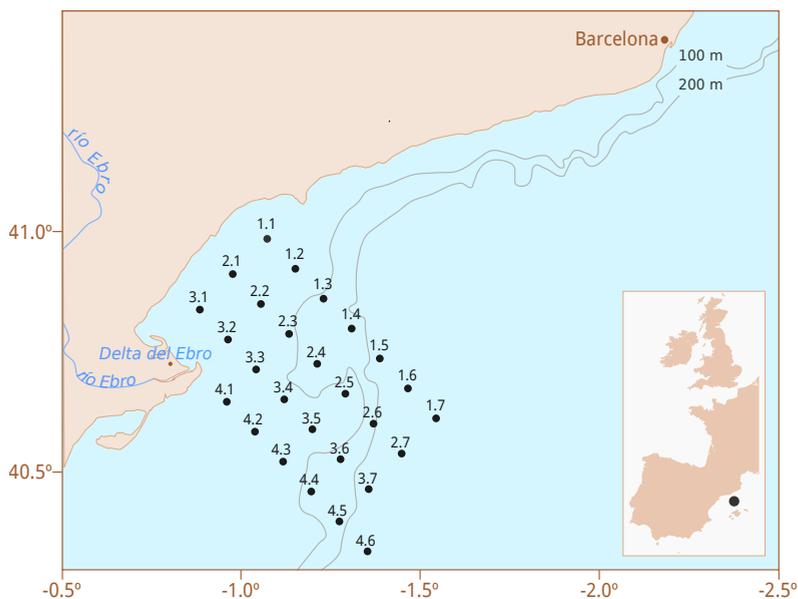
El **mar Catalán** es un mar templado limitado al norte por la costa suroeste francesa, al oeste por la costa noreste española, y al sureste por las Islas Baleares (Figura 3.2). En él desemboca el río Ebro con un caudal promedio de en torno a los  $600 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$ . La plataforma continental de la costa peninsular es más estrecha al norte y se amplía considerablemente desde la desembocadura del Ebro hacia el sur, donde se sitúa el área de estudio, alcanzando una anchura máxima de en torno a las 38 millas náuticas.

La circulación superficial está condicionada por el frente Catalán, situado sobre el talud continental y que separa la masa de Aguas Atlánticas (AW) más antiguas y saladas de las aguas costeras menos salinas (Font et al. 1988); y del frente Balear, situado sobre el talud insular Balear y que separa las AW más antiguas de las AW más cálidas y menos saladas provenientes de los canales de las Islas Baleares. La circulación del agua está conducida por fenómenos de mesoescala, principalmente *eddies* (Tintoré et al. 1990).

El mar Catalán muestra un patrón bioclimático propio de las áreas templadas pero inusual en el mar Mediterraneo (Siokou-Frangou et al. 2010), en el que hay un bloom que dura más de tres meses entre el invierno tardío y la primavera, debido al enriquecimiento producido por las descargas del Ródano (Cruzado y Velasquez 1990) y del Ebro (Cruzado et al. 2002).

La estructura de la columna de agua tiene un fuerte componente estacional. Los procesos de estratificación que se prolongan desde primavera hasta noviembre-diciembre (Saiz et al. 2007) evitan la mezcla en los meses de verano, pero esa mezcla se da con facilidad en los meses de otoño-invierno (Salat et al. 2002). A pesar del carácter oligotrófico del mar Mediterráneo en su conjunto, el mar Catalán es un entorno relativamente productivo (Estrada y Margalef 1988). La comunidad zooplanctónica no tiene un marcado componente estacional en términos de abundancias aunque existe un claro patrón de sucesión de especies (Calbet et al. 2001).

La puesta de la anchoa europea en el Mediterráneo se extiende de abril a octubre y tiene lugar principalmente en áreas de plataforma continental influenciadas por la descarga de agua dulce, siendo una de las principales la plataforma del mar Catalán en la vecindad de la desembocadura del Ebro (Tudela y Palomera 1997), que es donde se sitúa nuestra área de estudio.



**Figura 3.2:** Estaciones de muestreo para este estudio en el mar Catalán.

### 3.3. Trabajo de campo

Las muestras y datos para este trabajo se obtuvieron en las campañas oceanográficas que se detallan en la Tabla 3.1. En el mar Cantábrico se llevaron a cabo cuatro campañas oceanográficas, tres de ellas en mayo, junio y julio de 2000 y una cuarta en junio de 2001. Las muestras se tomaron en tres estaciones dispuestas en un transecto perpendicular a la plataforma continental frente a Donostia-San Sebastián y con una distancia entre ellas de aproximadamente seis millas náuticas (Figura 3.1).

En el mar Catalán se llevaron a cabo tres campañas oceanográficas entre mayo y junio de 2003. Se tomaron muestras en una cuadrícula de 27 estaciones dispuestas en cuatro transectos perpendiculares a la plataforma continental frente al delta del Ebro y con una distancia entre ellas de aproximadamente 6 millas náuticas (Figura 3.2).

**Tabla 3.1:** *Detalles de las campañas oceanográficas en las que se obtuvieron las muestras y los datos para este estudio.*

Área de estudio	Campaña	Fecha de inicio	Fecha final	Buque
Mar Cantábrico	VAR2000-05	07/5/2000	07/5/2000	Investigador
	VAR2000-06	14/6/2000	15/6/2000	Ortze
	VAR2000-07	05/7/2000	06/7/2000	Ortze
	VAR2001-06	12/6/2001	14/6/2001	Ortze
Mar Catalán	SAVOR 1	03/6/2003	04/6/2003	García del Cid
	SAVOR 2	17/6/2003	19/6/2003	García del Cid
	SAVOR 3	02/7/2003	04/7/2003	García del Cid

#### 3.3.1. Obtención de información oceanográfica

Los datos oceanográficos se obtuvieron mediante lances verticales de una sonda multiparamétrica CTD SeaBird (Figura 3.3) en las estaciones previamente definidas con la que se obtuvieron datos de temperatura y salinidad.



**Figura 3.3:** Lance de CTD para toma de datos hidrográficos.

#### 3.3.2. Muestreo de ictioplancton

Las larvas de anchoa se muestrearon mediante lances oblicuos de una red Bongo con una boca de 40 cm de diámetro y una luz de malla de  $335 \mu\text{m}$  (Figura 3.4). El volumen de agua filtrado se midió utilizando un flujómetro General Oceanics en la boca de cada red. Todos los lances se llevaron a cabo durante el día y por encima de la termoclina para maximizar la captura de larvas de anchoa (Hjort 1926), para ello se determinó previamente la profundidad de la termoclina a partir del lance de CTD. La muestra obtenida en cada lance se fijó en formaldehído al 5% para su posterior análisis en el laboratorio.

#### 3.3.3. Muestreo de zooplancton

Las muestras de zooplancton se obtuvieron mediante lances verticales de una red Calvet doble de 20 cm de diámetro y con mallas de 20 y  $200 \mu\text{m}$  de luz en cada manga para obtener muestras representativas tanto de microzooplancton como de mesozoplancton respectivamente (Figura 3.5). Los lances se realizaron por encima de la termoclina. Cada una de las mangas llevaba en la boca un flujómetro General Oceanics para determinar



**Figura 3.4:** Lance red Bongo para muestreo de ictioplancton.



**Figura 3.5:** Preparación del lance de la red Calvet doble para toma de muestras de zooplancton.

el volumen de agua filtrado. Las muestras obtenidas con la manga de 20  $\mu\text{m}$  se tamizaron a través de una malla de 200  $\mu\text{m}$  para aislar la fracción del microzooplancton (20  $\mu\text{m}$  - 200  $\mu\text{m}$ ) y las muestras de 200  $\mu\text{m}$  fueron tamizada a través de una malla de 2 mm para aislar la fracción del mesozooplancton (200  $\mu\text{m}$  - 2 mm). Una vez tamizadas, las muestras se fijaron con formaldehído al 5 % para su posterior análisis en el laboratorio.

# 4

## Consideraciones generales para el tratamiento de datos





Debido al carácter comparativo de este trabajo, se consideraron diferentes agrupaciones de datos dependiendo del interés en cada caso. Para la comparación entre poblaciones larvarias se establecieron dos grupos referidos a la procedencia geográfica de las muestras:

- mar Cantábrico
- mar Catalán

Para el análisis de las diferencias asociadas al desarrollo ontogénico larvario se utilizaron dos criterios: el evento de la flexión de la notocorda y la talla larvaria. Para la comparación en relación a la flexión de la notocorda se establecieron dos categorías:

- larvas en estadio de preflexión
- larvas en estadio de postflexión

La talla promedio de flexión se estableció revisando la literatura disponible al respecto. Dado que se ha descrito que la flexión en las larvas de anchoa del mar Catalán se da en tallas entre 6.6 y 8.9 mm (Maynou et al. 2008; Morote et al. 2008), se estableció una talla promedio de 7.7 mm como límite entre las categorías de preflexión y postflexión para las larvas de esta zona. En cambio, Ré (1986) indica que la flexión se da entre los 9 y los 10 mm en larvas del Atlántico (en el estuario del Mira), por lo que se estableció una talla promedio de 9.5 mm para las larvas del mar Cantábrico.

Para la comparación por tallas se establecieron tres clases de talla diferentes:

- larvas menores de 6.5 mm
- larvas entre 6.5 y 9 mm
- larvas mayores o iguales a 9 mm

Todos los análisis estadísticos de este trabajo se llevaron a cabo en SPSS 17, a excepción de los Análisis de Componentes Principales (ACP), para los que se utilizó CANOCO 4.5 y de los Análisis de la Covarianza (ANCOVA) para testar diferencias entre los coeficientes de las regresiones

lineales, que se llevaron a cabo en R. Cuando fue necesario, se eliminaron los valores extremos de los conjuntos de datos mediante el test  $z$  y se constató la normalidad de los datos mediante el test de Shapiro -Wilk. Las diferencias entre los conjuntos de datos se testaron según la necesidad y la naturaleza de los mismos mediante la prueba  $t$  de Student, el ANOVA o la prueba  $U$  de Mann-Whitney. El nivel de significación mínimo para los análisis estadísticos se estableció en  $p < 0.05$ .

5

Análisis comparativo de  
la alimentación de  
las larvas de anchoa europea





La comprensión de los patrones de la alimentación larvaria es crucial para entender los procesos que determinan su supervivencia. Las larvas de peces pelágicos son mayoritariamente depredadoras (Hunter 1980) y a lo largo del proceso ontogénico su dieta cambia con la talla (Govoni et al. 1986a). Uno de los factores clave en la supervivencia larvaria es la disponibilidad de presas adecuadas (Voss et al. 2009) para cada momento del desarrollo. En este capítulo se compara el patrón alimentario de las larvas de anchoa europea del mar Cantábrico y del mar Catalán durante su desarrollo ontogénico, tanto por clases de talla como por estadios de flexión, y en relación a las presas disponibles en el medio.

## **5.1. Materiales y métodos específicos**

### **5.1.1. Análisis de contenidos estomacales**

El análisis de contenidos estomacales se llevó a cabo mediante un microscopio invertido Olympus para posibilitar la manipulación del material biológico. Se extrajo el tracto digestivo completo de cada larva y se depositó sobre un porta con una gota de solución de glicerina al 50 % para su manipulación. Cada tracto digestivo fue diseccionado longitudinalmente y las presas contenidas fueron extraídas. Se identificó cada presa a la categoría taxonómica más precisa posible, se fotografió y se midió su longitud (PL) y su anchura (PW) con una precisión de 0.025 mm.

El análisis de los contenidos estomacales se llevó a cabo en 244 larvas del mar Cantábrico (con un rango de tallas de entre 2.75 y 16.6 mm, y larvas con contenidos estomacales con un rango de tallas de entre 3.75 y 16.6 mm) y 318 larvas del mar Catalán (con un rango de tallas de entre 2.7 y 21 mm, y larvas con contenidos estomacales con un rango de tallas de entre 2.75 y 16.9 mm).

### 5.1.2. Análisis del zooplancton

El análisis del zooplancton se realizó en un microscopio estereoscópico Olympus utilizando placas de contaje Bogorov. Cada muestra se diluyó a 100 ml y se tomaron alícuotas hasta contar al menos de 100 individuos del taxón más abundante y 50 individuos del siguiente taxón más abundante. La identificación se realizó a la menor categoría taxonómica posible. Posteriormente, los datos obtenidos se transformaron a número de individuos por metro cúbico ( $\text{ind m}^{-3}$ ).

El análisis del zooplancton se llevó a cabo en las estaciones en las que se hallaron larvas con contenidos estomacales. Se analizaron 9 pares de muestras del mar Cantábrico (9 de microzooplancton y 9 muestras de mesozoplancton) y 18 pares de muestras del mar Catalán.

### 5.1.3. Tratamiento de datos

#### *Entorno trófico: zooplancton*

El muestreo del zooplancton en dos fracciones diferenciadas se realizó para obtener una representación real de la comunidad. El rango de tamaños de las presas halladas en los contenidos estomacales abarcaba las dos fracciones zooplanctónicas estudiadas (apartado 5.2.2 de este capítulo), por ello y con el objeto de caracterizar el entorno trófico, se agregaron los datos de las dos fracciones de cada estación de muestreo y se establecieron 21 grupos zooplanctónicos:

- Dinoflagelados del orden de los peridiniales
- Dinoflagelados del género *Prorocentrum*
- Otros dinoflagelados
- Tintínidos
- Cnidarios
- Poliquetos
- Quetognados
- Huevos de copépodo

- Náuplios de copépodo
- Postnáuplios de copépodo del orden de los calanoides
- Postnáuplios de copépodo del orden de los cicloipoides
- Postnáuplios de copépodo del orden de los harpacticoides
- Postnáuplios de copépodo del orden de los poecilostomatoides
- Cladóceros de los géneros *Evadne* y *Podon*
- Cladóceros del género *Penilia*
- Otros crustáceos
- Bivalvos
- Gasterópodos
- Apendiculariáceos
- Taliáceos
- Equinodermos
- Otros

Posteriormente los datos agregados de cada estación se promediaron para cada región de estudio y las diferencias entre las regiones estudiadas tanto en términos de abundancias como en términos de contribución relativa a la comunidad zooplanctónica fueron testados con la prueba  $U$  de Mann-Whitney.

#### *Alimentación larvaria*

Las diferencias en el número de presas ingeridas entre regiones se testó con la prueba  $t$  de Student y las diferencias en el tamaño de presas ingeridas en las distintas clases de talla y en los estadios de flexión de las dos regiones se testaron con ANOVA. Se utilizaron regresiones lineales para estudiar las siguientes relaciones:

- el número de presas y la longitud estándar de la larva

- la anchura de presa y la longitud estándar de la larva
- la anchura de presa y la anchura de mandíbula de la larva

Las diferencias entre las regresiones lineales para cada área de estudio se testaron mediante ANCOVA.

La amplitud del nicho trófico se calculó siguiendo el procedimiento de Pearre (1986): se clasificaron las larvas en clases de talla que contuvieran al menos 3 presas y se calculó como la medida de la amplitud del nicho trófico la desviación estándar de la transformación logarítmica de la anchura de presa en cada clase de talla.

La dieta se describió utilizando el índice de importancia relativa (IRI) propuesto por Sassa y Kawaguchi (2004) y calculado como el producto de la frecuencia porcentual de aparición de una presa en los tractos de las larvas de anchoa (%F) y el porcentaje respecto al número total de presas examinadas (%N). También se calculó el índice de diversidad de Shannon (1948) para el conjunto de presas ingeridas.

Adicionalmente se realizó un ACP para las diferentes clases de talla y estadios de flexión de las dos áreas de estudio, utilizando como variables los IRI de cada grupo de presas.

La selectividad de presas se calculó utilizando el índice  $\alpha$  de Cheeson (1978):

$$\alpha_i = \frac{\frac{r_i}{p_i}}{\sum_{j=1}^m \frac{r_j}{p_j}}$$

Donde  $r_i$  y  $p_i$  son las proporciones de una presa  $i$  en la dieta larvaria y el entorno trófico respectivamente. El rango de valores de  $\alpha$  oscila entre 0 y 1 y se desvía asimétricamente respecto al inverso del número  $m$  de clases de presas disponibles (tenidas en cuenta). Los valores menores indican una tendencia al rechazo y los valores mayores indican una tendencia a la selección positiva. El valor crítico es determinado por el inverso del número  $m$  de clases de presas disponibles.

Tras el análisis de los contenidos estomacales se determinaron 10 clases de presas, por lo que el valor crítico  $\alpha$  que indica la selectividad se estableció en  $1/10 = 0.1$ .

También se realizó un ACP para las diferentes clases de talla y estadios de flexión de las dos áreas de estudio, utilizando como variables los  $\alpha$  de cada grupo de presas.

## 5.2. Resultados

### 5.2.1. Zooplancton disponible

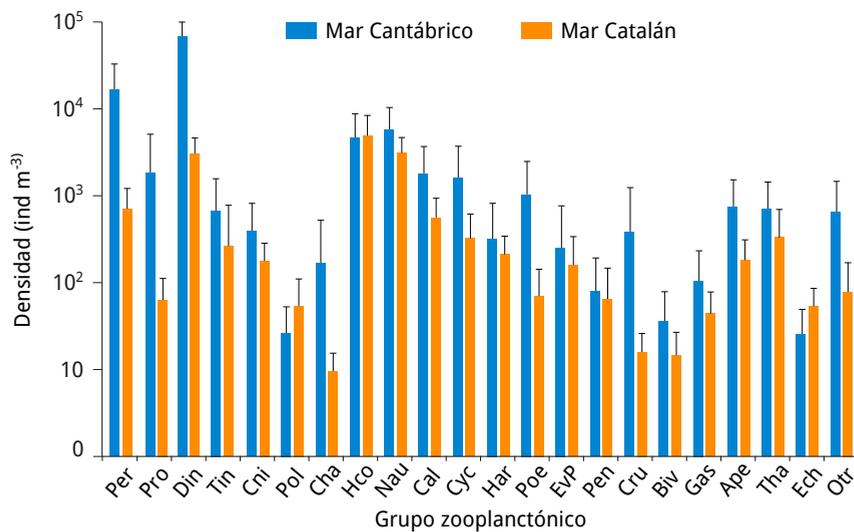
La comunidad zooplanctónica del mar Cantábrico estuvo dominada por dinoflagelados y mostró densidades más altas que la del mar Catalán que estuvo dominada por los primeros estadios de desarrollo (huevos y nauplios) de copépodo (Figura 5.1). Todos los grupos mostraron densidades más altas en el mar Cantábrico excepto los poliquetos, los huevos de copépodo y los equinodermos.

Respecto a la disponibilidad de presas, considerando como tales sólo los grupos zooplanctónicos presentes en la dieta de las larvas de anchoa (apartado 5.2.3 de este capítulo), tanto en términos de densidad como de contribución porcentual (abundancia relativa) al zooplancton total (Tabla 5.1), los dinoflagelados del orden de los peridiniales fueron más abundantes y mostraron mayor contribución porcentual al zooplancton en el mar Cantábrico que en el mar Catalán, siendo esta diferencia significativa (M-W  $U$ ,  $p < 0.0001$ ).

Por el contrario, los cladóceros de los géneros *Evadne* y *Podon* fueron el único grupo que mostró una densidad significativamente mayor (M-W  $U$ ,  $p < 0.0047$ ) y una contribución porcentual también significativamente mayor (M-W  $U$ ,  $p < 0.0001$ ) en el mar Catalán que en el mar Cantábrico.

Tanto los huevos como los náuplios de copépodo mostraron en ambas regiones densidades similares aunque su contribución porcentual fue significativamente mayor (M-W  $U$ ,  $p < 0.0001$ ) en el zooplancton del mar Catalán. De igual forma, las contribuciones porcentuales de postnáuplios de harpacticoide (M-W  $U$ ,  $p < 0.0001$ ), postnáuplios de calanoide (M-W  $U$ ,

$p = 0.0350$ ) y de los cladóceros del género *Penilia* (M-W  $U$ ,  $p = 0.0047$ ) también fueron significativamente mayores en el mar Catalán a pesar de que sus densidades no fueran significativamente diferentes entre ambas regiones.



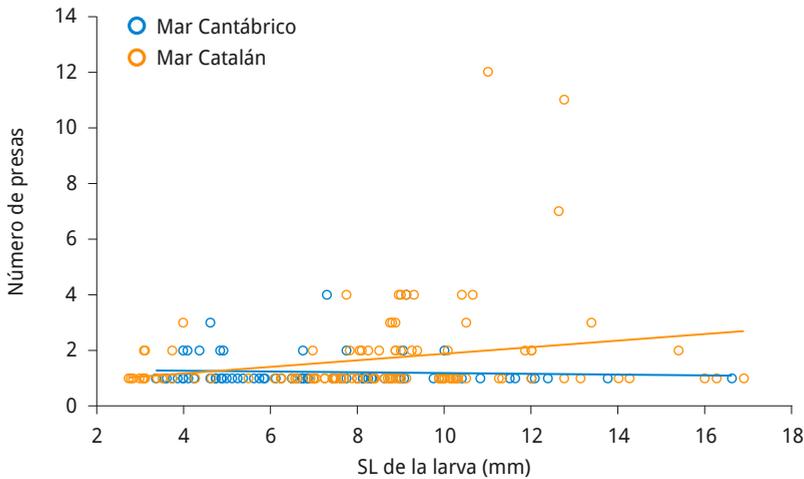
**Figura 5.1:** Abundancias promedio y desviaciones estándar de los grupos zooplanctónicos identificados en el mar Cantábrico y en el mar Catalán. Codificación: **Per:** Peridinales; **Pro:** *Procentrum* sp.; **Din:** otros dinoflagelados; **Tin:** tintínidos; **Cni:** cnidarios; **Pol:** poliquetos; **Cha:** Quetognados; **Hco:** huevos de copépodo; **Nau:** náuplios de copépodo; **Cal:** postnáuplios de calanoide, **Cyc:** postnáuplios de ciclopoide; **Har:** postnáuplios de harpacticoide; **Poe:** postnáuplios de poecilostomatoide; **EvP:** cladóceros de los géneros *Evadne* y *Podon*; **Pen:** *Penilia* sp.; **Cru:** otros crustáceos; **Biv:** bivalvos; **Gas:** gasterópodos; **Ape:** apendiculariáceos; **Tha:** taliáceos; **Ech:** equinodermos; **Otr:** otros.

### 5.2.2. Incidencia alimentaria, número y tamaño de presas y amplitud del nicho trófico

Las larvas con contenidos estomacales supusieron el 34% de las estudiadas en el mar Cantábrico, mientras en el mar Catalán ese porcentaje fue algo mayor (37%). El número de presas por larva en el mar Cantábrico osciló entre 1 y 4, con un promedio de  $1.22 \pm 0.6$ , y resultó significativamente menor ( $t$ -test,  $p < 0.01$ ) que en el mar Catalán que osciló entre 1 y 12 presas con un promedio de  $1.71 \pm 1.6$ . No se observó correlación entre el incremento de la talla de larva y el número de presas ingeridas en ninguna

de las regiones estudiadas. A pesar de que en el mar Catalán se observó una tendencia a incrementar el número de presas ingeridas con el incremento de talla de la larva, la regresión lineal no resultó significativa (Figura 5.2).

El tamaño promedio de presa (en términos de anchura máxima) resultó significativamente mayor en las larvas del mar Catalán ( $196.58 \mu\text{m} \pm 96.67$ , rango:  $27.5 - 500 \mu\text{m}$ ) que en el caso de las larvas del mar Cantábrico ( $97.33 \mu\text{m} \pm 53.96$ , rango:  $37.5 - 370 \mu\text{m}$ ).



**Figura 5.2:** Relación entre la longitud estándar (SL) de la larva y el número de presas ingeridas en el mar Cantábrico y en el mar Catalán con sus correspondientes líneas de regresión. Los coeficientes de las líneas de regresión, su índice de correlación y su nivel de significación se ha indicado en la Tabla 5.2.

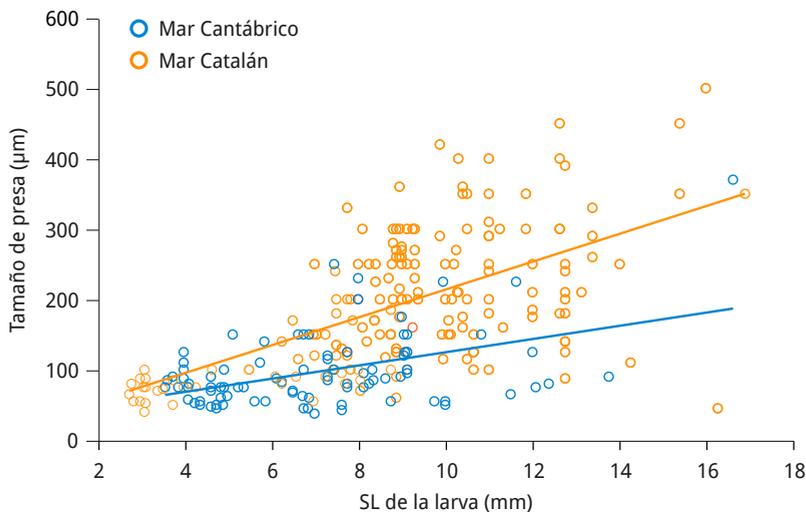
Junto con esto, el tamaño de presa aumentó significativamente con la talla larvaria en las dos regiones, tanto en términos de longitud estándar (SL) (Figura 5.3), como de anchura de mandíbula (JW) (Figura 5.4), pero esta tendencia fue significativamente más pronunciada en las larvas del mar Catalán tanto en términos de pendiente e intercepto en el caso de SL (ANCOVA,  $p < 0.001$ ), como en términos de mayor intercepto en el caso de JW (ANCOVA,  $p < 0.001$ ). A pesar de todo ello, las larvas de mayor talla no dejaron de ingerir presas de tamaños menores.

**Tabla 5.1:** Diferencias entre áreas de la densidad y de la contribución porcentual al zooplancton total de los grupos presentes en la dieta de las larvas de anchoa en este estudio. Las diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) se muestran en *Negrita* (Continúa en la siguiente página).

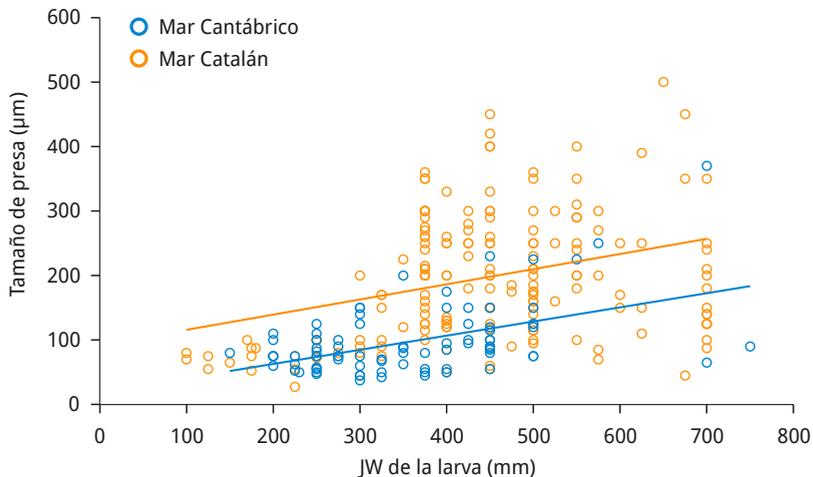
	Peridimales		Tintínidos	Huevos de copépo	Náuplios de copépo	Postnáuplios de calanoides
<b>Mar Cantábrico</b>	Max.	46 593.49	2385.50	10 773.65	15 759.68	5898.17
	Min.	1179.53	0	460.14	1369.61	61.46
	Promedio	16 703.41	524.85	4654.18	5720.79	1765.96
	DE	16 127.17	830.56	4129.99	4647.37	1920.91
<b>Mar Catalán</b>	Max.	1874.20	2285.71	13 226.38	6327.99	1491.71
	Min.	134.45	23.77	912.47	1153.34	96.47
	Promedio	708.05	263.68	4923.21	3105.23	561.58
	DE	505.18	514.31	3480.63	1576.42	374.23
M-W	<b>&lt; 0.0001</b>	0.6807	0.5715	0.135	0.0803	
<b>Mar Cantábrico</b>	Max.	35.23	2.27	8.31	14.55	3.280
	Min.	4.25	0	1.19	2.55	0.050
	Promedio	15.32	0.40	4.33	7.09	1.99
	DE	9.56	0.73	2.68	4.43	1.20
<b>Mar Catalán</b>	Max.	8.83	16.57	51.56	40.18	9.11
	Min.	0.97	0.33	13.52	9.52	1.11
	Promedio	4.82	1.82	31.08	21.87	3.95
	DE	2.34	3.72	11.63	6.75	2.21
M-W	<b>&lt; 0.0001</b>	0.2698	<b>&lt; 0.0001</b>	<b>&lt; 0.0001</b>	<b>&lt; 0.0001</b>	<b>0.0203</b>

(Continuación de la página anterior)

		Postnáuplios de ciclopoide	Postnáuplios de harpacticoides	Postnáuplios de poecilostomatoide	<i>Evadne</i> - <i>Podon</i>	<i>Perania</i>	
Densidad (m <sup>-3</sup> )	Mar Cantábrico	Max.	5511.09	1465.15	3565.15	1169.14	209.54
		Min.	22.90	0	0	0	0
		Promedio	1594.17	285.00	805.63	139.73	26.42
		DE	2121.41	478.33	1333.41	386.47	69.01
Mar Catalán		Max.	1380.83	472.12	338.44	723.36	275.88
		Min.	67.84	44.74	11.98	21.30	0
		Promedio	324.04	211.56	70.37	160.05	54.08
		DE	291.96	131.09	72.38	178.45	78.43
M-W U p		< 0.0001	0.217	0.217	0.0047	0.0641	
Contribución Relativa (%)	Mar Cantábrico	Max.	3.81	0.66	2.42	0.44	0.20
		Min.	0.02	0	0	0	0
		Promedio	1.42	0.23	0.66	0.06	0.02
		DE	1.38	0.24	0.82	0.14	0.07
Mar Catalán		Max.	15.57	2.65	1.80	4.05	2.26
		Min.	0.76	0.32	0.07	0.12	0
		Promedio	2.51	1.45	0.53	1.18	0.50
		DE	3.30	0.63	0.44	1.21	0.74
M-W U p		0.3551	< 0.0001	0.5894	0.0118	0.0679	

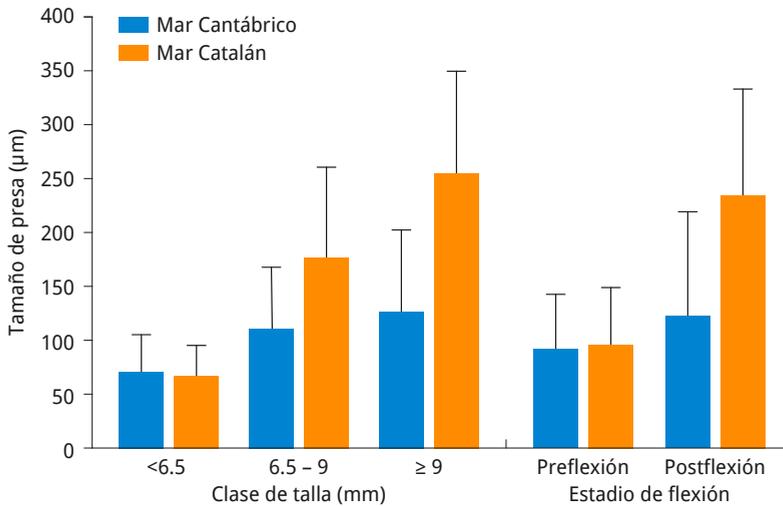


**Figura 5.3:** Relación entre longitud estándar (*SL*) de la larva y el tamaño de presa (anchura máxima) en el mar Cantábrico y en el mar Catalán con sus correspondientes líneas de regresión. Los coeficientes de las líneas de regresión, su índice de correlación y su nivel de significación se ha indicado en la Tabla 5.2.



**Figura 5.4:** Relación entre anchura de la mandíbula (*JW*) de la larva y el tamaño de presa (anchura máxima) en el mar Cantábrico y en el mar Catalán con sus correspondientes líneas de regresión. Los coeficientes de las líneas de regresión, su índice de correlación y su nivel de significación se ha indicado en la Tabla 5.2.

La diferencia en el tamaño máximo promedio de presas fue significativamente diferente para las tres clases de talla tanto en el mar Cantábrico (ANOVA,  $p = 0.002$ ) como en el mar Catalán (ANOVA,  $p < 0.001$ ) (Figura 5.4). Por otro lado, el tamaño máximo promedio de las presas no mostró diferencias significativas entre las dos regiones en el caso de las larvas de la clase de talla menor ( $< 6.5$  mm), ni en el de las larvas en estadio de flexión. En cambio, si que resultaron significativas (ANOVA,  $p < 0.001$ ) las diferencias en el caso de las larvas de las clases de talla intermedia (6.5 - 9 mm) y mayor ( $\geq 9$  mm), así como en el caso de las larvas en estadio de postflexión (Figura 5.5).

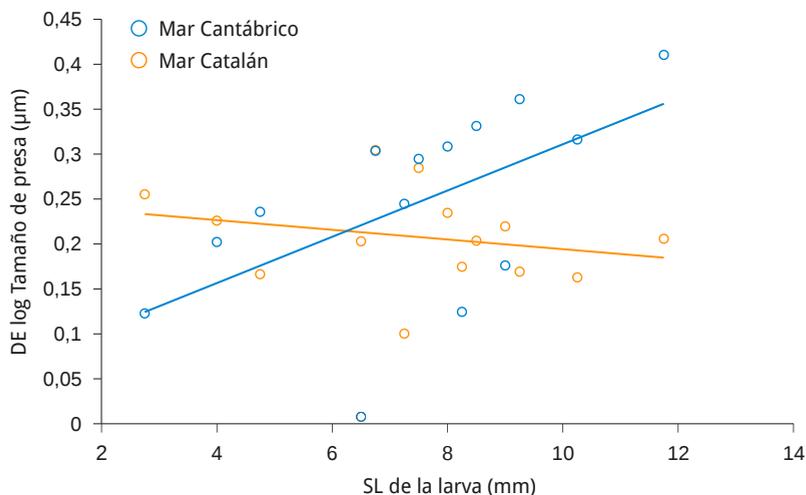


**Figura 5.5:** Valores promedio (barras) y desviaciones estándar (líneas) de la anchura máxima de las presas (PW) para cada clase de talla y estadio de flexión de las larvas del mar Cantábrico y del mar Catalán. La Tabla 5.3 recoge los resultados de los ANOVA para cada conjunto de datos.

Respecto a la amplitud del nicho trófico (Figura 5.6), cabe destacar que en el caso de las larvas del mar Cantábrico, se fue ampliando de manera significativa con la talla larvaria (SL). En cambio, en el caso de las larvas del mar Catalán no se observó ningún patrón significativo pero sí una ligera tendencia a reducir la amplitud del nicho trófico con el aumento de talla.

**Tabla 5.2:** *Coefficientes, índices de regresión y valores de p de las regresiones lineales del apartado 5.2.2.*

Regresión	$b$	$a$	$r^2$	$p$
<b>Figura 5.2, SL vs N.º de presas</b>				
Mar Cantábrico	-0.0139	1.3293	0.0037	n.s.
Mar Catalán	0.1181	0.7028	0.0471	n.s.
<b>Figura 5.3, SL vs PW</b>				
Mar Cantábrico	9.4205	30.4210	0.1985	< 0.001
Mar Catalán	19.8530	15.1620	0.3484	< 0.001
<b>Figura 5.4, JW vs PW</b>				
Mar Cantábrico	0.2192	19.1280	0.2341	< 0.001
Mar Catalán	0.2351	92.3700	0.1068	< 0.001
<b>Figura 5.6, SL vs DE log PW</b>				
Mar Cantábrico	0.0257	0.0535	0.3268	0.0327
Mar Catalán	-0.0054	0.2480	0.0608	n.s.

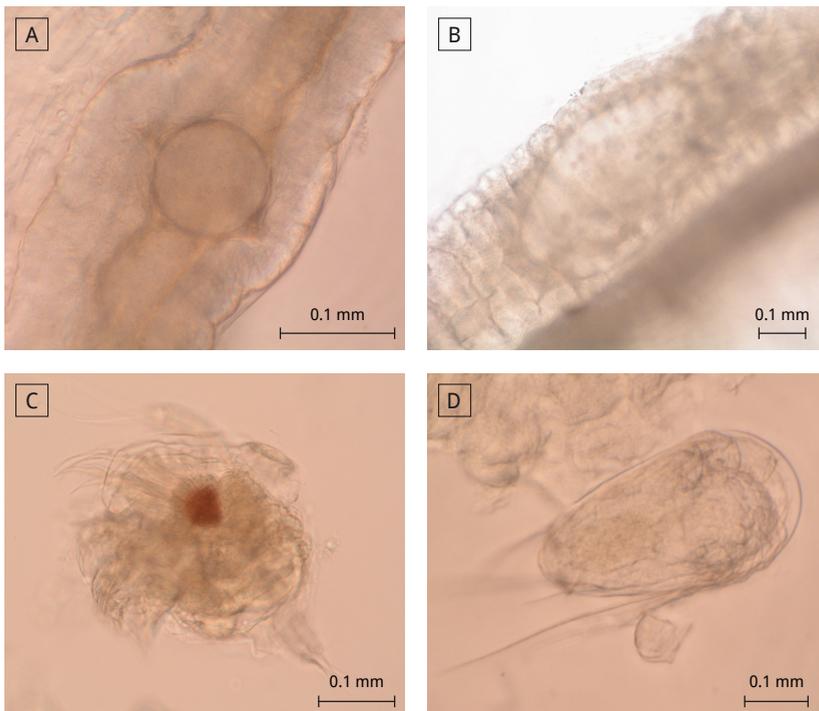
**Figura 5.6:** *Relación entre la longitud estándar (SL) de la larva y la amplitud del nicho trófico en el mar Cantábrico y el mar Catalán con sus correspondientes líneas de regresión. Los coeficientes de las líneas de regresión, su índice de correlación y su nivel de significación se ha indicado en la Tabla 5.2.*

### 5.2.3. Composición de la dieta

Se identificaron nueve grupos de presas en el mar Catalán y siete en el mar Cantábrico. En términos de riqueza específica, la dieta de las larvas del mar Catalán resultó más diversa que la del mar Cantábrico. Estas diferencias entre las dos áreas de estudio se mantuvieron tanto para las clases de talla como para los estadios de flexión. En la figura 5.7 se pueden ver algunas de las presas halladas en el análisis de contenidos estomacales.

#### *Composición de la dieta por clases de talla*

Como se muestra en la Tabla 5.1 y en la Tabla 5.3, en la dieta de la clase de talla menor ( $SL < 6.5\text{mm}$ ) del mar Cantábrico se identificaron claramente tres grupos de presas, siendo los huevos de copépodo ( $IRI = 1538.46$ ) y los náuplios de copépodo ( $IRI = 1266.97$ ) los principales componentes de



**Figura 5.7:** Muestra de lo contenidos estomacales y presas en las larvas de anchoa europea. Huevo de copépodo (A) y calamoide (B) en el tracto intestinal; cladócero de *Evadne* o *Podon*(C) y nauplio de copépodo (D).

**Tabla 5.3:** Resultados de los ANOVA del tamaño de presa (*PW*) por clases de talla, estadios de flexión y regiones de estudio.

Factor	Conjunto de datos	<i>p</i>
Entre clases de tallas	Mar Cantábrico	0.002
	Mar Catalán	< 0.001
Entre estadios de flexión	Mar Cantábrico	< 0.001
	Mar Catalán	< 0.001
Entre regiones	larvas < 6.5 mm	n.s.
	larvas 6.5 - 9 mm	< 0.001
	larvas $\geq$ 9 mm	< 0.001
	larvas en preflexión	n.s.
	larvas en postflexión	< 0.001

la dieta. En el caso de la clase de talla menor del mar Catalán se identificaron cinco grupos de presas. De entre ellos, los náuplios de copépodo (IRI = 2355.07) fueron el componente más importante de la dieta, seguidos de los huevos de copépodo (IRI = 422.71). Los postnáuplios de calanoide y de ciclopoide así como los dinoflagelados del orden de los peridiniales también aparecieron en la dieta de esta clase de talla en el mar Catalán pero con frecuencias inferiores al 10 %.

Adicionalmente, en esta clase de talla y para las dos áreas de estudio se pudo observar que los dos grupos principales de la dieta fueron los huevos y los náuplios de copépodo, representando ente ambos más del 60 % de las presas ingeridas (Tabla 5.4, Tabla 5.5 y Figura 5.8). No obstante, mientras en el mar Cantábrico ambos grupos mostraron contribuciones similares, en el caso del mar Catalán, los náuplios de copépodo supusieron más del 40 % de las presas ingeridas y los huevos de copépodo no alcanzaron el 20 %.

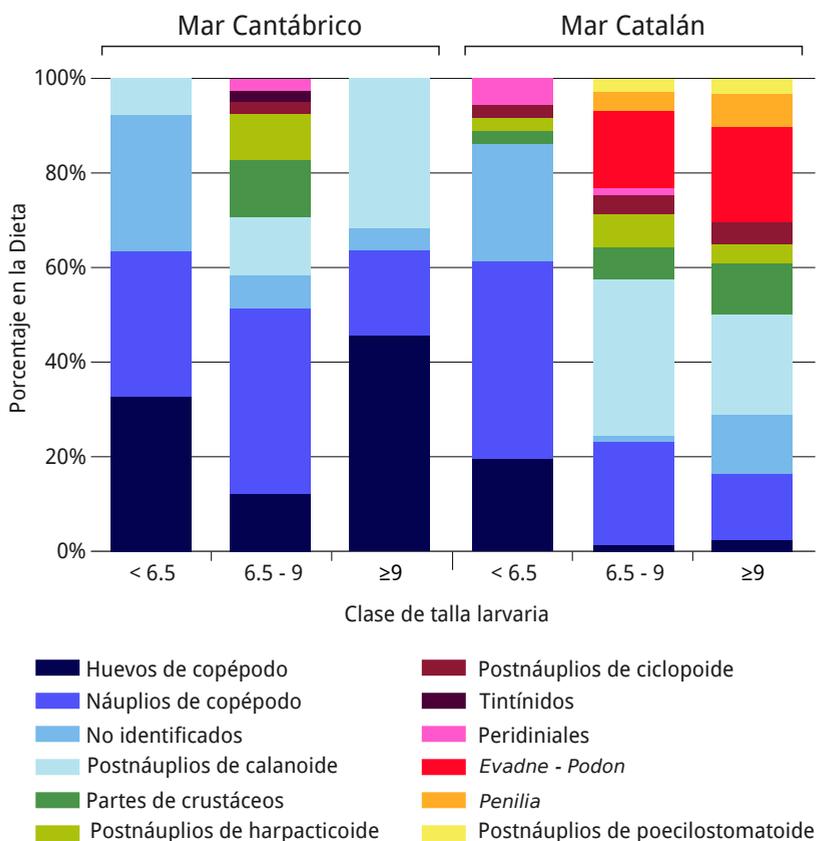
La clase de talla intermedia (SL entre 6.5 y 9 mm) mostró la mayor riqueza específica de presas en las dos regiones estudiadas. Se identificaron nueve grupos de presas en las larvas del mar Catalán y siete en las del mar Cantábrico. El grupo de presas más importante en la dieta de la clase de talla intermedia del mar Cantábrico fue el de los náuplios de copépodo (IRI = 1773.84) seguido de los postnáuplios de calanoide y los huevos de copépodo (IRI = 184.77), y los postnáuplios de ciclopoide (IRI = 118.26). Los

**Tabla 5.4:** Composición de la dieta larvaria por clases de talla en el mar Cantábrico. Se han indicado el porcentaje de presas de cada grupo respecto al total (%N), el porcentaje de aparición de cada grupo (%F) y el Índice de Importancia Relativa (IRI) como producto de las dos anteriores. También se muestra la diversidad de presas calculada mediante el índice de diversidad de Shannon ( $H'$ ) para el total de larvas y para cada clase de talla.

Clase de talla	< 6.5 mm				6.5-9 mm				≥ 9 mm		
	%N	%F	IRI	H'	%N	%F	IRI	H'	%N	%F	IRI
H' (Total: 1.66)											
Grupo											
Peridinales				2.44	3.03	7.39					
Tintinidos				2.44	3.03	7.39					
Huevos de copépodo	32.69	47.06	1538.46	12.20	15.15	184.77	45.45	56.25	2556.82		
Náuplios de copépodo	30.77	41.18	1266.97	39.02	45.45	1773.84	18.18	25.00	454.55		
Postnáuplios de calanoide	7.69	11.76	90.50	12.20	15.15	184.77	31.82	25.00	795.45		
Postnáuplios de ciclopoide				9.76	12.12	118.26					
Postnáuplios de harpacticoides				2.44	3.03	7.39					
Postnáuplios de poecilostomatoide											
<i>Evadne-Podon</i>											
<i>Penáia</i> sp.											
Partes de crustáceos				12.20	12.12	147.82					
No identificados	28.85	20.59	593.89	7.32	6.06	44.35	4.55	6.25	28.41		

postnáuplios de harpacticoide, los tintínidos y los dinoflagelados del orden de los peridiniales también formaron parte de la dieta pero con frecuencias inferiores al 5 %.

Por el contrario, en la dieta de las larvas de la clase de talla intermedia del mar Catalán los postnáuplios de calanoide fueron el grupo más importante (IRI = 1301.374) seguidos de los náuplios de copépodo (IRI = 730.59) y los cladóceros de los géneros *Evadne* y *Podon* (IRI = 239.73). El resto de grupos apareció con frecuencias inferiores al 10 %.



**Figura 5.8:** Composición de la dieta larvaria expresada en porcentajes para las tres clases de talla (< 6.5, 6.5 - 9 y ≥ 9 mm) en cada una de las áreas de estudio.

Porcentualmente, en la dieta larvaria de la clase de talla intermedia del mar Cantábrico los náuplios de copépodo supusieron casi el 40 % de las presas ingeridas y los distintos grupos de postnáuplios de copépodo supusieron casi el 25 %. En cambio, en el mar Catalán los náuplios de copépodo supusieron entorno al 22 % de las presas ingeridas, un porcentaje similar a la contribución total de los grupos de cladóceros (algo mayor del 20 %), mientras los distintos grupos de postnáuplios de copépodo alcanzaron más del 45 %.

En la dieta de las larvas pertenecientes a la clase de talla mayor ( $SL \geq 9$  mm) del mar Cantábrico, únicamente se identificaron tres grupos de presas. Los huevos de copépodo resultaron el grupo más importante de la dieta ( $IRI = 2556.82$ ), seguido de los postnáuplios de calanoide ( $IRI = 795.45$ ) y de los náuplios de copépodo ( $IRI = 454.55$ ). En el caso de las larvas del mar Catalán de esta clase de talla, sin embargo, fueron los postnáuplios de calanoide el grupo más importante de la dieta ( $IRI = 747.07$ ), seguidos por los cladóceros de los géneros *Evadne* y *Podon* ( $IRI = 592.45$ ), los náuplios de copépodo ( $IRI = 351.56$ ) y los cladóceros del género *Penilia* ( $IRI = 87.89$ ). El resto de los grupos identificados aparecieron con frecuencias inferiores al 10 %.

Porcentualmente, la dieta de las larvas del mar Cantábrico de esta clase de talla se compuso de huevos de copépodo en un 45 %, postnáuplios de calanoide en casi el 32 % y náuplios de copépodo en prácticamente el 20 %. Por el contrario, en las del mar Catalán, los postnáuplios de copépodo fueron las presas más consumidas (algo más del 21 %), pero casi al mismo nivel que los cladóceros *Evadne* y *Podon* (algo más del 20 %). En este caso, los náuplios de copépodo perdieron importancia en la dieta con respecto a la clase de talla anterior, y los cladóceros del género *Penilia* prácticamente doblaron su presencia con respecto a la dieta de la clase de talla anterior.

La diversidad de presas en la dieta, según el índice de Shannon (Tabla 5.4 y Tabla 5.5), fue mayor en el mar Catalán que en el mar Cantábrico tanto para la población larvaria total como para cada clase de talla. Por otro lado, en la dieta de las larvas del mar Catalán la diversidad de presas aumentó progresivamente de la clase de talla menor a la clase de talla mayor. Sin embargo, en la dieta de las larvas del mar Cantábrico la diversidad de presas aumentó de la clase de talla menor a la clase de talla intermedia, pero mostró su valor más bajo en la clase de talla mayor.

**Tabla 5.5:** Composición de la dieta larvaria por clases de talla en el mar Catalán. Se han indicado el porcentaje de presas de cada grupo respecto al total (%N) el porcentaje de aparición de cada grupo (%F) y el Índice de Importancia Relativa (IRI) como producto de las dos anteriores. También se muestra la diversidad de presas calculada mediante el índice de diversidad de Shannon ( $H'$ ) para el total de larvas y para cada clase de talla.

Clase de talla $H'$ (Total: 2.09)	< 6.5 mm 1.49			6.5 - 9 mm 1.90			≥ 9 mm 2.08		
	%N	%F	IRI	%N	%F	IRI	%N	%F	IRI
Grupo									
Peridiales	5.56	8.70	48.31	1.37	2.08	2.85			
Tintínidos									
Huevos de copépodo	19.44	21.74	422.71	1.37	2.08	2.85	2.34	6.25	14.65
Náuplios de copépodo	41.67	56.52	2355.07	21.92	33.33	730.59	14.06	25.00	351.56
Postnáuplios de calanoide	2.78	4.35	12.08	32.88	39.58	1301.37	21.09	35.42	747.07
Postnáuplios de ciclopoide	2.78	4.35	12.08	6.85	6.25	42.81	3.91	10.42	40.69
Postnáuplios de harpacticoides				4.11	4.17	17.12	4.69	6.25	29.30
Postnáuplios de poecilostomatoide				2.74	4.17	11.42	3.13	8.33	26.04
<i>Evadne-Podon</i>				16.44	14.58	239.73	20.31	29.17	592.45
<i>Penaeia</i> sp.				4.11	6.25	25.68	7.03	12.50	87.89
Partes de crustáceos	2.78	4.35	12.08	6.85	10.42	71.35	10.94	14.58	159.51
No identificados	25.00	13.04	326.09	1.37	2.08	2.85	12.50	20.83	260.42

*Composición de la dieta por estadios de flexión*

El análisis de la composición de la dieta por estadios de flexión (Tabla 5.6 y Figura 5.9) mostró siete grupos de presas en la dieta de las larvas en estadio de preflexión del mar Cantábrico y ocho grupos en la dieta de las del mar Catalán. En las larvas en estadio de preflexión del mar Cantábrico, los náuplios de copépodo fueron el grupo de presas más importante de la dieta (IRI = 1380.56), seguido de los huevos de copépodo (IRI = 769.77) y del de los postnáuplios de calanoide (IRI = 214.75). Para las larvas en estadio de preflexión del mar Catalán, los náuplios de copépodo también fueron el grupo más importante de la dieta (IRI = 1882.76), pero en este caso seguidos por los postnáuplios de calanoide (IRI = 209.67) y luego por los huevos de copépodo (IRI = 149.76).

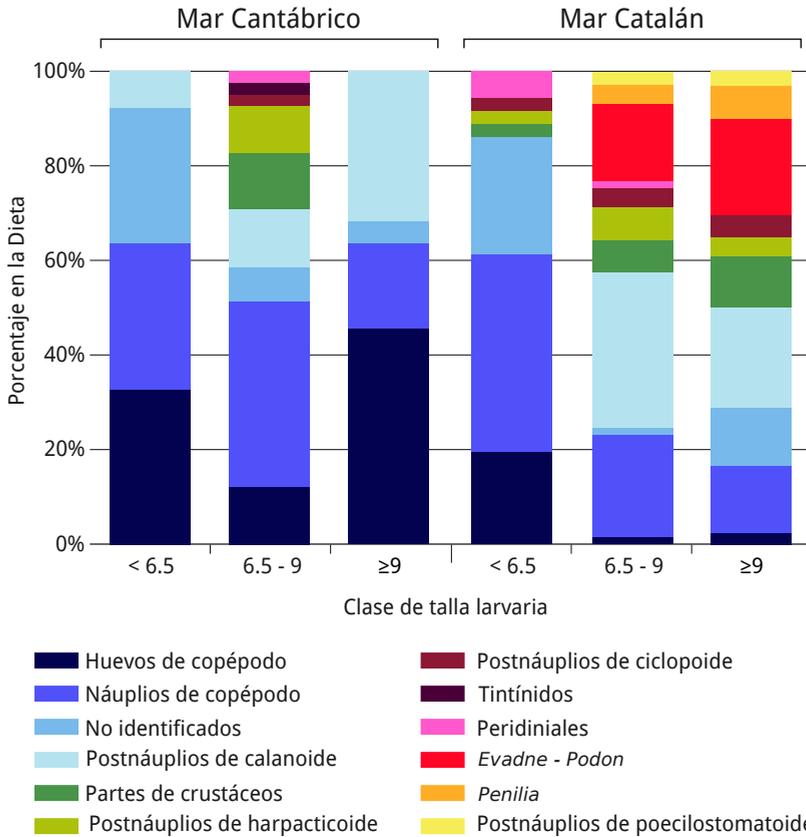
En el caso del estadio de postflexión, en la dieta de las larvas del mar Cantábrico únicamente se identificaron tres grupos de presas. El grupo de los huevos de copépodo resultó ser el más importante (IRI = 3333.33), seguido del de los náuplios de copépodo (IRI = 535.71) y del de los postnáuplios de calanoide (IRI = 238.10). En la dieta de las larvas del mar Catalán, sin embargo, se identificaron ocho grupos de presas. Los postnáuplios de calanoide resultaron ser el grupo más importante de la dieta (IRI = 961.54) seguido por los cladóceros *Evadne* y *Podon* (IRI = 527.07) y los náuplios de copépodo (IRI = 403.85).

La contribución porcentual conjunta de los huevos y náuplios de copépodo supuso más del 50 % de las presas ingeridas por las larvas en estadio de preflexión tanto en el mar Cantábrico como en el mar Catalán. Por contra, en el estadio de postflexión esa contribución conjunta supuso más del 75 % de las presas en las larvas del mar Cantábrico pero menos del 20 % en el mar Catalán. En este último caso, más del 60 % de las presas fueron postnáuplios de copépodo, principalmente calanoides y cladóceros, mayoritariamente *Evadne* y *Podon*, que mostraron una contribución similar.

El índice de Shannon mostró una diversidad de presas en la dieta mayor en las larvas del mar Catalán que en el mar Cantábrico para ambos estadios de flexión (Tabla 5.6). Al pasar del estadio de preflexión al estadio de postflexión, dicha diversidad aumentó en el mar Catalán, mientras que disminuyó en las del mar Cantábrico.

**Tabla 5.6:** Composición de la dieta larvaria por estadio de flexión en las dos regiones estudiadas. Se han indicado el porcentaje de presas de cada grupo respecto al total (%N) el porcentaje de aparición de cada grupo (%F) y el Índice de Importancia Relativa (IRI) como producto de las dos anteriores. También se muestra la diversidad de presas calculada mediante el índice de diversidad de Shannon ( $H'$ ) para cada estadio.

Estadio de flexión $H'$	Mar Cantábrico				Mar Catalán				
	Preflexión 1.70		Postflexión 1.12		Preflexión 1.85		Postflexión 2.05		
Presa	%N	%F	IRI	%N	%F	IRI	%N	%F	IRI
Peridinales	0.99	1.41	1.39				5.26	7.32	38.51
Tintínidos	0.99	1.41	1.39						
Huevos de copépodo	23.76	32.39	769.77	57.14	58.33	3333.33	12.28	12.20	149.76
Náuplios de copépodo	32.67	42.25	1380.56	21.43	25.00	535.71	38.60	48.78	1882.76
Postnáuplios de calanoide	13.86	15.49	214.75	14.29	16.67	238.10	12.28	17.07	209.67
Postnáuplios de ciclopoide	3.96	5.63	22.31				5.26	7.32	38.51
Postnáuplios de harpacticoides	0.99	1.41	1.39						
Postnáuplios de poecilostomatoide							1.75	2.44	4.28
<i>Euaethe-Podon</i>							1.75	2.44	4.28
<i>Penilia</i> sp.							1.75	2.44	4.28
Partes de crustáceos	4.95	5.63	27.89				5.26	7.32	38.51
No identificados	17.82	12.68	225.91	7.14	8.33	59.52	15.79	7.32	115.53
							20.56	25.64	527.07
							6.11	10.26	62.68
							9.44	12.82	121.08
							9.44	14.10	133.19

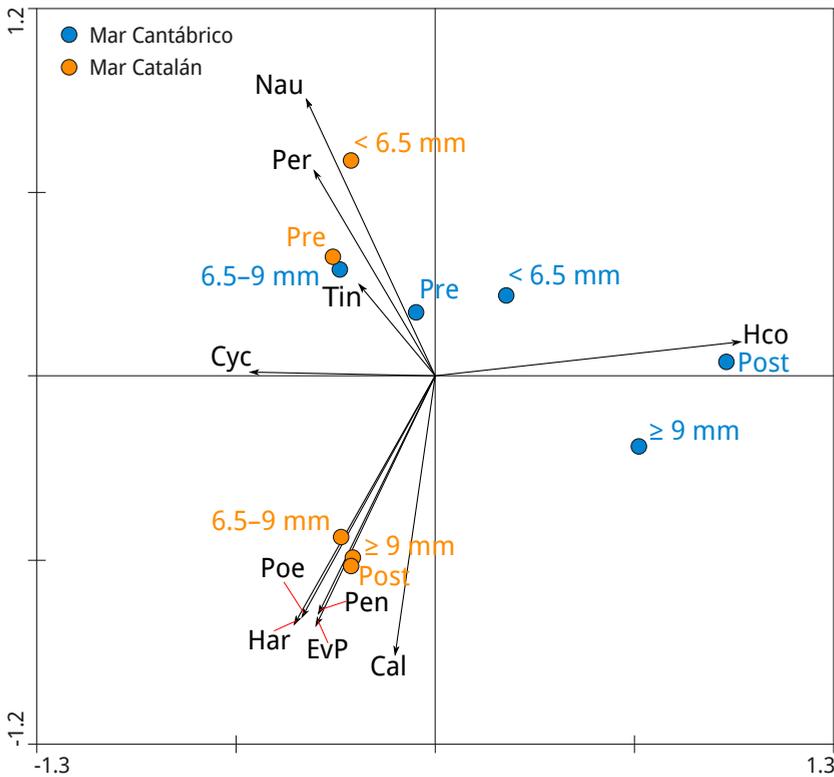


**Figura 5.9:** Composición de la dieta larvaria expresada en porcentajes para los estadios de preflexión y postflexión en cada una de las áreas de estudio.

*Relación entre composición de la dieta, clase de talla larvaria y fase de desarrollo*

El ACP llevado a cabo con los valores de importancia relativa de las presas en la dieta (IRI) para cada clase de talla y para cada estadio de flexión de las dos regiones estudiadas, separó en su primer eje las larvas en estadio de postflexión junto con las de la clase de talla igual o superior a 9 mm del mar Cantábrico y los huevos de copépodo del resto de categorías larvarias y grupos de presas (Figura 5.10).

El segundo eje separó principalmente la clase de talla menor del mar Catalán y los náuplios de copépedo de las otras dos clases de talla y del estadio de postflexión de esa misma región, así como de los postnáuplios de calanoide y harpacticoide y de los cladóceros. Las larvas en estadio de preflexión de las dos regiones, así como las larvas de las clases de talla menor e intermedia del mar Cantábrico, aparecieron muy próximas entre sí



**Figura 5.10:** Resultado del ACP de los valores IRI de los diferentes grupos de presas en las clases de talla y estadios de flexión de las dos regiones de estudio. Codificación: **Per**: Peridinales, **Tin**: Tintínidos, **Hco**: huevos de copépedo, **Nau**: náuplios de copépedo, **Cal**: postnáuplios de calanoide, **Cyc**: postnáuplios de ciclopoide, **Har**: postnáuplios de harpacticoide; **Poe**: postnáuplios de poecilostomatoide; **EvP**: cladóceros de los géneros **Evadne** y **Podon**, **Pen**: cladóceros del género **Penilia**. Los estadios de flexión se han codificado con **Pre** para preflexión y **Post** para postflexión. Las tallas se han indicado con sus respectivas medidas.

en el espacio configurado por los dos primeros ejes, al igual que las larvas en estadio de postflexión y las clases de talla intermedia y mayor del mar Catalán.

#### 5.2.4. Selectividad de presas

En las dos áreas de estudio se detectaron patrones de selección de presas tanto respecto a las clases de talla larvaria (Tabla 5.7) como respecto a los diferentes estadios de flexión (Tabla 5.8).

##### *Selectividad de presas por clases de talla y región*

El análisis de los patrones de selección de presas llevado a cabo por clases de talla larvaria (Tabla 5.7) mostró que para las larvas de menor talla del mar Cantábrico los tres grupos de presas presentes en la dieta fueron seleccionados, pero la selección a favor de los huevos de copépodo ( $\alpha = 0.444$ ) y los náuplios de copépodo ( $\alpha = 0.423$ ) fue claramente mayor a la selección de los postnáuplios de calanoide ( $\alpha = 0.133$ ). En cambio, en el caso de las larvas de esa misma clase de talla del mar Catalán, solo dos de los cinco grupos de presas presentes en la dieta fueron seleccionados: los náuplios de copépodo preferentemente ( $\alpha = 0.579$ ) y los huevos de copépodo en menor medida ( $\alpha = 0.238$ ).

Respecto a la clase de talla intermedia, en el mar Cantábrico los náuplios de copépodo resultaron claramente seleccionados de nuevo ( $\alpha = 0.468$ ) mientras que otros tres grupos fueron seleccionados en menor medida: los postnáuplios de calanoide ( $\alpha = 0.148$ ), los huevos de copépodo ( $\alpha = 0.147$ ) y los postnáuplios de ciclopoide ( $\alpha = 0.143$ ). Por el contrario, en el mar Catalán los postnáuplios de copépodo se convirtieron en el grupo más seleccionado por las larvas de esta clase de talla ( $\alpha = 0.400$ ), seguidos de los náuplios de copépodo ( $\alpha = 0.245$ ) y de los cladóceros *Evadne* y *Podon*, que fueron seleccionados en menor medida ( $\alpha = 0.122$ ).

En lo que se refiere a la clase de talla mayor, las larvas del mar Cantábrico seleccionaron los tres grupos de presas presentes en la dieta: los huevos de copépodo de forma preferente ( $\alpha = 0.527$ ), seguidos de los postnáuplios de calanoide ( $\alpha = 0.250$ ) y de los náuplios de copépodo ( $\alpha = 0.223$ ). En cambio, en la dieta de las larvas de esta clase de talla del mar Catalán, solo tres fueron objeto de selección: los postnáuplios de calanoide

**Tabla 5.7:** Índice  $\alpha$  de Cheeson para los diferentes grupos de presas en las tres clases de talla de las dos regiones estudiadas. La selección positiva por encima del valor crítico de 0.1 se indica en negrita. N: número de presas, DE: desviación estándar,  $\alpha$  índice de selectividad de presas de Cheeson.

Clase de talla Núm. larvas	< 6.5 mm 30			6.5 - 9 mm 28			≥ 9 mm 16		
	N	$\alpha$	DE	N	$\alpha$	DE	N	$\alpha$	DE
<b>Mar Cantábrico</b>									
Grupo	N	$\alpha$	DE	N	$\alpha$	DE	N	$\alpha$	DE
Peridinales	1	0.036	0.189						
Tintínidos	1	0.023	0.121						
Huevos de copépodo	17	<b>0.444</b>	0.475	5	<b>0.147</b>	0.355	10	<b>0.527</b>	0.500
Náuplios de copépodo	16	<b>0.423</b>	0.472	16	<b>0.468</b>	0.504	4	<b>0.223</b>	0.411
Postnáuplios de calanoide	4	<b>0.133</b>	0.346	5	<b>0.148</b>	0.355	7	<b>0.250</b>	0.447
Postnáuplios de ciclopoide				4	<b>0.143</b>	0.356			
Postnáuplios de harpatoide				1	0.035	0.184			
Postnáuplios de poeclostomatoide									
<i>Evadme-Podon</i>									
<i>Penilia</i> sp.									
<b>Mar Catalán</b>									
Clase de talla Núm. larvas	< 6.5 mm 21			6.5 - 9 mm 38			≥ 9 mm 32		
Grupo	N	$\alpha$	DE	N	$\alpha$	DE	N	$\alpha$	DE
Peridinales	2	0.088	0.279	1	0.026	0.162			
Tintínidos	7	<b>0.238</b>	0.436				2	0.032	0.177
Huevos de copépodo	15	<b>0.579</b>	0.499	13	<b>0.245</b>	0.427	13	<b>0.195</b>	0.394
Náuplios de copépodo	1	0.048	0.218	18	<b>0.400</b>	0.487	22	<b>0.333</b>	0.456
Postnáuplios de calanoide	1	0.048	0.218	5	0.077	0.268	5	<b>0.100</b>	0.284
Postnáuplios de ciclopoide				1	0.026	0.162	3	0.013	0.074
Postnáuplios de harpatoide				1	0.026	0.162	3	0.040	0.181
Postnáuplios de poeclostomatoide				7	<b>0.122</b>	0.323	18	<b>0.195</b>	0.372
<i>Evadme-Podon</i>				3	0.076	0.265	8	0.092	0.262
<i>Penilia</i> sp.									

( $\alpha = 0.333$ ), los cladóceros *Evadne* y *Podon*, y los náuplios de copépodo ( $\alpha = 0.195$ ), quedando justo en el valor crítico que implica selección los postnáuplios de ciclopoide ( $\alpha = 0.1$ ).

*Selectividad de presas por estadios de flexión y región*

El análisis de la selección de presas respecto al estadio de flexión (Tabla 5.8) mostró que las larvas en estadio de preflexión de ambas regiones seleccionaron los mismos tres grupos de presas y en el mismo orden de preferencia: en primer lugar los náuplios de copépodo ( $\alpha = 0.425$  en el mar Cantábrico y  $\alpha = 0.465$  en el mar Catalán), después los huevos de copépodo ( $\alpha = 0.304$  en el mar Cantábrico y  $\alpha = 0.135$  en el mar Catalán) y postnáuplios de calanoide ( $\alpha = 0.164$  en el mar Cantábrico y  $\alpha = 0.189$  en el mar Catalán).

Sin embargo, en las larvas en estadio de postflexión el patrón de selección mostró diferencias entre áreas. En el mar Cantábrico los huevos de copépodo resultaron ser las presas más seleccionadas ( $\alpha = 0.583$ ), seguidas de los náuplios de copépodo ( $\alpha = 0.250$ ) y de los postnáuplios de calanoide ( $\alpha = 0.167$ ), mientras que en el mar Catalán, los postnáuplios de calanoide fueron las presas más seleccionadas ( $\alpha = 0.368$ ) y después los náuplios de copépodo ( $\alpha = 0.194$ ) y los cladóceros *Evadne* y *Podon* ( $\alpha = 0.183$ ) con unos valores  $\alpha$  similares.

*Relación entre selección de las presas, clase de talla larvaria y fase de desarrollo*

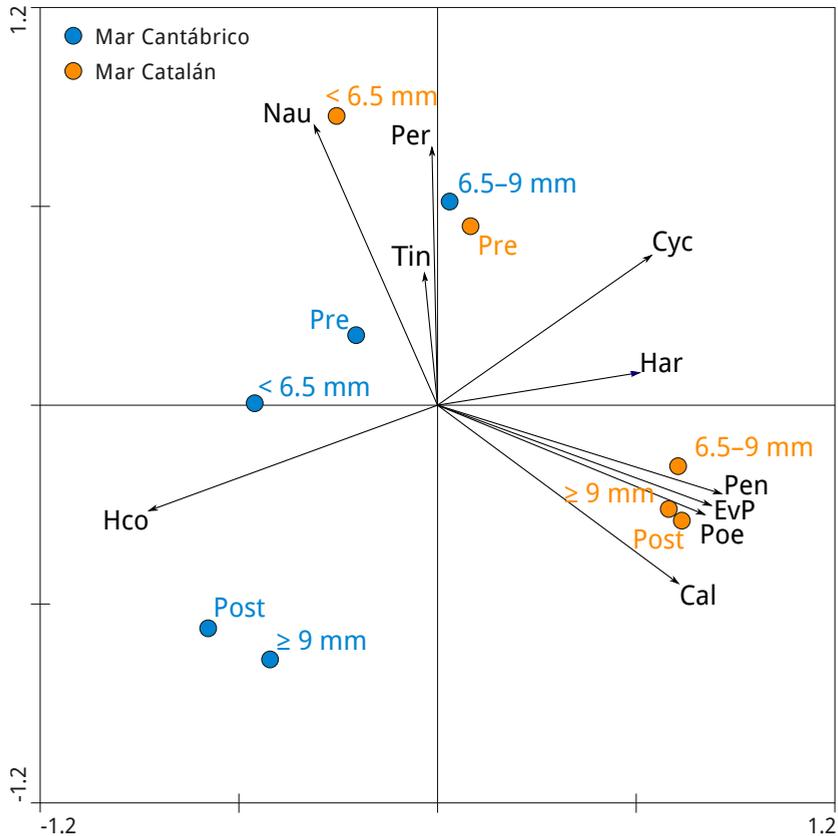
El primer eje del ACP realizado con los valores del índice de selección  $\alpha$  de cada grupo de presas para las clases de talla larvaria y los estadios de flexión en las dos regiones, separó claramente las larvas en estadio de postflexión y las larvas de talla intermedia y talla mayor del mar Catalán (por seleccionar preferentemente postnáuplios de calanoide y cladóceros) de las larvas en estadio de postflexión y las larvas de talla menor y talla mayor del mar Cantábrico (por seleccionar preferentemente huevos de copépodo) (Figura 5.11).

El segundo eje separó las larvas de talla menor del mar Catalán, las larvas de talla intermedia del mar Cantábrico y las larvas en estadio de preflexión de ambas áreas de las demás categorías larvarias, por seleccionar

**Tabla 5.8:** Índice  $\alpha$  de Cheeson para los diferentes grupos de presas en los dos estadios de flexión de las dos regiones estudiadas. La selección positiva por encima del valor crítico de 0.1 se ha indicado en negrita. N: número de presas, DE: desviación estándar,  $\alpha$  índice de selectividad de presas de Cheeson.

Región	Mar Cantábrico				Mar Catalán				
	Preflexión < 9.5 mm 62		Postflexión $\geq 9.5\text{mm}$ 12		Preflexión < 7.7 mm 37		Postflexión $\geq 7.7\text{mm}$ 54		
Grupo	N	$\alpha$	DE	N	$\alpha$	DE	N	$\alpha$	DE
Periciliales	1	0.016	0.127		3	0.077	0.263		
Tintinidos	1	0.010	0.081						
Huevos de copépodo	24	<b>0.304</b>	0.442	8	<b>0.583</b>	0.515	7	<b>0.135</b>	0.347
Náuplios de copépodo	33	<b>0.425</b>	0.478	3	<b>0.250</b>	0.452	21	<b>0.465</b>	0.501
Postnáuplios de calanoide	14	<b>0.164</b>	0.370	2	<b>0.167</b>	0.389	7	<b>0.189</b>	0.397
Postnáuplios de ciclopoide	4	0.065	0.248		3	0.080	0.271	8	0.078
Postnáuplios de harpacticoide	1	0.016	0.124				4	0.026	0.146
Postnáuplios de poecilostomatoide							4	0.042	0.193
<i>Evadne -Podon</i>					1	0.027	0.164	24	<b>0.183</b>
<i>Perania</i> sp.					1	0.027	0.164	10	0.090

náuplios de copépedo y otras presas de pequeño tamaño como tintínidos y dinoflagelados del orden de los peridiniales.



**Figura 5.11:** Resultado del ACP de los valores  $\alpha$  de Cheeson para los diferentes grupos de presas en las clases de talla y estadios de flexión de las dos regiones de estudio. Codificación: **Per**: Peridiniales, **Tin**: Tintínidos, **Hco**: huevos de copépedo, **Nau**: náuplios de copépedo, **Cal**: postnáuplios de calanoide, **Cyc**: postnáuplios de ciclopoide, **Har**: postnáuplios de harpacticoide; **Poe**: postnáuplios de poecilostomatoide; **EvP**: cladóceros de los géneros *Evadne* y *Podon*, **Pen**: cladóceros del género *Penilia*. Los estadios de flexión se han codificado con **Pre** para flexión y **Post** para postflexión. Las tallas se han indicado con sus respectivas medidas.

### 5.3. Discusión

#### 5.3.1. Incidencia alimentaria, tamaño de presas y nicho trófico

La incidencia alimentaria constatada en este estudio para las dos poblaciones larvarias es similar a la que se recoge en la literatura para los clupeiformes (Arthur 1976; Munuera Fernandez y Gonzalez-Quiros 2007) y específicamente para larvas de anchoa europea (Conway et al. 1998; Morote et al. 2010; Tudela et al. 2002). Estas incidencias tan bajas se han relacionado tanto con el hecho de que el arte muestra mayor capacidad de captura de larvas débiles y mal alimentadas, como con el hecho de que el estrés por la captura y la manipulación conlleva una mayor tendencia a la regurgitación debido a su tracto intestinal rectilíneo (Arthur 1976; Conway et al. 1998).

El número de presas promedio por larva fue similar al encontrado por Morote et al. (2010) y Catalán et al. (2010) (1.7) o por Tudela et al. (2002) (1.66). No obstante, Conway *et al.* (1998) constataron valores mayores (1.96 - 2.53). Además, los resultados de este estudio no permiten corroborar el incremento en la incidencia alimentaria respecto a la talla de larva que se ha hallado en otros trabajos (Catalán et al. 2010; Islam y Tanaka 2009) para ninguna de las dos poblaciones larvarias estudiadas: en el caso del mar Catalán debido a que el aparente incremento del número de presas respecto a la talla no resultó estadísticamente significativo y en el caso del mar Cantábrico porque además, parecía darse una ligera (aunque no significativa) tendencia a reducir el número de presas con el aumento de talla larvaria.

La reducción del número de presas respecto al incremento de la talla larvaria es un fenómeno que puede estar relacionado con la falta de presas apropiadas cuando las larvas pasan a alimentarse de manera más selectiva (Ciechomski 1967; Conway et al. 1998). No obstante, las abundancias de presas potencialmente adecuadas registradas para las dos regiones no parecen corroborar esta hipótesis, ya que en el mar Catalán se observaron densidades menores que en el mar Cantábrico, y en cambio no se constató un descenso significativo en el número de presas respecto al incremento de talla larvaria.

El incremento en el tamaño de presa respecto al incremento de la talla larvaria mostró un patrón (pendiente) significativamente mayor en el mar

Catalán que en el mar Cantábrico. Dado que (a) la flexión de la notocorda es un fenómeno clave en el proceso ontogénico larvario (Somarakis y Nikolioudakis 2010; Somarakis y Nikolioudakis 2007) debido a que se desarrolla la aleta caudal y las estructuras subsecuentes para conferir a la larva mayor movilidad; (b) que la flexión ocurre a menores tallas en la población larvaria del mar Catalán que en la del mar Cantábrico, (Maynou et al. 2008; Ré 1986), y (c) que las larvas son más robustas después de la flexión (Bergeron 2009), se podría esperar que las larvas de tallas menores del mar Catalán capturaran presas mayores o más móviles. No obstante, a pesar de que el tamaño de las mayores presas se incrementara significativamente respecto al incremento de la talla larvaria, las larvas de mayor talla no dejaron de ingerir presas de tamaño menor, tal como constataron Conway et al. (1998) para el mar Adriático, probablemente porque estas presas son más fáciles de capturar.

A pesar de que se ha escrito que la amplitud del nicho trófico no cambia durante el desarrollo larvario (Pearre 1986; Sabatés y Saiz 2000; Sassa y Kawaguchi 2004; Voss et al. 2003), se han constatado tanto fenómenos de ensanchamiento (Pepin y Penney 1997; Sassa 2009) como de estrechamiento del nicho (Llopiz y Cowen 2009) para diversas especies y especialmente para las larvas de anchoa europea (Catalán et al. 2010). Los resultados de este trabajo sugieren tanto ensanchamiento como estrechamiento del nicho trófico dependiendo de la población larvaria estudiada. No obstante, la presencia de tendencias estadísticamente significativas únicamente en el mar Catalán y no concordantes en las dos regiones, refuerza la hipótesis de que el nicho trófico no cambia sustancialmente durante el desarrollo larvario de la anchoa europea.

### 5.3.2. Alimentación larvaria

La dieta de la anchoa europea se ha descrito previamente para diversas regiones tales como el mar Adriático (Borme et al. 2009; Catalán et al. 2010; Conway et al. 1998), el mar Negro (Pavlovskaja 1961), el Mediterráneo noroccidental (Morote et al. 2010; Tudela et al. 2002) o la costa portuguesa (Ferreira y Ré 1993). En términos generales y tal como se recoge en esos estudios las larvas de anchoa europea se alimentan de crustáceos y de acuerdo con los datos obtenidos en este trabajo, las principales presas son los diferentes estadios de desarrollo de copépodos tanto para la población larvaria del mar Cantábrico como para la del mar Catalán.

Los resultados de este trabajo son consistentes con los descritos no solo para otros engráulidos sino para otras especies de clupeiformes (Catalán et al. 2010; Ciechomski 1967; Morote et al. 2010; Morote et al. 2008; Sampey et al. 2007; Tudela et al. 2002; Yasue et al. 2010). No obstante lo anterior, no se puede considerar una dieta homogénea ni respecto a las regiones estudiadas ni respecto al desarrollo y el crecimiento larvario.

La dieta de las larvas en estadio de preflexión de las dos poblaciones fue similar; los náuplios de copépodo fueron la principal presa positivamente seleccionada seguidos de los huevos de copépodo y los postnáuplios de calanoide. Aunque estos dos últimos grupos tuvieron una importancia inversa respecto a la región.

De acuerdo con la literatura, los postnáuplios de copépodo deberían ir ganando importancia en la dieta gradualmente respecto al crecimiento larvario (Conway et al. 1998; Morote et al. 2010) y este patrón se cumplió en términos generales para las larvas del mar Catalán: la dieta inicial basada en huevos y náuplios de copépodo y postnáuplios de calanoide se volvió más compleja en el estadio de postflexión, no solo incorporando otros postnáuplios, sino otros crustáceos tales como los cladóceros. Este patrón parece consistente con el descrito para la sardina europea *Sardina pilchardus* en el mar Cantábrico (Munuera Fernandez y Gonzalez-Quiros 2007) o para la alacha *Sardinella aurita* en el mar Catalán (Morote et al. 2008).

En cambio, este patrón no se vio de manera tan clara en el caso de las larvas del mar Cantábrico, debido a que en la clase de talla mayor de 9 mm, la dieta resultó menos diversa y basada principalmente en huevos y náuplios de copépodo. Dado que desde la clase de talla larvaria menor de 6.5 mm a la intermedia (6.5 - 9 mm) se constató un aumento en la contribución a la dieta de los postnáuplios de copépodo junto con una disminución en la presencia de huevos de copépodo, la interrupción en la tendencia detectada en la clase de talla igual o superior a 9 mm coincidente con el estadio de postflexión en esta población, no es concluyente debido al reducido número de larvas estudiadas en estas categorías.

En lo referido a la dieta por clases de talla larvaria, en la clase de talla menor de las dos poblaciones estudiadas las principales presas fueron los huevos y náuplios de copépodo, seguidos de los postnáuplios de calanoide pero con una contribución mucho menor.

Sin embargo, en la clase de talla intermedia (6.5 - 9 mm) aparecieron más grupos de presas y las diferencias entre las áreas de estudio resultaron más evidentes debido al cambio en la dieta de las larvas del mar Catalán. En el caso de estas larvas los postnáuplios de copépodo fueron el grupo de presas más importante y el más predominantemente seleccionado, aunque también fue positivamente seleccionado el grupo de los cladóceros *Evadne* y *Podon*. En cambio, en el caso de las larvas del mar Cantábrico, los náuplios de copépodo continuaron siendo el grupo más seleccionado. La incorporación a la dieta de los cladóceros *Evadne* y *Podon* en otros clupeiformes como la alacha *Sardinella aurita* se ha identificado como una evolución de la dieta una vez alcanzados los 6-6.5 mm de talla (Morote et al. 2008).

La presencia de cladóceros en la dieta de las larvas del mar Catalán en contraste con la ausencia de la dieta de las larvas del mar Cantábrico se puede atribuir a la disponibilidad de estas presas, ya que tanto la presencia conjunta de los cladóceros *Podon* y *Evadne* en términos de densidad como de contribución a la comunidad zooplanctónica, fue mayor en el mar Catalán que en el mar Cantábrico.

Los postnáuplios de ciclopoide y de harpacticoide en ambas regiones y los postnáuplios de poecilostomatoide en el mar Catalán también aparecían en la dieta de la clase de talla intermedia a diferencia de la clase de talla menor, aunque de forma mucho más modesta que el resto de grupos de presas. Los postnáuplios de ciclopoide que eran positivamente seleccionados en el caso de las larvas de clase de talla intermedia del mar Cantábrico se han descrito como parte de la dieta de la anchoíta japonesa *Engraulis japonicus* (Yasue et al. 2010) y la aparición de postnáuplios de harpacticoide y poecilostomatoide asociada al incremento de talla larvaria ha sido previamente descrito en la dieta de las larvas de anchoa europea (Catalán et al. 2010).

### 5.3.3. Factores de selección de presas

A pesar de que diversos autores han propuesto el tamaño de presa como principal factor de selección por parte de las larvas de peces (Checkley 1982; Dabrowski y Bardega 1984; Detwyler y Houde 1970), también se ha descrito un claro patrón de discriminación incluso a nivel de especie en la captura de náuplios de copépodo (Hillgruber et al. 1995). En este estudio, las larvas de talla intermedia y las de talla mayor del mar Catalán seleccionaron

de manera diferente presas de rangos de tamaño aparentemente similares, como pueden ser los postnáuplios de copépodo y los cladóceros *Evadne* y *Podon*, pero a su vez, las larvas de clase de talla mayor seleccionaron de manera similar presas de rangos de tamaño diferentes, como pueden ser los náuplios de copépodo o los cladóceros *Evadne* y *Podon* ( $\alpha = 0.195$  en ambos casos). Así, los datos de este trabajo sugieren que hay factores adicionales que influyen en la selección de presas, y por tanto no solo depende de su tamaño sino también del tipo de presa, tal como proponen Govoni et al. (1986b) o Morote et al. (2010) entre otros.

Los ACP de los IRI y de los índices  $\alpha$  sintetizan las diferencias y los patrones de cambio de la dieta respecto al desarrollo larvario tanto en el mar Cantábrico como en el mar Catalán. Una de las principales diferencias es el hecho de que los huevos de copépodo tienen una mayor presencia en la dieta de las larvas de anchoa del mar Cantábrico que en las del mar Catalán. Este hecho no es atribuible a la diferencia en su disponibilidad dado que la densidad fue similar en ambas regiones y la contribución a la comunidad zooplanctónica en términos porcentuales fue mayor en el mar Catalán. El análisis comparado de la dieta de tres especies en el Pacífico mostró que los huevos de copépodo suponían la principal presa en la dieta del arenque del Atlántico *Clupea arenagus*, mientras los náuplios y postnáuplios de copépodo lo eran de la merluza del Pacífico *Merluccius productus* y del abadejo de Alaska *Theragra chalcogramma* (Neville y Beamish 2007). En el caso del presente trabajo, la discriminación de diferentes estadios de copépodo en la dieta se constata en una misma especie pero de diferentes ubicaciones geográficas.

#### 5.3.4. Síntesis

La dieta de las larvas de anchoa está basada principalmente en diferentes estadios de copépodo, aunque también aparecen en menor medida cladóceros y eventualmente tintínidos y dinoflagelados. La dieta de los estadios iniciales se compone principalmente de huevos y náuplios de copépodo, que van dejando paso sin desaparecer de la dieta, principalmente a postnáuplios de calanoide y de otros copépodos, y al menos en el mar Catalán a cladóceros.

Los cambios en la composición de la dieta y en la selectividad de las presas están asociados a la flexión de la notocorda más que a la talla

larvaria. Los datos muestran una dieta similar para las larvas en preflexión en ambas regiones, pero a partir de que ocurre la flexión, se produce una diferenciación de la dieta que se ha manifestado claramente en las larvas del mar Catalán, pero no ha podido constatarde de manera específica en el mar Cantábrico, probablemente debido al hecho de que en esta región la flexión ocurre a tallas superiores y los datos de larvas en este estadio fueron escasos.

La dieta larvaria se configura como una interacción entre preferencia y disponibilidad de presas. Así lo atestiguan por un lado, la mayor presencia y selección de huevos de copépodo en la dieta de las larvas del mar Cantábrico, a pesar de ser la disponibilidad de huevos de copépodo similar en las dos regiones y su contribución a la comunidad zooplanctónica menor en el mar Cantábrico; y por otro lado, la presencia y selección de cladóceros en la dieta de las larvas de talla intermedia y mayor del mar Catalán, siendo mayor la densidad y contribución de los cladóceros a la comunidad zooplanctónica en esa región.



# 6

## Análisis morfométrico comparativo de las larvas de anchoa europea





La fase larvaria de los peces es un periodo de transición ontogénica en el que se deben dar simultáneamente crecimiento y desarrollo, y que causa cambios significativos en la estructura, la fisiología, el tamaño y la forma. Todo ello condiciona las capacidades fisiológicas y de comportamiento de las larvas y consecuentemente su habilidad para abordar el reto de su supervivencia (Fuiman 1997). El patrón de desarrollo larvario debe dar respuesta al crecimiento y desarrollo de las estructuras necesarias para asegurar la alimentación y la locomoción, tanto para capturar presas (Von Herbing et al. 2001) como para huir de depredadores (Rice et al. 1987), dentro de un contexto ambiental determinado (Osse y Van den Boogaart 1995).

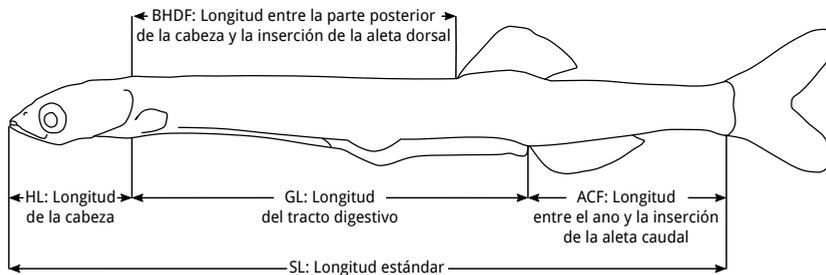
## **6.1. Materiales y métodos específicos**

### **6.1.1. Procesado de las larvas**

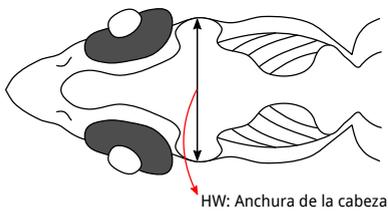
El estudio morfométrico de las larvas de anchoa se llevó a cabo con 225 larvas del mar Cantábrico (con un rango de tallas de entre 3.375 y 16.6 mm) y 297 larvas del mar Catalán (con un rango de tallas de entre 2.7 y 21 mm) fijadas en formaldehído y seleccionadas al azar de entre las capturadas en las dos regiones tal como se ha indicado en el capítulo 3. Se tomaron las siguientes medidas de cada larva (Figura 6.1) con ayuda de un microscopio estereoscópico Olympus con una precisión de 0.1 mm:

- longitud estándar (SL)
- longitud (HL) y anchura (HW) de la cabeza
- longitud (JL) y anchura (JW) de la mandíbula
- longitud desde la parte posterior de la cabeza hasta la inserción de la aleta caudal (BHCF)
- longitud del tracto digestivo (GL)
- distancia entre el ano y la inserción de la aleta caudal (ACF)

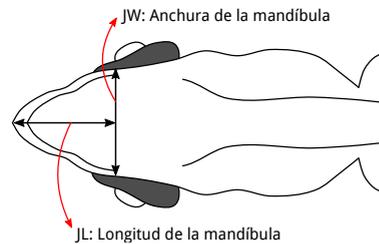
Vista longitudinal de cuerpo entero:



Vista dorsal de cabeza:



Vista ventral de cabeza:



**Figura 6.1:** Esquema de las medidas tomadas en las larvas de anchoa para el estudio morfométrico.

### 6.1.2. Tratamiento de datos

Las diferencias de las variables hidrográficas entre regiones y entre profundidades se testaron mediante ANOVA.

Se determinaron las relaciones alométricas entre la longitud estándar y HL, HW, JL, JW, BHDF, GL y ACF para cada área de estudio, según la ecuación de Huxley (1932).

$$y = ax^b$$

transformada logarítmicamente tal como propone Gould (1966):

$$\log y = \log a + b \log x$$

Donde:

$x$  es SL

$y$  es las demás medidas utilizadas

$b$  es patrón alométrico (tasa de cambio, pendiente)

$a$  es magnitud

La diferencia respecto a la isometría ( $b = 1$ ) de los patrones alométricos se textó mediante un test  $t$  de Student (Koumoundouros et al. 2001). Las diferencias en el patrón alométrico (pendiente) y en la magnitud (intercepto) de las regresiones lineales para cada área de estudio se testaron mediante ANCOVA.

Se realizaron cinco análisis discriminantes, tres de ellos considerando como única variable de agrupación el área de estudio, el estadio de flexión o la clase de talla, y otros dos combinando el área de estudio con el estadio de flexión y con la clase de talla. Únicamente se consideraron para su interpretación los factores discriminantes que explicaran al menos el 10 % de la varianza del conjunto de datos.

Para llevar a cabo los análisis se utilizaron las medidas anteriormente indicadas (excepto la longitud estándar), que se estandarizaron previamente para cada región según el procedimiento propuesto por Thorpe (1976; 1975) y generalizado por Lleonart et al (2000) para eliminar la influencia alométrica de la talla mediante la siguiente ecuación:

$$y'_i = y_i \left( \frac{x_0}{x_i} \right)^b$$

Donde

$y'_i$  es el valor estandarizado de la medida del individuo  $i$

$y_i$  es el valor real de la medida del individuo  $i$

$x_0$  es la talla promedio de referencia

$x_i$  es la talla del individuo  $i$

$b$  es el patrón alométrico del conjunto de individuos

Una vez estandarizados, se testó la no correlación de los nuevos valores respecto a la talla para constatar la eliminación de su efecto alométrico.

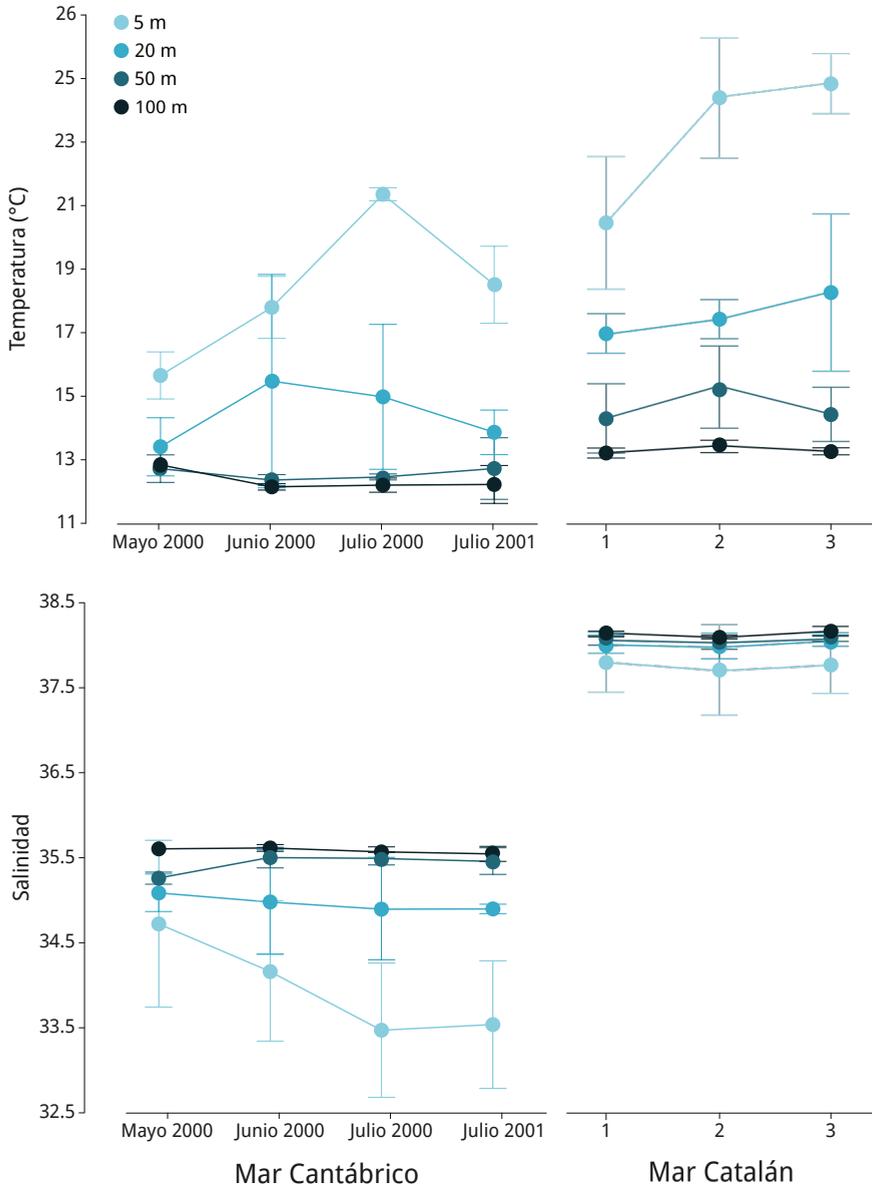
## 6.2. Resultados

### 6.2.1. Condiciones hidrográficas

Los valores de temperatura y salinidad a 5, 20, 50 y 100 m de profundidad en las campañas en las que se obtuvieron las larvas para los análisis morfométricos reflejaron condiciones de estratificación de la columna de agua durante el periodo de muestreo en ambas áreas de estudio, pero también claras diferencias entre áreas (Figura 6.2).

La temperatura fue significativamente más alta en el mar Catalán (promedio de 17.78 °C y desviación estándar de 3.96 °C) que en el mar Cantábrico (promedio de 14.7 °C y desviación estándar de 2.8 °C), tanto para la columna de agua (ANOVA,  $p < 0.001$ ) como para cada una de las cuatro profundidades analizadas (ANOVA,  $p < 0.001$ ). Asimismo, se constataron diferencias significativas en la temperatura de las diferentes profundidades para cada área de estudio (ANOVA,  $p < 0.001$ ) excepto entre las profundidades de 50 y 100 m en el mar Cantábrico.

La salinidad también resultó ser significativamente más alta en el mar Catalán (promedio de 37.96 y desviación estándar de 0.18) que en el mar Cantábrico (promedio de 34.91 y desviación estándar de 0.73), tanto para el conjunto de la columna de agua (ANOVA,  $p < 0.001$ ) como respecto a las profundidades analizadas (ANOVA,  $p < 0.001$ ). Dentro del mismo área de estudio se constataron diferencias significativas entre las profundidades analizadas excepto entre las profundidades de 20 y 50 m en el mar Catalán y entre las profundidades de 50 y 100 m en el mar Cantábrico.



**Figura 6.2:** Variabilidad de la temperatura y la salinidad por campañas y profundidades en las zonas de estudio. Valores promedio (puntos) y desviación estándar (líneas verticales).

### 6.2.2. Variabilidad regional de las relaciones alométricas

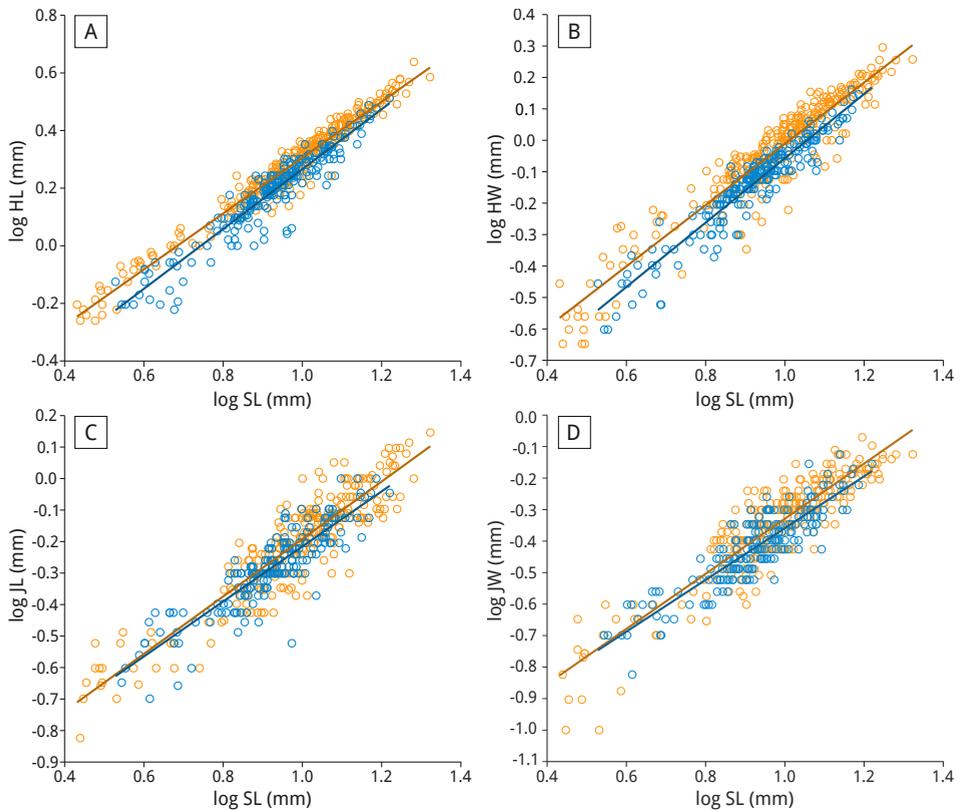
El análisis de las relaciones alométricas para cada región de estudio mostró regresiones lineales significativas ( $p < 0.001$ ) para todos los casos y los patrones alométricos (pendientes) fueron significativamente diferentes a 1 en todos los casos ( $t$ -test,  $p < 0.001$ ). Además, los ANCOVA realizados para la comparación entre regiones de las relaciones alométricas mostraron diferencias significativas en términos de patrón alométrico en el caso de la longitud de la cabeza (HL) y en términos de magnitud (intercepto) para HW, JL, JW, BHDF, ACF y GL (Tabla 6.1)

**Tabla 6.1:** *Coefficientes e índices de correlación de las relaciones alométricas de las larvas de anchoa del mar Cantábrico y del mar Catalán. Todas las regresiones lineales así como sus coeficientes resultaron significativos ( $p < 0.001$ ). La columna ANCOVA indica los casos en los que el ANCOVA estableció diferencias significativas (\*\*  $p < 0.01$  y \*\*\*  $p < 0.001$ ) para el patrón alométrico (pendiente) (P) y para el intercepto (I) entre las rectas de regresión de las dos regiones.*

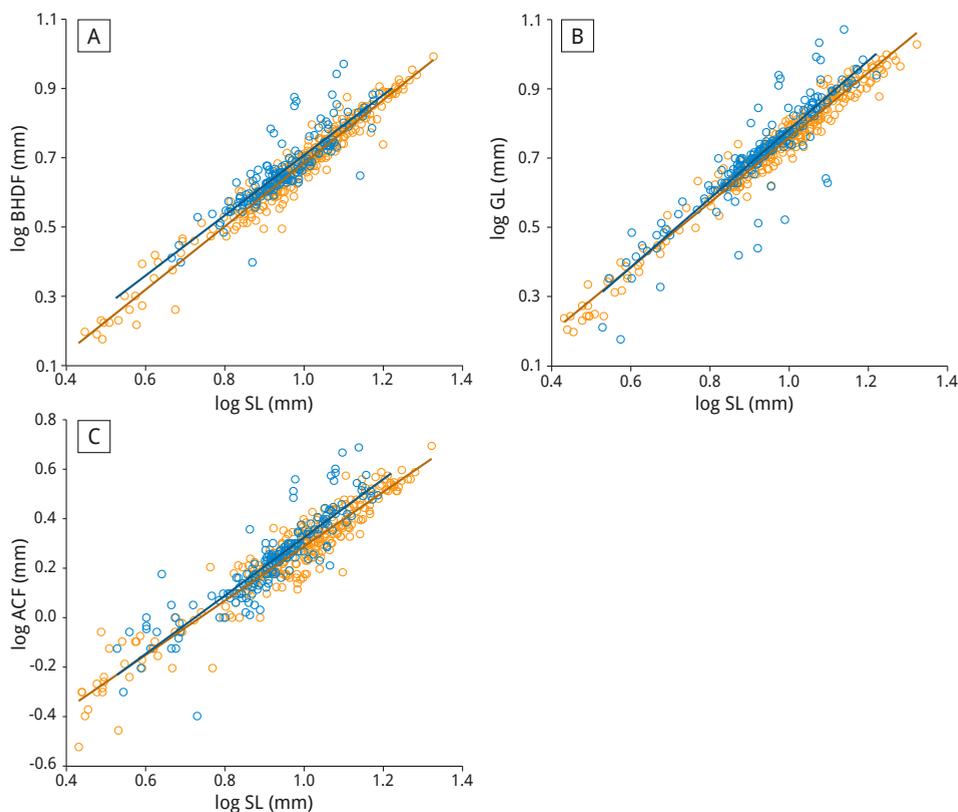
	Mar Cantábrico			Mar Catalán			ANCOVA	
	$b$	$a$	$r^2$	$b$	$a$	$r^2$	$P$	$I$
logSL vs logHL	1.039	-0.773	0.891	0.971	-0.664	0.958	**	***
logSL vs logHW	1.023	-1.080	0.901	0.974	-0.985	0.885		***
logSL vs logJL	0.874	-1.089	0.780	0.913	-1.104	0.817		***
logSL vs logJW	0.822	-1.181	0.775	0.875	-1.204	0.814		***
logSL vs logBHDF	0.874	-0.165	0.760	0.918	-0.231	0.952		***
logSL vs logACF	1.178	-0.853	0.795	1.099	-0.811	0.907		***
logSL vs logGL	0.995	-0.212	0.814	0.938	-0.179	0.968		***

La longitud de la cabeza (gráfico A en la Figura 6.3) mostró alometría positiva para el mar Cantábrico (1.039) y negativa para el mar Catalán (0.971). El intercepto fue significativamente mayor en el mar Catalán (-0.664) que en el mar Cantábrico (-0.773) y los dos patrones alométricos fueron significativamente diferentes (Tabla 6.1), ya que los valores fueron mayores en el mar Catalán que en el mar Cantábrico pero tendieron a converger en las larvas de mayor talla de ambas regiones. La relación entre la longitud estándar y la anchura de la cabeza (gráfico B en Figura 6.3) mostró alometría positiva para el mar Cantábrico y negativa para el mar Catalán (Tabla 6.1) pero la diferencia entre los patrones alométricos no fue significativa. No obstante, el ANCOVA mostró diferencias significativas

entre los interceptos, siendo mayor en el mar Catalán (-0.985) que en el mar Cantábrico (-1.080) (Tabla 6.1) y manteniéndose los valores más altos en las larvas del mar Catalán en todo el rango de tallas. La longitud entre la parte posterior de la cabeza y la inserción de la aleta dorsal (BHDF) (gráfico A en Figura 6.4) mostró alometría negativa en las dos regiones pero sin diferencias significativas en el patrón alométrico. En cambio, el intercepto fue significativamente mayor en el mar Cantábrico (-0.165) que en el mar Catalán (-0.231) (Tabla 6.1), y los valores de la regresión fueron mayores en las larvas del primero de ellos en todo el rango de tallas (gráfico A en Figura 6.4).



**Figura 6.3:** Relaciones alométricas de las diferentes medidas ( $HL$ ,  $HW$ ,  $JL$ ,  $JW$ ) respecto a la longitud estándar ( $SL$ ) para las larvas del mar Cantábrico (círculos azules) y del mar Catalán (círculos naranjas) con sus correspondientes líneas de regresión. Los parámetros de las regresiones y la comparación estadística entre las regresiones se han indicado en la Tabla 6.1.



**Figura 6.4:** Relaciones alométricas de las diferentes medidas (*BHDF*, *GL* y *ACF*) respecto a la longitud estándar (*SL*) para las larvas del mar Cantábrico (círculos azules) y del mar Catalán (círculos naranjas) con sus correspondientes líneas de regresión. Los parámetros de las regresiones y la comparación estadística entre las regresiones se han indicado en la Tabla 6.1.

En el caso de la longitud y la anchura de la mandíbula (*JL* y *JW*) (gráficos C y D en la Figura 6.3) así como en el caso de la longitud del tracto digestivo (*GL*), en las dos regiones se constató alometría negativa (gráfico B en la Figura 6.3), pero las diferencias entre los patrones alométricos no resultaron significativas en ninguno de los casos. En cambio, el intercepto del mar Cantábrico fue significativamente mayor que el del mar Catalán en el caso de las dos medidas de la mandíbula y al revés en el caso de la longitud del tracto digestivo (Tabla 6.1). No obstante, en los primeros dos casos esta diferencia se debió a que los valores de la regresión convergieron en las larvas de menor talla siendo menores para las larvas de mayor talla

del mar Cantábrico que para las larvas de mayor talla del mar Catalán. En cambio, en el caso de la longitud del tracto digestivo, ocurrió a la inversa, ya que también los valores convergieron en las larvas de menor talla pero en este caso mostraron menores valores las larvas de mayor talla del mar Catalán que en las larvas de mayor talla del mar Cantábrico (gráfico B en Figura 6.4).

La alometría de la longitud entre el ano y la inserción de la aleta caudal (ACF) (gráfico C en Figura 6.4) fue positiva en los dos casos (Tabla 6.1) pero los patrones alométricos no fueron significativamente diferentes. En el caso de los interceptos, el del mar Catalán fue significativamente mayor que el del mar Cantábrico (-0.811 frente a -0.853 respectivamente), aunque este hecho se debió una vez más a que los valores de la regresión convergieron en las larvas de menor talla pero fueron menores en las larvas de mayor talla del mar Catalán que en las larvas de mayor talla del mar Cantábrico.

### **6.2.3. Diferencias morfométricas entre las larvas del mar Cantábrico y el mar Catalán y durante el desarrollo ontogénico**

El análisis discriminante de las larvas utilizando únicamente la región como variable de agrupación, ubicó correctamente el 94.9 % de los casos (Tabla 6.2), siendo algo mayor para las larvas del mar Cantábrico (96.1 %) que para las del mar Catalán (94.2 %) (Tabla 6.3). La función discriminante mostro las mayores correlaciones con las medidas estandarizadas de la cabeza: la longitud ( $HL'$ ,  $r = 0.795$ ), la anchura ( $HW'$ ,  $r = 0.530$ ), y la anchura y la longitud de la mandíbula ( $JW'$ ,  $r = 0.362$ ,  $JL'$ ,  $r = 0.326$ ) (Tabla 6.2). El centroide del grupo de larvas del mar Cantábrico se ubicó en la puntuación -2.025 de la función discriminante, y el centroide de las larvas del mar Catalán se ubicó en la puntuación 1.193 (Figura 6.5).

El análisis realizado con el estadio de flexión como variable de agrupación, ubicó correctamente el 77.1 % de los casos (Tabla 6.2), siendo la ubicación correcta algo mayor para las larvas en estado de preflexión (77.6 %) que para las larvas en estado de postflexión (76.8 %) (Tabla 6.4). La función discriminante se correlacionó en primer lugar con la longitud de la cabeza ( $HL'$ ,  $r = 0.582$ ), en segundo lugar con la longitud entre el ano y la inserción de la aleta caudal (ACF',  $r = 0.529$ ), en tercer lugar con la anchura de la

**Tabla 6.2:** Resumen de los análisis discriminantes para la comparación morfométrica de las larvas de anchoa entre el mar Cantábrico y el mar Catalán. Para cada análisis se indica la variable de agrupación, el porcentaje de casos correctamente clasificados (%CCC) y las funciones discriminantes extraídas (Fun. Disc.). Para cada función discriminante se indica la varianza explicada (%Var.), el valor  $\lambda$  de Wilks, y su valor  $p$ , así como las correlaciones con las medidas estandarizadas utilizadas como variables independientes ( $HL'$ ,  $HW'$ ,  $JL'$ ,  $JW'$ ,  $BHDF'$ ,  $GL'$  y  $ACF'$ ). La correlación más alta para cada función de cada análisis se ha indicado en negrita.

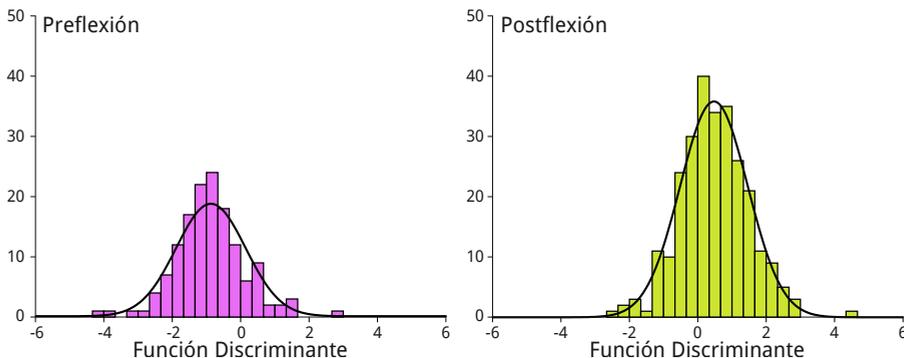
Variable de Agrupación	% CCC	Fun. Disc.	% Var.	$\lambda$ Wilks	$p$	$HL'$	$HW'$	$JL'$	$JW'$	$BHDF'$	$GL'$	$ACF'$
Área de estudio	94.9	1	100	0.292	< 0.001	<b>0.795</b>	0.53	0.326	0.362	0.166	0.183	0.123
Estadio de flexión	77.1	1	100	0.705	< 0.001	<b>0.582</b>	0.423	0.341	0.321	0.159	-0.397	0.529
Clase de talla	67.3	1	89.2	0.65	< 0.001	0.125	0.198	0.17	0.126	0.107	<b>-0.719</b>	0.517
		2	10.8	0.947	0.001	<b>0.689</b>	0.239	0.165	-0.202	0.423	0.146	0.11
Área de estudio y estadio de flexión	76.1	1	88.9	0.217	< 0.001	<b>0.784</b>	0.525	0.321	0.358	0.164	0.236	0.106
		2	10.6	0.76	< 0.001	-0.198	-0.068	-0.107	-0.033	-0.013	<b>0.878</b>	-0.535
		3	0.5	0.987	0.388	-0.359	-0.328	-0.209	0.149	0.046	0.376	<b>0.727</b>
Área de estudio y clase de talla	70	1	81.3	0.179	< 0.001	<b>0.806</b>	0.534	0.324	0.363	0.166	0.216	0.12
		2	15	0.617	< 0.001	0.044	0.159	0.124	0.069	0.078	<b>-0.835</b>	0.492
		3	2.9	0.897	< 0.001	-0.349	-0.073	0.125	0.611	-0.199	0.29	<b>0.396</b>
		4	0.7	0.976	0.227	-0.059	-0.561	-0.094	-0.525	0.249	0.18	<b>0.746</b>
		5	0.1	0.998	0.809	-0.310	<b>0.561</b>	0.219	-0.289	-0.239	0.128	0.12

**Tabla 6.3:** Resultados de la clasificación de las larvas según el análisis discriminante utilizando como variable de agrupación el área de estudio.

		Grupos previstos			
		Mar Cantábrico	Mar Catalán	Total	
Grupos originales	Núm.	Mar Cantábrico	146	6	152
		Mar Catalán	15	243	258
	%	Mar Cantábrico	96.1	3.9	100
		Mar Catalán	5.8	94.2	100

cabeza ( $HW'$ ,  $r = 0.423$ ) y en cuarto lugar y de manera negativa con la longitud del tracto digestivo ( $GL'$ ,  $r = -0.397$ ). El centroide del grupo de larvas en estadio de postflexión se ubicó en la puntuación 0.472 de la función discriminante, y el centroide del grupo de larvas en estadio de preflexión se ubicó en la puntuación -0.881 (Figura 6.6).

Utilizando como única variable de agrupación la clase de talla, el análisis discriminante ubicó correctamente el 67.3 % de los casos (Tabla 6.2) y mostró los porcentajes de ubicación correcta más alto (71.4 %) y más bajo (65.8 %) para las larvas de menor talla y para las larvas de mayor talla, respectivamente (Tabla 6.5). La primera función discriminante resultante

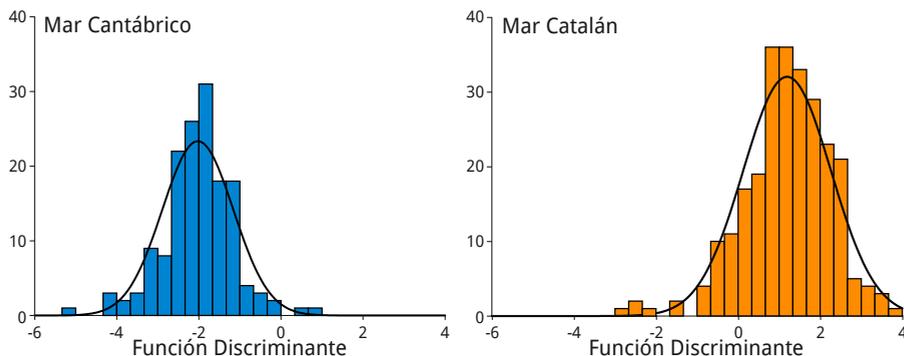


**Figura 6.5:** Histograma de las puntuaciones para cada larva respecto a la función extraída en el análisis discriminante utilizando la ubicación geográfica como variable de agrupación.

**Tabla 6.4:** Resultados de la clasificación de las larvas según el análisis discriminante utilizando como variable de agrupación el estadio de flexión.

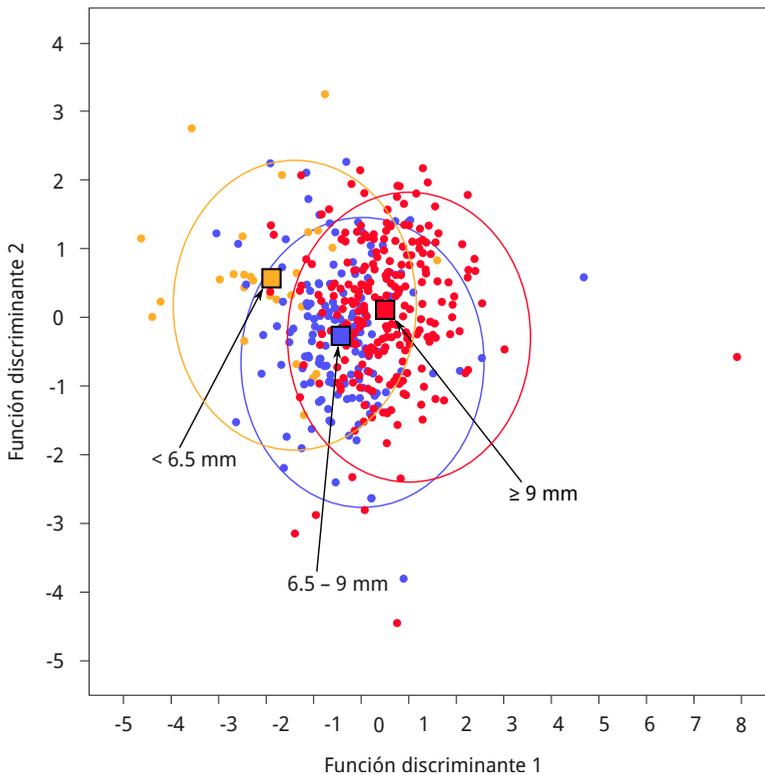
		Grupos previstos			
		Preflexión	Postflexión	Total	
Grupos originales	Núm.	Preflexión	111	32	143
		Postflexión	62	205	267
	%	Preflexión	77.6	22.4	100
		Postflexión	23.2	76.8	100

explicó el 89.2 % de la varianza y mostró la mayor correlación con la longitud del tracto digestivo ( $GL'$ ,  $r = -0.719$ ) y con la distancia entre el ano y la aleta caudal ( $ACF'$ ,  $r = 0.517$ ) (Tabla 6.2). La segunda función discriminante explicó el 10.8 % de la varianza y se correlacionó principalmente con la longitud de la cabeza ( $HL'$ ,  $r = 0.689$ ) y con la longitud entre la parte posterior de la cabeza y la inserción de la aleta dorsal ( $BHDF'$ ,  $r = 0.423$ ). La distribución de cada grupo de larvas respecto a las funciones discriminantes se puede observar en la Figura 6.7, en la que los tres centroides se alinearon en orden creciente de las larvas de menor talla (centroide con valor negativo) a las larvas de mayor talla (centroide con valor positivo) respecto a la primera función discriminante.

**Figura 6.6:** Histograma de las puntuaciones para cada larva respecto a la función extraída en el análisis discriminante utilizando el estadio de flexión como variable de agrupación.

**Tabla 6.5:** Resultados de la clasificación de las larvas según el análisis discriminante utilizando como variable de agrupación la clase de talla.

Grupo original	Núm.	Grupos previstos			Total
		< 6.5 mm	6.5 - 9 mm	≥ 9 mm	
	< 6.5 mm	20	7	1	28
	6.5 - 9 mm	18	102	28	148
	≥ 9 mm	11	69	154	234
	%				
	< 6.5 mm	71.4	25	3.6	100
	6.5 - 9 mm	12.2	68.9	18.9	100
	≥ 9 mm	4.7	29.5	65.8	100



**Figura 6.7:** Representación de las larvas y los centroides de cada grupo respecto a las dos funciones extraídas en el análisis discriminante utilizando la clase de talla como variable de agrupación.

**Tabla 6.6:** Resultados de la clasificación de las larvas según el análisis discriminante utilizando como variables de agrupación el área de estudio y el estadio de flexión. Pre: larvas en estadio de preflexión y Post: larvas en estadio de postflexión

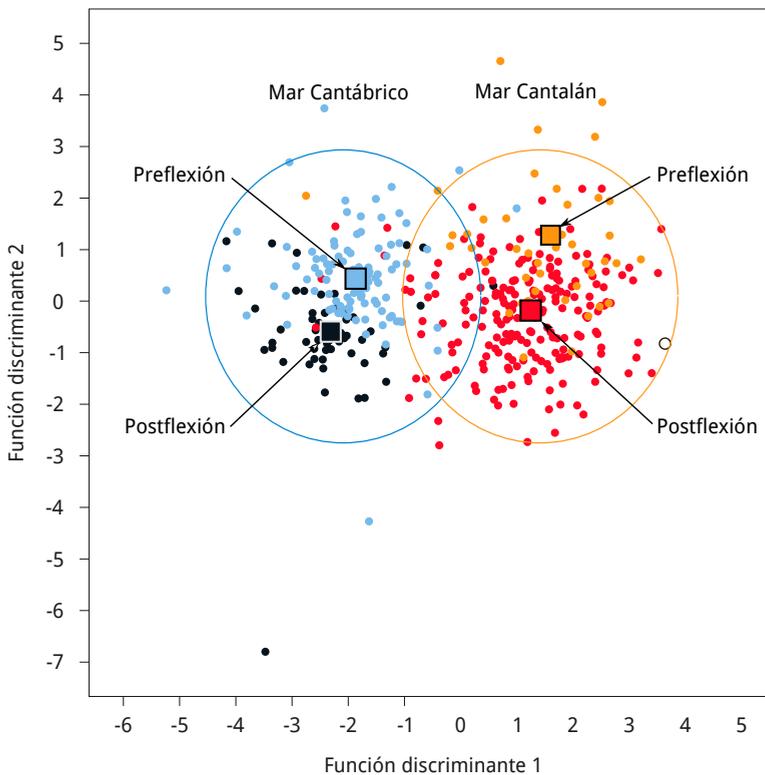
Grupo original	Núm.	Mar Cantábrico	Pre	Grupos previstos				Total
				Mar Cantábrico		Mar Catalán		
				Pre	Post	Pre	Post	
		Mar Cantábrico	Pre	83	11	2	2	98
			Post	18	35	0	1	54
		Mar Catalán	Pre	2	0	30	13	45
			Post	13	3	33	164	213
	%	Mar Cantábrico	Pre	84.7	11.2	2	2	100
			Post	33.3	64.8	0	1.9	100
		Mar Catalán	Pre	4.4	0	66.7	28.9	100
			Post	6.1	1.4	15.5	77	100

El análisis discriminante utilizando como variables de agrupación el área de estudio y el estadio de flexión agrupó correctamente el 76.1 % de los casos (Tabla 6.2), mostrando el porcentaje de ubicación correcta más alto (84.7 %) para las larvas en estado de preflexión del mar Cantábrico y el más bajo (64.8 %) para las larvas en estado de postflexión del mar Cantábrico (Tabla 6.6). La primera función discriminante resultante explicó el 88.9 % de la varianza y mostró las mayores correlaciones con las medidas de la cabeza ( $HL'$ ,  $r = 0.784$  y  $HW'$ ,  $r = 0.525$ ) y las medidas de la mandíbula ( $JW'$ ,  $r = 0.358$  y  $JL'$ ,  $r = 0.321$ ). La segunda función discriminante explicó el 10.6 % de la varianza y se correlacionó con la longitud del tracto digestivo ( $GL'$ ,  $r = 0.878$ ) y de manera negativa con la longitud entre el ano y la inserción de la aleta caudal ( $ACF'$ ,  $r = -0.535$ ) (Tabla 6.2).

La distribución de cada grupo de larvas respecto a las dos primeras funciones discriminantes y sus respectivos centroides pueden observarse en la Figura 6.8. La primera función discriminó los centroides respecto a la ubicación geográfica: los centroides de las larvas en estadio preflexión y postflexión del mar Cantábrico se ubicaron en posiciones por debajo de 0 (-1.875 y -2.333 respectivamente) mientras los centroides de las larvas del mar Catalán se ubicaron por encima de 0 (1.498 para el centroide de las larvas en

estadio de preflexión y 1.138 para las larvas en estadio de postflexión). Del mismo modo, la segunda función discriminó los centroides por estadio de flexión. Los centroides de preflexión quedaron por encima de 0 (0.454 para el del mar Cantábrico y 1.169 para el del mar Catalán) y los centroides del estadio de postflexión quedaron por debajo de cero (-0.614 para el del mar Cantábrico y -0.300 para el del mar Catalán).

El análisis discriminante utilizando como variables de agrupación el área de estudio y la clase de talla agrupó correctamente el 70 % de los casos (Tabla 6.2), pero mostrando grandes diferencias entre grupos respecto al porcentaje de ubicación correcta, que fue del 80.6 % para las larvas de talla intermedia del mar Cantábrico pero solo del 45.7 % para las larvas de mayor talla de la misma región (Tabla 6.7). La primera función discriminante



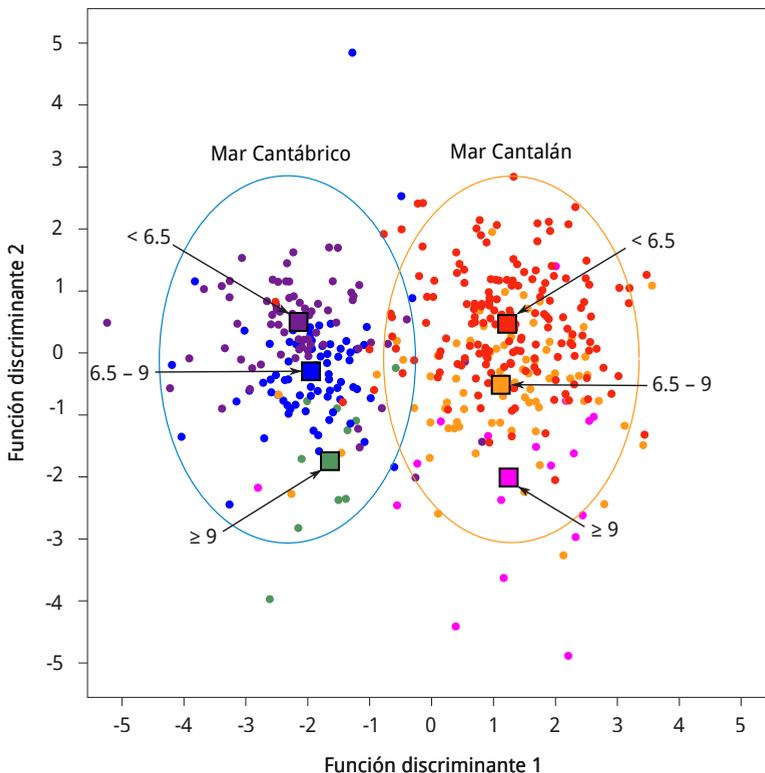
**Figura 6.8:** Representación de las larvas y los centroides de cada grupo respecto a las dos funciones extraídas en el análisis discriminante utilizando la región y el estadio de flexión como variables de agrupación.

**Tabla 6.7:** Resultados de la clasificación de las larvas según el análisis discriminante utilizando como variables de agrupación el área de estudio y la clase de talla.

Grupo original	Núm.	Mar Cantábrico	Grupos previstos					Total		
			Mar Cantábrico		Mar Catalán					
			< 6.5 mm	6.5 - 9.5 mm	≥ 9 mm	< 6.5 mm	6 - 9.5 mm		≥ 9 mm	
			7	3	0	0	0	0	10	
			7	58	5	1	0	0	1	72
			1	36	32	0	1	0	0	70
		Mar Catalán	0	0	0	13	4	1	1	18
			2	0	2	8	45	19	76	
			4	1	3	7	17	132	164	
	%	Mar Cantábrico	70	30	0	0	0	0	0	100
			9.7	80.6	6.9	1.4	0	1.4	1.4	100
			1.4	51.4	45.7	0	1.4	0	0	100
		Mar Catalán	0	0	0	72.2	22.2	5.6	100	
			2.6	0	2.6	10.5	59.2	25	100	
			2.4	0.6	1.8	4.3	10.4	80.5	100	

explicó el 81.3 % de la varianza y mostró las mayores correlaciones con las medidas de la cabeza ( $HL'$ ,  $r = 0.806$  y  $HW'$ ,  $r = 0.534$ ) y las medidas de la mandíbula ( $JW'$ ,  $r = 0.363$  y  $JL'$ ,  $r = 0.324$ ). La segunda función discriminante explicó el 15 % de la varianza y mostró la mayor correlación, de tipo negativo, con la longitud del tracto digestivo ( $GL'$ ,  $r = -0.835$ ) y la segunda mayor correlación con la longitud entre el ano y la inserción de la aleta caudal ( $ACF'$ ,  $r = 0.492$ ).

La distribución de los grupos de larvas respecto a las dos primeras funciones discriminantes y sus respectivos centroides pueden observarse en la Figura 6.9. La primera función discriminó los centroides respecto a la ubicación geográfica: los centroides de las larvas de las tres clases de talla del mar Cantábrico se ubicaron en posiciones por debajo de -1.5 (-1.644



**Figura 6.9:** Representación de datos y centroides respecto a las dos primeras funciones extraídas en el análisis discriminante utilizando la ubicación geográfica y la clase de talla como variables de agrupación.

para larvas  $< 6.5$  mm,  $-1.950$  para larvas de entre  $6.5$  y  $9$  mm y  $-2.151$  para larvas  $\geq 9$  mm) mientras que los centroides del mar Catalán se ubicaron por encima de  $1$  ( $1.244$  para larvas  $< 6.5$  mm,  $1.118$  para larvas de entre  $6.5$  y  $9$  mm y  $1.220$  para larvas  $\geq 9$  mm). Del mismo modo, la segunda función discriminó las larvas por clase de talla. Los centroides de las larvas  $< 6.5$  mm quedaron por debajo de  $-1.5$  ( $-1.742$  para el del mar Cantábrico y  $-2.006$  para el del mar Catalán), los de las larvas de la clase de talla intermedia se ubicaron entre  $-1$  y  $0$  ( $-0.291$  para el del mar Cantábrico y  $-0.510$  para el del mar Catalán) y los centroides de las larvas mayores o iguales a  $9$  mm se ubicaron por encima de  $0$  ( $0.506$  para el del mar Cantábrico y  $0.474$  para el del mar Catalán).

### **6.3. Discusión**

#### **6.3.1. Efecto de las variables hidrográficas sobre los patrones morfométricos**

Tanto la temperatura como la salinidad resultaron significativamente mayores en el mar Catalán que en el mar Cantábrico durante los periodos de estudio. De entre los factores externos que afectan al crecimiento y al desarrollo larvario, la temperatura es la más destacable (Osse y Van den Boogaart 1995) ya que afecta al metabolismo larvario (Ronbough 1997), y por tanto al crecimiento (Houde 1989), el desarrollo, la duración del estadio larvario o el rendimiento, en términos de acompañar las capacidades fisiológicas y de comportamiento (Fuiman e Higgs 1997). Además, el incremento de temperatura acelera los procesos ontogénicos en mayor medida que el propio crecimiento (Fuiman et al. 1998) por lo que poblaciones larvarias de entornos con temperaturas mayores pueden mostrar un mayor desarrollo a tallas menores. Asimismo, la forma del cuerpo está condicionada por la temperatura ambiental (Beacham 1990; Marcil et al. 2006) y la expresión de las diferencias genotípicas se ve acentuada (Marcil et al. 2006). Por tanto es esperable encontrar diferencias en los patrones morfométricos entre las dos poblaciones de larvas estudiadas. De hecho, la diferencia en la talla que se ha descrito para la flexión de la notocorda en las poblaciones larvarias de las dos regiones (entre  $6.6$  y  $8.9$  mm para el mar Catalán y entre  $9$  y  $10$  mm para las del Atlántico) puede explicarse por el diferencial térmico, tal como se ha visto en otros estudios (Koumoundouros et al. 2001).

Por otro lado, se ha observado que la salinidad también puede afectar al desarrollo y crecimiento larvario (Boeuf y Payan 2001) principalmente porque el coste energético de la osmorregulación (Varsamos et al. 2005) puede condicionar la energía disponible para el crecimiento. No obstante, las especies del género *Engraulis* muestran gran tolerancia a la salinidad (Reid 1967) y en larvas de otros clupeiformes tales como el arenque del Atlántico *Clupea harengus* (Linnaeus 1758) se ha constatado que la salinidad no es un factor condicionante (Holliday y Blaxter 2009).

### 6.3.2. Variabilidad en los patrones alométricos

La manifestación del fenotipo es fruto de la interacción entre el genoma y el entorno (Scheiner 1993) y los cambios en la forma del cuerpo conducen a la formación de morfologías características y determinados patrones de crecimiento alométrico (Gisbert et al. 2002). Las relaciones alométricas descritas en este estudio muestran claras diferencias entre regiones. Además, dado que se ha constatado variación genética entre las poblaciones del mar Cantábrico y del mar Catalán (Sanz et al. 2008) es de suponer que esta variación se traduzca en cambios morfológicos.

El crecimiento alométrico positivo que desarrolle lo antes posible las estructuras bucales y la propia cabeza para posibilitar la ingesta de presas (Osse y Van den Boogaart 1995; Vandewalle et al. 2005) parece lo esperable, pero a pesar de que la alometría de la cabeza (HL y HW) fue positiva para las larvas del mar Cantábrico, fue negativa para las larvas del mar Catalán, al igual que la alometría de la mandíbula (JL y JW) lo fue para las dos regiones. Estos datos no concuerdan con lo reseñado por Fuiman (1983) para otros clupeiformes, en los que constató alometría positiva para la cabeza. En el mar Catalán esa pauta no parece cumplirse; inicialmente la proporción de la cabeza es mayor, y el patrón alométrico es negativo. Dado que a temperaturas más altas el desarrollo y crecimiento se aceleran, las necesidades de ingestión de presas de mayor tamaño y nutricionalmente más rentables puede propiciar que el tamaño de la cabeza sea inicialmente mayor, pero esa diferencia inicial entre regiones parece que tiende a igualarse según aumenta la talla, probablemente debido a que los peces son un grupo que muestra mayor plasticidad en la variabilidad en el desarrollo y en las características morfológicas que otros taxones (Allendorf et al. 1987). Esta plasticidad fenotípica puede ser además una estrategia importante para hacer frente a la variabilidad ambiental (Scheiner 1993). Esta idea se refuerza

con el hecho de que la diferencia entre regiones del patrón alométrico de la longitud de la cabeza fue significativa.

En el caso de la longitud entre el ano y la aleta caudal la alometría fue positiva en las dos regiones, en coherencia con lo descrito por Fuiman (1983) y consistente con la prioridad de desarrollar la función natatoria, para la que madura la musculatura del pedúnculo anal (Johston and Hall, 2004). De hecho, en el caso de la dorada *Sparus aurata* se ha constatado un significativo cambio en la organización muscular de la región caudal a raíz de la flexión (Patruno et al. 1998) al igual que en caso de la cabrilla de roca *Paralabrax maculatofasciatus*, a pesar de no aumentar en longitud (Peña y Dumas 2009). Del mismo modo, en el caso de las medidas relacionadas con la longitud del tronco (BHDF y GL) la alometría es negativa, ya que inicialmente no parece un desarrollo prioritario respecto a las funciones de ingestión, respiración y locomoción, y es coherente con lo descrito para otras especies (Fuiman 1983; Osse y Van den Boogaart 1995). Considerando por un lado la diferencia significativa entre los interceptos (mayores en el mar Catalán para longitud y anchura de la cabeza y mayor para el tronco (BHDF) en el mar Cantábrico) y por otro lado el hecho de que los valores de las regresiones se mantuvieran en todo el rango por encima respecto a la regresión de la otra región, se refuerza la observación de condiciones de partida diferentes para las dos poblaciones, lo que también sustenta la idea de diferenciación genética.

### 6.3.3. Discriminación morfométrica

Froese (1990) propone dos grandes patrones morfológicos para las larvas de peces, que asocia a diferentes estrategias ecológicas: (a) el grupo de las larvas anguiliformes y similares y (b) el grupo de las larvas con forma de renacuajo y las larvas fusiformes, con cuerpo corto y cabeza grande. A pesar de que la anchoa europea se ajusta claramente al patrón anguiliforme, los datos de este trabajo muestran una variabilidad morfométrica dentro de este patrón entre las dos poblaciones estudiadas. Esta idea se refuerza por el hecho de que los peces que explotan diferentes recursos en términos de alimento, espacio o hábitat tienden a desarrollar diferentes morfologías, lo que refleja la adaptación a estas diferencias ecológicas (Alexander 1970). Además, dado que la morfogénesis y la diferenciación son procesos rápidos y complejos que se dan desde el inicio de la ontogenia de los peces (Gis-

bert et al. 2002), cabe esperar que las diferencias se manifiesten de manera temprana.

Los análisis discriminantes muestran que el principal factor de discriminación es el área de estudio. Esta observación se constata tanto en los casos en los que se ha considerado únicamente la propia región como variable de agrupación, como en los análisis en los que se añadió otra variable de agrupación como el estadio de flexión o la talla larvaria. Este hecho nos lleva a reforzar nuevamente la idea de la diferenciación ecotípica.

La discriminación de las larvas respecto al área de estudio viene marcada claramente por las proporciones de la cabeza (longitud y anchura de la cabeza y de la mandíbula respecto al tamaño total). Cuttitta et al. (2015) constataron la longitud de la boca como el principal factor de discriminación para la estructura de la población larvaria de la anchoa europea en el estrecho de Sicilia. Similarmente, estudios llevados a cabo en poblaciones adultas de sardina europea *Sardina pilchardus* también han mostrado que las medidas relacionadas con la cabeza son el principal factor de discriminación (Silva 2003). Por tanto, principalmente una cabeza y una mandíbula proporcionalmente mayor en términos de longitud y anchura caracterizan a las larvas del mar Catalán respecto a las del mar Cantábrico.

*A priori*, esta diferencia en el tamaño de la cabeza y de la mandíbula parece la respuesta a la necesidad de hacer frente a una mayor tasa metabólica inducida por una mayor temperatura, posibilitando la ingesta de presas de mayor tamaño y energéticamente más provechosas lo antes posible. Esta diferencia podría considerarse una diversificación ecotípica debida a la diferenciación genética o a la influencia parental. A pesar de que la diferenciación genética en clupeiformes suele ser muy leve (Grant y Utter 1984; Menezes 1994), existe de hecho entre las dos poblaciones estudiadas (Sanz et al. 2008), por lo que puede explicarse como fruto de esa diferenciación, que a su vez se acrecienta con la influencia de la temperatura, tal como se ha indicado en el caso del bacalao del Atlántico *Gadus morhua* (Marcil et al. 2006). No obstante, dado que se han constatado diferencias en la morfología larvaria entre poblaciones por influencia parental en el caso del eglefino *Melanogrammus aeglefnus* (Politis et al. 2014), esa posibilidad también debería tenerse en cuenta.

Cuando se considera únicamente el estadio de flexión como variable de agrupación, las larvas en preflexión se diferencian por mostrar una cabe-

za (HL y HW) y un pedúnculo caudal (ACF) menor pero un tronco (GL) proporcionalmente mayor que las que están en postflexión. No obstante, cuando se conjuga el área de estudio y el estadio de flexión como variable de agrupación las medidas de la cabeza contribuyen a la discriminación regional y la discriminación por estadios pasa a depender de las proporciones del tracto digestivo (GL) y del pedúnculo caudal (ACF). Dado que la flexión de la notocorda en la anchoa europea se asocia con el inicio de las migraciones verticales diarias, un cambio en la selectividad de presas y una mayor capacidad para evadir redes de plancton, el desarrollo de la aleta caudal parece un acontecimiento ontogénico clave tanto en engráulidos como en otros peces (Somarakis y Nikolioudakis 2010) y asociado al desarrollo de la musculatura del pedúnculo caudal (Johston y Hall 2004).

Ese cambio en las proporciones del tronco puede ser explicado como parte de la preparación de la larva para la metamorfosis, acercando sus proporciones corporales a las del individuo juvenil y dejando atrás el esquema anguiliforme. En la carpa común *Cyprinus carpio* se ha visto que el crecimiento del tronco no sigue un patrón alométrico positivo hasta casi estar en la metamorfosis y que el crecimiento del intestino no inicia el crecimiento alométrico positivo hasta que la larva cambia del patrón natatorio anguiliforme al patrón carangiforme (Osse et al. 1997) por lo que el desarrollo proporcionalmente mayor de la región del pedúnculo caudal (ACF) puede explicarse debido al cambio del patrón natatorio mediado por la flexión, ya que junto con la aleta caudal posibilitan la propulsión hacia adelante así como el posicionamiento estático (Koumoundouros et al. 2001).

En el caso de la discriminación de las clases de talla, dado que la talla está estrechamente ligada con los estadios de flexión, las medidas que explican la discriminación respecto a la talla coinciden en gran medida con aquellas que explican la discriminación por estadio de flexión. Tal es así que la relación inversa entre la proporción del tracto digestivo (GL) y del pedúnculo caudal (ACF) es lo que más contribuye a discriminar las larvas por tallas tanto cuando se utiliza únicamente la clase de talla como variable de agrupamiento como cuando se combina con la región. Es decir, a mayor talla de la larva mayor pedúnculo caudal. Por lo que parece que tal como Gisbert (2002) describe para el lenguado californiano *Paralichthys californicus*, después de la flexión la mayor parte de los cambios morfológicos se traducen en alcanzar la forma juvenil.

Los análisis discriminantes mediante medidas estandarizadas han resultado una herramienta útil para determinar variaciones morfométricas principalmente asociadas a diferencias regionales, pero también para la diferenciación respecto a la flexión como momento clave del proceso ontogénico. Las técnicas multivariantes y los análisis discriminantes en concreto (Pollar et al. 2007) son una herramienta habitual en el ámbito de la ecología que se vienen utilizando para investigar la variabilidad geográfica de la morfometría en especies piscícolas (Bembo et al. 1996; Cuttitta et al. 2015; Murta 2000; Silva 2003). Además, se pone de manifiesto que la diferenciación de poblaciones mediante el análisis morfométrico resulta una alternativa válida, e incluso más adecuada que la genética (Cuttitta et al. 2015), máxime cuando la diferenciación genética es leve como en el caso de los clupeiformes (Grant y Utter 1984; Menezes 1994).



# Influencia de la solución de fijación en la morfometría de las larvas de anchoa europea





Los procesos de fijación y conservación en larvas de peces producen cambios en la longitud, el peso y la calidad de los tejidos, y tradicionalmente el efecto del formaldehído ha sido más estudiado que el del etanol (Fowler y S. Smith 1983). La posibilidad del aprovechamiento para estudios adicionales de muestras fijadas y conservadas en una y otra solución de fijación plantea el interés de determinar las diferencias morfométricas y alométricas respecto a la solución de fijación utilizada, así como la posibilidad de establecer una transformación que permita equiparar las medidas.

## **7.1. Objetivos específicos**

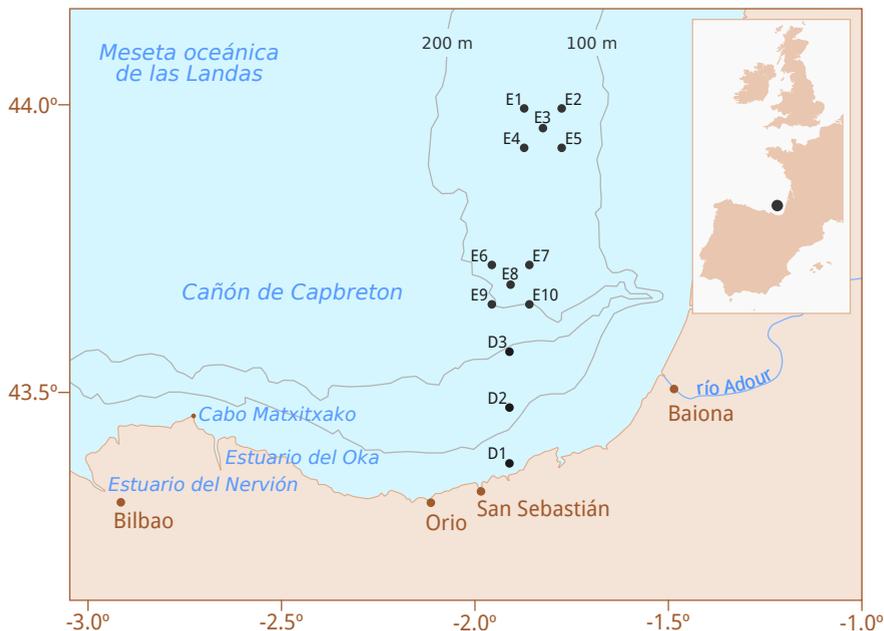
Los objetivos específicos de este capítulo son los siguientes:

- Describir las diferencias en los patrones alométricos de las larvas de anchoa europea fijadas y conservadas en etanol y en formaldehído.
- Determinar si existe diferenciación morfométrica derivada de la solución de fijación y conservación utilizada.
- Establecer un método sencillo de transformación de las medidas que permita la interoperabilidad de las muestras independientemente de la solución de fijación y conservación.

## **7.2. Materiales y métodos**

### **7.2.1. Área de estudio y toma de muestras**

Este trabajo se ha llevado a cabo con muestras obtenidas en el extremo oriental del mar Cantábrico (en el interior del Golfo de Bizkaia). Las larvas fijadas y conservadas en formaldehído se obtuvieron en los muestreos de las campañas indicadas en la Tabla 3.1 del capítulo 3. Las larvas fijadas y conservadas en etanol se obtuvieron en muestreos realizados entre el 4 y el 7 de julio de 2003 dentro de las campañas oceanográficas del proyecto SAVOR a bordo del BIO Investigator mediante lances de redes Bongo y MIK y que se fijaron y conservaron en etanol al 90 %. La Figura 7.1 recoge la ubicación geográfica de los puntos de muestreo de las larvas utilizadas en este estudio.



**Figura 7.1:** Área de estudio y estaciones de muestreo. En las estaciones D1, D2 y D3 se obtuvieron las muestras de ictioplancton fijadas y conservadas en formaldehído (años 2000 y 2001) y en las estaciones E1-E10 se obtuvieron las muestras fijadas en etanol (2003).

### 7.2.2. Procesado de muestras y tratamiento de datos

Se analizaron 225 larvas fijadas y conservadas en formaldehído (con un rango de tallas de entre 3.375 y 16.6 mm) y 121 larvas fijadas y conservadas en etanol (con un rango de tallas de entre 5.2 y 15.12 mm) que se procesaron tal como se ha explicado en el apartado 6.1.1 del capítulo 6.

El tratamiento de datos fue similar al descrito en el apartado 6.1.2 del capítulo 6. Se calcularon las relaciones alométricas mediante regresiones lineales utilizando la transformación logarítmica de la longitud estándar y del resto de medidas para cada solución de fijación. Se testó la diferencia respecto a la isometría de los patrones alométricos mediante una prueba *t* de Student (Koumoundouros et al. 2001) y las diferencias entre las regresiones lineales se testaron mediante ANCOVA.

También se realizó un análisis discriminante utilizando la solución de fijación como variable discriminante y los valores estandarizados de las siguientes medidas: longitud y anchura de la cabeza (HL' y HW'), longitud y anchura de la mandíbula (JL' y JW'), longitud entre la parte posterior de la cabeza y la inserción de la aleta dorsal (BHDF'), longitud del tracto digestivo (GL') y longitud entre el ano y la inserción de la aleta caudal (ACF'). Los valores se estandarizaron siguiendo el procedimiento de Thorpe (1975; 1976) y generalizado por Leonart et al. (2000), tal como se ha indicado en el apartado 6.1.2 del capítulo 6. Las diferencias de las medidas estandarizadas entre soluciones de fijación se testaron mediante ANOVA.

Para establecer un factor de conversión entre las medidas de una y otra solución de fijación y conservación se realizó un retrocálculo a partir de las relaciones alométricas obtenidas en cada solución. Se igualaron las dos relaciones lineales en función de la longitud estándar para obtener una ecuación de corrección para cada una de las medidas que mostró diferencias significativas en el patrón alométrico y/o en el intercepto:

$$\begin{aligned}\log y_F &= b_F \log x_F + a_F \\ \log y_E &= b_E \log x_E + a_E\end{aligned}$$

Igualando  $x_F = x_E$

$$\log y_F = \frac{b_F}{b_E} \log y_E - \frac{a_E}{b_E} + a_F = \beta \log y_E + \varepsilon$$

donde

$y_F$  es la longitud de la medida en formaldehído

$x_F$  es la longitud estándar en formaldehído

$b_F$  es el patrón alométrico de la medida en formaldehído

$a_F$  es el intercepto de la medida en formaldehído

$y_E$  es la longitud de la medida en etanol

$x_E$  es la longitud estándar en etanol

$b_\varepsilon$  es el patrón alométrico de la medida en etanol

$a_\varepsilon$  es el intercepto de la medida en etanol

$\varepsilon$  es el intercepto de conversión

$\beta$  es la pendiente de conversión

### 7.3. Resultados

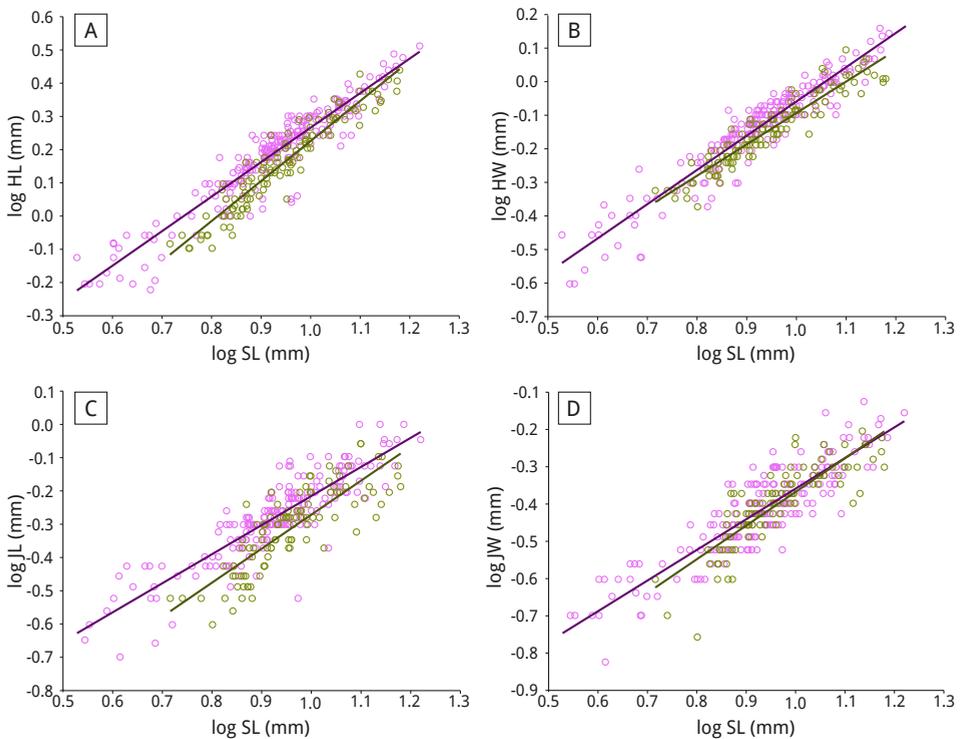
#### 7.3.1. Variabilidad en la alometría debida a la solución de fijación

La Tabla 7.1 y las Figuras 7.2 y 7.3 muestran los parámetros de las relaciones alométricas entre la longitud estándar y el resto de medidas para las larvas tratadas con formaldehído y etanol, así como los parámetros comparativos de las relaciones entre las dos soluciones de fijación y conservación. Todas las regresiones lineales resultaron significativas ( $p < 0.001$ ) y todos los patrones alométricos (pendientes) resultaron significativamente diferentes de 1 ( $t$ -test,  $p < 0.001$ ).

**Tabla 7.1:** *Coefficientes e índices de correlación de las relaciones alométricas de las larvas de anchoa fijadas en formaldehído y etanol. Todas las regresiones lineales así como sus coeficientes resultaron significativos ( $p < 0.001$ ). La columna "ANCOVA" indica los casos en los que el ANCOVA estableció diferencias significativas para la pendiente (P) y para el intercepto (I), entre las rectas de regresión para cada solución de fijación (\*  $p < 0.05$ ; \*\*  $p < 0.01$ ; \*\*\*  $p < 0.001$ ).*

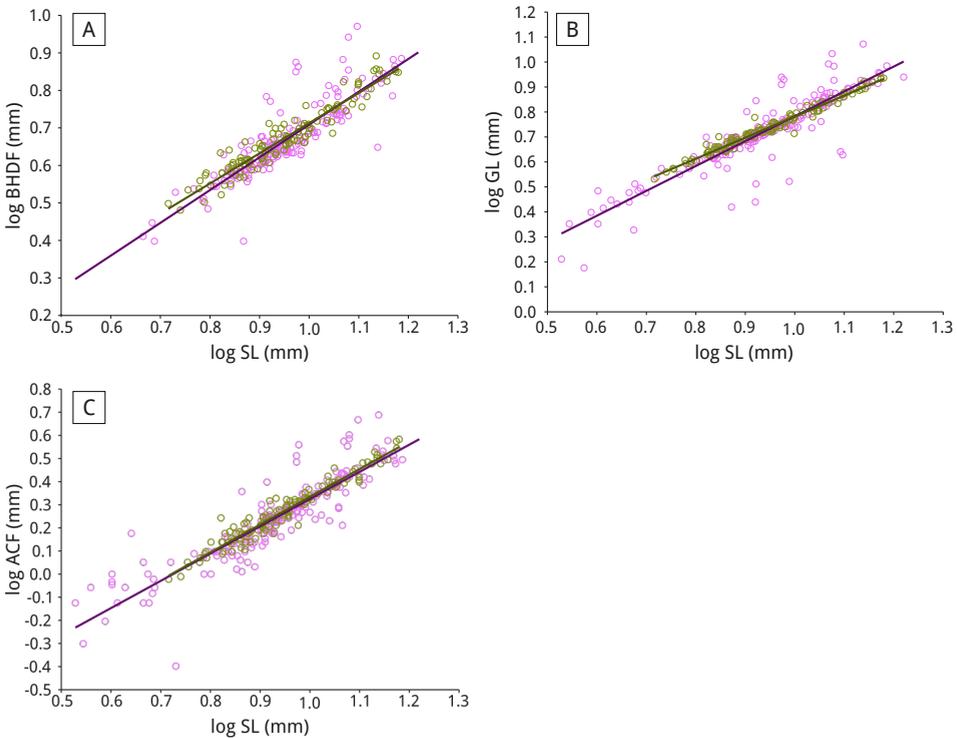
	Formaldehído			Etanol			ANCOVA	
	$b$	$a$	$r^2$	$b$	$a$	$r^2$	P	I
logSL vs logHL	1.039	-0.773	0.891	1.205	-0.979	0.904	***	***
logSL vs logHW	1.023	-1.080	0.901	0.938	-1.029	0.888	*	***
logSL vs logJL	0.874	-1.089	0.780	1.022	-1.293	0.685	*	***
logSL vs logJW	0.882	-1.181	0.775	0.903	-1.271	0.716		
logSL vs logBHDF	0.874	-0.165	0.460	0.804	-0.091	0.914		
logSL vs logACF	1.178	-0.853	0.795	1.200	-0.866	0.940		
logSL vs logGL	0.995	-0.212	0.814	0.841	-0.060	0.970	**	

La longitud de la cabeza (HL) mostró alometría positiva para las dos soluciones (1.039 en formaldehído y 1.205 en etanol), así como la longitud entre el ano y la inserción de la aleta caudal (ACF). En cambio, la anchura de la mandíbula (JW), la longitud entre la parte posterior de la cabeza y la inserción de la aleta dorsal (BHDF) y la longitud del tracto digestivo (GL) mostraron alometría negativa para las dos soluciones. La anchura de la cabeza (HW) mostró alometría positiva para el formaldehído (1.023) y negativa para el etanol (0.938), mientras que la longitud de la mandíbula (JL) mostró alometría positiva para el etanol (1.022) y negativa para el formaldehído (0.874).



**Figura 7.2:** Relaciones alométricas de HL, HW, JL y JW respecto a la longitud estándar (SL) para las larvas en etanol (círculos morados) y en formaldehído (círculos verdes) con sus correspondientes líneas de regresión. Los parámetros de las regresiones y la comparación estadística entre las regresiones se han indicado en la Tabla 7.1.

Además, los ANCOVA realizados para la comparación respecto a la solución de fijación de las regresiones mostraron diferencias significativas en el patrón alométrico (pendiente) y en la magnitud (intercepto) tanto en la relación de la longitud y la anchura de la cabeza (HL y HW) como en la de la longitud de la mandíbula (JL) con la longitud estándar, y sólo en el patrón alométrico (pendiente) en el caso de la relación de la longitud del tracto digestivo (GL) con la longitud estándar. En cambio, las regresiones relativas a JW, BHDF y ACF no mostraron diferencias significativas ni en términos de pendiente ni en términos de intercepto, por lo que se puede considerar una misma relación alométrica para las larvas en las dos soluciones de fijación.



**Figura 7.3:** Relaciones alométricas de BHDF, GL y ACF respecto a la longitud estándar (SL) para las larvas en etanol (círculos morados) y en formaldehído (círculos verdes) con sus correspondientes líneas de regresión. Los parámetros de las regresiones y la comparación estadística entre las regresiones se han indicado en la Tabla 7.1.

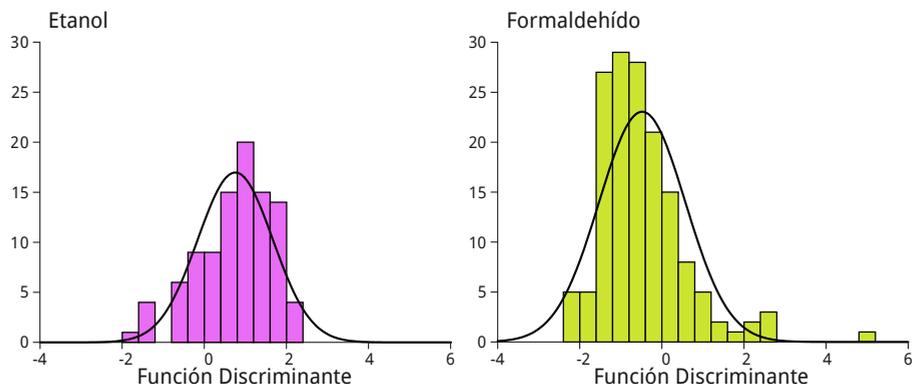
En la longitud de la cabeza (HL) y en la de la longitud de la mandíbula (JL) el intercepto de la relación alométrica de las larvas en formaldehído fue mayor que el de las larvas en etanol y los valores de la regresión se mantuvieron por encima en todo el rango de tallas. En cambio, en la anchura de la cabeza el intercepto de las larvas en etanol fue mayor que el de las larvas en formaldehído pero las líneas de regresión tendieron a cruzarse en las tallas inferiores.

### 7.3.2. Diferencias morfométricas respecto a la solución de fijación

El análisis discriminante utilizando como variable de agrupación la solución de fijación, resultó significativo ( $p < 0.001$ ) con un valor de  $\lambda$  de Wilks de 0.734 y clasificó correctamente el 77.5 % de los casos (Tabla 7.2). La función discriminante se correlacionó negativamente con la longitud de la mandíbula (JL') y con la longitud de la cabeza (HL') ( $r = -0.561$  y  $r = -0.558$  respectivamente), después positivamente con la longitud entre el ano y la inserción de la aleta caudal (ACF',  $r = 0.477$ ), a continuación y de manera similar con la longitud entre la parte trasera de la cabeza y la inserción de la aleta dorsal y la longitud del tracto digestivo (BHDF',  $r = 0.379$ ; GL',  $r = 0.348$ ); después negativamente con la anchura de la cabeza (HW',  $r = -0.336$ ) y por último positivamente con la anchura de la mandíbula (JW',  $r = 0.111$ ). La distribución de las frecuencias de las puntuaciones obtenidas para cada larva respecto a la función discriminante,

**Tabla 7.2:** Resultados de la clasificación de las larvas fijadas en etanol y formaldehído según el análisis discriminante utilizando como variable de agrupación la solución de fijación.

		Grupo predicho			
		Etanol	Formaldehído	Total	
Grupo original	Núm.	Etanol	74	23	97
		Formaldehído	33	119	152
	%	Etanol	76.3	23.7	100
		Formaldehído	21.7	78.3	100



**Figura 7.4:** Histograma de las puntuaciones adjudicadas a cada larva respecto a la función construida en el análisis discriminante utilizando la solución de fijación como variable de agrupación.

ubicó el centroide del grupo de larvas fijadas en etanol en la posición 0.751 de la función discriminante y el del grupo de larvas fijadas en formaldehído en la posición -0.479 (Figura 7.4).

Los valores promedio de las medidas estandarizadas mostraron diferencias significativas entre las soluciones de fijación en todos los casos excepto en el caso de BHDF' (Tabla 7.3). HL', HW' y JL' fueron significativamente mayores en las larvas fijadas en formaldehído y JW', GL' y ACF' fueron significativamente mayores en las larvas en etanol. En el caso de BHDF' el promedio también fue mayor en las larvas fijadas en etanol pero la diferencia no fue significativa.

### 7.3.3. Conversión basada en las relaciones alométricas

En el caso de las cuatro medidas que mostraron patrón alométrico y/o intercepto significativamente diferente se calculó la ecuación de corrección para transformar las medidas de las larvas en etanol a medidas de las larvas en formaldehído. Los coeficientes de las estandarizaciones se recogen en la Tabla 7.4.

Las nuevas medidas de las larvas fijadas en etanol homologadas a las correspondientes a las larvas en formaldehído se ajustaron a las relaciones alométricas previamente calculadas para estas últimas.

**Tabla 7.3:** Valores promedio, desviaciones estándar de las diferentes medidas estandarizadas para cada solución de fijación y significación de los análisis ANOVA para comparar las medidas de las dos soluciones de fijación (\*  $p < 0.05$ ; \*\*  $p < 0.01$ ; \*\*\*  $p < 0.001$ ).

	Formaldehído		Etanol		ANOVA
	Promedio	SD	Promedio	SD	
HL'	1.624	0.011	1.528	0.014	***
HW'	0.779	0.006	0.751	0.006	*
JL'	0.546	0.005	0.497	0.009	***
JW'	0.392	0.004	0.399	0.005	***
BHDF'	4.542	0.045	4.759	0.027	n.s.
GL'	5.386	0.044	5.575	0.020	*
ACF'	1.777	0.025	1.929	0.014	**

**Tabla 7.4:** Coeficientes de estandarización para las medidas que mostraron diferencias significativas en el patrón alométrico o en el intercepto:  $\beta$ : pendiente de conversión;  $\varepsilon$  intercepto de conversión.

Medida	$\beta$	$\varepsilon$
HL	0.862	0.039
HW	1.091	0.0170
JL	0.855	0.176
GL	1.183	-0.140

## 7.4. Discusión

El constreñimiento debido a las soluciones de fijación y conservación ocurre como resultado de la fijación química de los tejidos biológicos y de cierto desequilibrio osmótico entre el espécimen y el medio de conservación (Ahlstrom 1976). El efecto del fijador en el constreñimiento es variable respecto a la especie (Fey 1999; Jennings 1991), al fijador utilizado y su concentración (Cunningham et al. 2000; Hay 1982; Theilacker 1980), la salinidad de la solución de fijación (Hay 1982) o el tamaño del espécimen (Fey 2002; Fowler y S. Smith 1983; Hay 1982). No obstante, Theilacker (1980) concluyó que el constreñimiento del tamaño dependía más de la captura y

manipulación que de la solución de fijación, al igual que constataron Fey y Hare (2005) para las larvas del bacalao del Atlántico *Gadus morhua*.

Los datos de este trabajo muestran que las relaciones alométricas fueron significativamente diferentes para la longitud y anchura de la cabeza, para la longitud de la mandíbula y para la longitud del tracto digestivo, por lo que podemos determinar que el etanol y el formaldehído afectan de manera diferente al constreñimiento de las larvas de anchoa europea, tal como se ha visto para otras especies en diversos trabajos (Cunningham et al. 2000; Fowler y S. Smith 1983; Gomez et al. 2014).

En función de esas diferencias significativas, y a pesar de no tener datos de medidas en vivo, parece razonable sugerir que a diferencia de lo reseñado por Theilacker (1980), el etanol sí genera algún tipo de constreñimiento en las larvas de anchoa europea. Theilacker (1980) propone para las larvas de clupeiformes una reducción homogénea en todas las medidas corporales de en un 3% causada por el formaldehído, y ausencia de constreñimiento en la fijación con etanol. Según esto, los especímenes fijados en formaldehído mantendrían las relaciones alométricas como las de las larvas en vivo, y por lo tanto deberían ser iguales a las de las larvas en etanol que teóricamente no habrían sufrido constreñimiento. En cambio, solo JW, BHDF y ACF mostraron relaciones alométricas similares con los dos métodos de fijación. Además, dado que en otras especies sí se ha constatado ese efecto del etanol, siendo incluso mayor que el del formaldehído, no sólo en larvas (Cunningham et al. 2000; Fisher et al. 1998; Fowler y S. Smith 1983) sino incluso en adultos (Kristoffersen y Salvanes 2012), parece razonable considerar que el etanol también genera constreñimiento en las larvas de anchoa europea.

El análisis discriminante demostró que la morfometría larvaria también se ve afectada de manera diferente en función de la solución de fijación utilizada. El factor derivado del análisis discriminante correlacionó negativamente con  $JL'$ ,  $HL'$  y  $HW'$ , tres medidas estandarizadas que fueron significativamente menores en las larvas en etanol, y que a su vez mostraron el patrón alométrico significativamente diferente. En el caso de la mandíbula y de la cabeza fue significativamente mayor para las larvas en etanol, pero en el caso de la anchura de la cabeza fue mayor en las larvas fijadas en formaldehído.

A la luz de los resultados de este trabajo no se puede soslayar la influencia de la solución de fijación a la hora de hacer estudios morfométricos, dado que condicionan las relaciones alométricas y las morfometría. Es por ello que debe considerarse la homologación de las medidas en función de las relaciones alométricas. En la literatura es habitual encontrar propuestas de ecuaciones para corregir el sesgo del efecto de la solución de fijación y conservación respecto a la longitud en vivo de los individuos objeto de estudio (Buchheister y M. Wilson 2005; Fey y Hare 2005; Fey 2012; Fey 2002; Porter et al. 2001). De igual forma, el interés de combinar muestras fijadas en distintas soluciones para llevar a cabo estudios adicionales hace necesario el poder combinar la información de los distintos conjuntos de datos de una manera homologable.

El modelo lineal basado en las relaciones alométricas propuesto en este trabajo proporciona una herramienta sencilla que abre la posibilidad de homologar las medidas de los individuos conservados en las dos soluciones. No obstante, esta propuesta requeriría de mayor desarrollo y análisis estadístico para su aplicación generalizada.



# 8

## Discusión de síntesis





En este trabajo se han analizado de manera comparada la dieta y los patrones morfométricos de las larvas de la anchoa europea del mar Cantábrico y del mar Catalán. La variabilidad morfológica y el comportamiento asociado en función del hábitat son factores importantes en el éxito alimentario (Carl y Healey 1984; Ehlinger y Wilson 1988), por lo que la comprensión de la relación entre la alimentación y la morfometría resulta clave a la hora de describir la ecología trófica de las larvas de una misma especie pero de poblaciones aisladas y geográficamente alejadas.

La fase larvaria de los peces es un periodo de crecimiento intenso, por lo que las larvas tienen un requerimiento energético muy alto. Debido a ello, la alimentación es un factor crítico de la supervivencia, que está condicionado tanto por los factores ambientales como por las características propias de la especie. En términos generales, el desarrollo de las estructuras de la cabeza y de locomoción son prioritarias para la supervivencia larvaria (Osse et al. 1997).

El incremento del tamaño del aparato bucal de la larva (Bremigan y Stein 1994) así como el desarrollo de sus correspondientes estructuras musculo-esqueléticas (Turingan et al. 2005), le permiten la ingestión de presas de mayor tamaño. Dado que el tamaño de la boca varía durante la ontogenia, la disponibilidad del rango de tamaños de presa puede afectar el éxito alimentario larvario (Bremigan y Stein 1994). Junto con ello, la flexión de la notocorda es un evento ontogénico clave que acarrea cambios cruciales en el patrón natatorio (Batty 1984) y por consiguiente, en el comportamiento larvario (Somarakis et al. 1998).

Considerando el diferencial térmico constatado entre las dos regiones y el efecto de la temperatura en el crecimiento (Brett 1979), se ha constatado que las larvas del mar Cantábrico crecen más despacio y sus estadios larvarios duran más, tal como indicaban Fuiman et al. (Fuiman et al. 1998). Los datos de este trabajo corroboran el hecho de que la flexión de la notocorda ocurre a tallas menores en el mar Catalán que en el mar Cantábrico.

A pesar de que las larvas del mar Catalán tienen la cabeza y la mandíbula proporcionalmente más grandes desde las tallas iniciales, no se constataron diferencias significativas para el tamaño de presas ingeridas en el estadio de preflexión. En cambio, las larvas en estadio de postflexión del mar Catalán se alimentaron de presas de tamaño significativamente mayor que las larvas del mar Cantábrico de talla equivalente pero aún en estado

de preflexión. Esto sugiere que la capacidad de movimiento prevalece sobre el tamaño del aparato bucal a la hora de capacitar a las larvas para hacerse con presas de mayor tamaño.

El hecho de que la flexión se dé más tarde en el mar Cantábrico implica que el periodo en el que esas larvas mantienen el patrón natatorio anguiliforme es más largo. Las larvas con patrón anguiliforme no atacan dos veces a la misma presa debido a sus limitaciones de maniobrabilidad (Blaxter y Staines 1971) y esto podría explicar su preferencia por presas menores (Hunter 1981) y sin movilidad como los huevos de copépodo, o con baja capacidad de movimiento como los náuplios de copépodo, que son menos eficientes en la natación que los postnáuplios (Wadhwa et al. 2014).

Por otro lado, en el caso de las larvas del mar Catalán, al darse el cambio al patrón natatorio carangiforme en tallas menores, acceden antes a las presas más móviles. A pesar de que la diferencia en tamaño de la estructura craneal y del aparato bucal no parece tener especial relevancia en el estadio de preflexión, sí que la tiene en el estadio de postflexión, en el que las presas fueron significativamente más grandes en el mar Catalán. Por tanto, parece razonable pensar que una estructura craneal con una mandíbula mayor a tallas menores sea una adaptación ecotípica, más aun cuando los cambios en el tamaño del aparato bucal a lo largo de la ontogenia se han relacionado con cambios en el comportamiento alimentario y por tanto con el rango de presas capturables (Stoner y Livingston 1984). De hecho, se ha constatado la variabilidad morfológica adaptativa intraespecífica relacionada con la eficiencia en la alimentación de una misma especie en diferentes hábitats (Svanbäck y Eklöv 2003).

La mayor presencia de huevos de copépodo en la dieta de las larvas del mar Cantábrico en todo el rango de tallas y la no selección de este grupo en las larvas en estado de postflexión del mar Catalán se explica por su fácil capturabilidad para las larvas con menor capacidad natatoria, que pasarán a excluirlos de sus preferencias cuando adquieran capacidad natatoria suficiente para explotar presas móviles y con mayor aporte energético.

En las presas con capacidad de movimiento, uno de los principales factores en la selección parece ser el reconocimiento del patrón natatorio (Buskey et al. 1993). De entre las presas móviles, inicialmente aparecen seleccionados los náuplios de copépodo, lo que se explica por su menor tamaño y limitada capacidad natatoria, pero posteriormente de entre los postnáu-

plios de copépodo, los calanoides aparecen con una preferencia superior al resto, siendo éste el grupo de mayor talla entre los copépodos presentes en la dieta, a pesar de tener patrones natatorios diversos (Paffenhöfer et al. 1996). Aunque en ciertos estudios se ha descrito una preferencia principal sobre los postnáuplios de ciclopoides (Borme et al. 2009; Conway et al. 1998), en nuestro caso, aun siendo activamente seleccionados en la población larvaria del mar Catalán, no lo eran por encima de los calanoides, y ello a pesar de que en estudios de laboratorio se ha constatado que son más capturables que éstos (Nassal et al. 1998).

La dieta larvaria basada en la selección de estadios de desarrollo de copépodos parece debida al hecho de que las especies con larvas anguiliformes compensan el crecimiento más lento respecto a otras estrategias morfológicas con la ingesta de presas más pequeñas y abundantes, tal como propone Froese (Froese 1990). No obstante, la selección de presas sólo explica parcialmente la dieta de las larvas de anchoa, ya que la disponibilidad de presas que ofrece el entorno trófico también la condiciona, como se ha constatado con la disponibilidad de cladóceros en el mar Catalán y su presencia en la dieta de las larvas de mayor talla, probablemente debido a su limitada capacidad de escape (Drenner et al. 1978; Viitasalo et al. 2001).



# 9

## Conclusiones





1. La dieta de las larvas de anchoa europea del mar Cantábrico y del mar Catalán está basada en diferentes estadios de copépodo, principalmente huevos, náuplios y postnáuplios de calanoide, que son preferidos sobre los postnáuplios de ciclopoide, harpacticoiide y poecilostomatoide. Pero para larvas de talla equivalente, los huevos de copépodo tienen una mayor presencia en las larvas del mar Cantábrico y los postnáuplios de calanoide en el mar Catalán. Los cladóceros también constituyen una parte importante de la dieta de las larvas de mayor talla, como consecuencia de su significativa mayor disponibilidad, hecho que sólo se ha constatado en el mar Catalán.
2. La dieta se vuelve más compleja con el crecimiento: las larvas de menor talla ingieren principalmente huevos y náuplios de copépodo, de nula o escasa movilidad respectivamente, pero con el crecimiento de la talla larvaria, aumenta el tamaño, la diversidad y la movilidad de las presas ingeridas.
3. Durante el desarrollo ontogénico el cambio más claro en la dieta y en el patrón de selección de presas va asociado al fenómeno de la flexión de la notocorda, como se ha constatado claramente en las larvas del mar Catalán. Tras la flexión incrementa la presencia de postnáuplios, aparecen los cladóceros y desaparece la selección de huevos de copépodo.
4. El proceso de diversificación de la dieta es diferente entre las larvas de las dos áreas estudiadas. Las larvas del mar Catalán diversifican su dieta antes que las del mar Cantábrico debido a que la flexión de la notocorda se da en tallas menores con el consecuente aumento de la capacidad natatoria para poder capturar presas más móviles.
5. Las diferencias en la dieta de las dos poblaciones larvarias estudiadas están determinadas tanto por la selección activa de presas como por la disponibilidad de presas en el medio, lo que indica que las preferencias innatas junto con la disponibilidad de presas que ofrece el entorno trófico condicionan la alimentación larvaria. En consecuencia, ambos factores han de tenerse en consideración a la hora de estudiar su ecología trófica.

6. Las larvas de anchoa europea del mar Catalán y del mar Cantábrico muestran patrones morfométricos claramente diferenciados. Las larvas del mar Catalán tiene una cabeza y una mandíbula proporcionalmente mayor que las larvas del mar Cantábrico. Estas diferencias sugieren una diferenciación ecotípica para dar respuesta específica al reto de adaptarse a entornos ambientales diferentes.
7. Las larvas en estadio de preflexión muestran una cabeza y un pedúnculo caudal proporcionalmente menores que las larvas en estadio de postflexión. El evento de la flexión de la notocorda marca una diferencia morfométrica que da respuesta al cambio en el patrón natatorio y al aumento de la capacidad de captura de presas.
8. El patrón morfométrico diferenciado condiciona la dieta larvaria. Dado que el periodo de preflexión se prolonga en el mar Cantábrico y en consecuencia, también perduran el modelo natatorio anguiliforme y las estructuras de la cabeza y la mandíbula proporcionalmente menores, la dieta basada en presas menos móviles y más fáciles de capturar se mantiene hasta tallas mayores que en el mar Catalán.
9. El análisis discriminante mediante variables morfométricas supone una herramienta eficaz para determinar las diferencias entre poblaciones larvarias así como los eventos ontogénicos en una misma población.
10. La morfología y la alometría de las larvas de anchoa europea difiere significativamente entre los ejemplares fijados en formaldehído y en etanol. Las relaciones alométricas son diferentes respecto a la longitud y anchura de la cabeza, la longitud de la mandíbula y la longitud del tracto digestivo. En las larvas fijadas en formaldehído las medidas de la cabeza son proporcionalmente mayores y las medidas del cuerpo son proporcionalmente menores que en las larvas fijadas en etanol, por lo que para estudios morfométricos se hace necesario homologar las medidas en función de las relaciones alométricas.

# Bibliografía





- Ahlstrom, E. (1976). Maintenance of quality in fish eggs and larvae collected during plankton hauls. *Zooplankton fixation and preservation*. Ed. por H. Steedman. Vol. 4. Monographs on Oceanographic Methodology. Paris: Unesco Press. Cap. 16, págs. 313-318 (vid. págs. 7, 101).
- Ajah, P. O. y Nunoo, F. K. E. (2003). The effects of four preservation methods on length, weight and condition factor of the clupeid *Sardinella aurita* Val. 1847. *Journal of Applied Ichthyology* 19.6, págs. 391-393. DOI: 10.1111/j.1439-0426.2003.00484.x (vid. pág. 10).
- Aldanondo, N.; Cotano, U.; Tiepolo, M.; Boyra, G. e Irigoien, X. (2010). Growth and movement patterns of early juvenile European anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) in the Bay of Biscay based on otolith microstructure and chemistry. *Fish. Oceanogr.* 19, págs. 196-208. DOI: 10.1111/j.1365-2419.2010.00537.x (vid. pág. 8).
- Alexander, R. M. (1970). *Functional design in fishes*. London: Hutchinson University Library, pág. 160 (vid. pág. 86).
- Allendorf, F.; Ryman, N. y Utter, F. (1987). Genetics and fishery management: past, present, and future. *Population genetics and fishery management*. Ed. por N. Ryman y F. Utter. Caldwell, New Jersey, USA: Blackburn Press. Cap. 1, págs. 1-20 (vid. pág. 85).
- Arthur, D. K. (1976). Food and feeding of larvae of three fishes occurring in the California Current, *Sardinops Sagax*, *Engraulis mordax*, and *Trachurus symmetricus*. *Fishery Bulletin* 74.3, págs. 517-530 (vid. págs. 6, 58).
- Bachiller, E. e Irigoien, X. (2012). Allometric relations and consequences for feeding in small pelagic fish in the Bay of Biscay. *ICES Journal of Marine Science* 70.1, págs. 232-243. DOI: 10.1093/icesjms/fss171 (vid. pág. 9).
- Bailey, K. y Houde, E. (1989). Predation on Eggs and Larvae of Marine Fishes and the Recruitment Problem. *Advances in Marine Biology* 25, págs. 1-83. DOI: 10.1016/S0065-2881(08)60187-X (vid. pág. 5).
- Bakun, A. y Parrish, R. H. (1991). Comparative studies of coastal pelagic fish reproductive habitats: the anchovy (*Engraulis anchoita*) of the southwestern Atlantic. *ICES Journal of Marine Science* 48.3, págs. 343-361. DOI: 10.1093/icesjms/48.3.343 (vid. pág. 8).
- Bakun, A. y Parrish, R. (1982). Turbulence, transport and pelagic fish in the California and Peru Current System. *Calif. Coop. Ocean. Fish. Investig. Reports* XXIII, págs. 99-108 (vid. pág. 8).

- Bakun, A. (1985). Comparative studies and the recruitment problem: searching for generalizations. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports XXVI*, págs. 30-40 (vid. pág. 8).
- Batty, R. S. (1984). Development of swimming movements and musculature of larval herring (*Clupea harengus*). *Journal of Experimental Biology* 110.1, págs. 217-229 (vid. pág. 107).
- Beacham, T. D. (1990). A genetic analysis of meristic and morphometric variation in chum salmon (*Oncorhynchus keta*) at three different temperatures. en. *Canadian Journal of Zoology* 68.2, págs. 225-229. DOI: 10.1139/z90-033 (vid. pág. 84).
- Bembo, D. G.; Carvalho, G. R.; Cingolani, N.; Arneri, E.; Giannetti, G. y Pitcher, T. J. (1996). Allozymic and morphometric evidence for two stocks of the European anchovy *Engraulis encrasicolus* in Adriatic waters. *Marine Biology* 126.3, págs. 529-538. DOI: 10.1007/BF00354635 (vid. págs. 9, 89).
- Bergeron, J. (2009). Nutritional condition of anchovy *Engraulis encrasicolus* larvae in connection with mesozooplankton feeding catabolism in the southern Bay of Biscay, NE Atlantic. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 377, págs. 76-83. DOI: 10.1016/j.jembe.2009.06.019 (vid. págs. 9, 59).
- Blaxter, J. H. S. y Staines, M. E. (1971). Food searching potential in marine fish larvae. *Fourth European marine biology symposium*. Ed. por D. Crisp. Cambridge: Cambridge University Press Cambridge, págs. 467-485 (vid. pág. 108).
- Bode, A. y Fernández, E. (1992). Influence of water-column stability on phytoplankton size and biomass succession patterns in the central Cantabrian Sea (Bay of Biscay). *Journal of Plankton Research* 14.6, págs. 885-902. DOI: 10.1093/plankt/14.6.885 (vid. pág. 18).
- Boeuf, G. y Le Bail, P.-Y. (1999). Does light have an influence on fish growth? *Aquaculture* 177.1-4, págs. 129-152. DOI: 10.1016/S0044-8486(99)00074-5 (vid. pág. 4).
- Boeuf, G. y Payan, P. (2001). How should salinity influence fish growth? *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology & Pharmacology* 130.4, págs. 411-423. DOI: 10.1016/S1532-0456(01)00268-X (vid. págs. 4, 85).
- Borja, Á.; Egaña, J.; Valencia, V.; Franco, J. y Castro, R. (2000a). 1947-1997, Estudio y validación de una serie de datos diarios de temperatura del agua del mar en San Sebastián, procedente de su Aquarium. *Oceanografika* 3, págs. 139-152 (vid. pág. 18).
- Borja, Á.; Fontán, A.; Sáenz, J.; Valencia, V.; Borja, A.; Fontan, A. y Saenz, J. (2008). Climate, oceanography, and recruitment: the case of the Bay of Biscay anchovy

- (*Engraulis encrasicolus*). en *Fisheries Oceanography* 17.6, págs. 477-493. DOI: 10. 1111/j. 1365-2419. 2008. 00494. x (vid. pág. 9).
- Borja, Á.; Uriarte, A.; Valencia, V.; Motos, L. y Uriarte, A. (1996). Relationships between anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) recruitment and the environment in the Bay of Biscay. *Scientia Marina* 60.Supl. 2, págs. 179-192 (vid. pág. 9).
- Borja, Á.; Valencia, V.; Castro, R.; Franco, J.; Bald, J.; Uriarte, A.; Mendizabal, M. y Aguirrezabalaga, F. (2000b). Establecimiento de las bases técnicas de conocimiento del área de San Juan de Gaztelugatxe con vistas a su posible declaración como reserva marina. *Informes Técnicos* 87, pág. 152 (vid. pág. 18).
- Borme, D.; Tirelli, V.; Brandt, S.; Fonda Umani, S. y Arneri, E. (2009). Diet of *Engraulis encrasicolus* in the northern Adriatic Sea (Mediterranean): Ontogenetic changes and feeding selectivity. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 392, págs. 193-209. DOI: 10. 3354/meps08214 (vid. págs. 8, 59, 109).
- Brander, K. (1994). Patterns of distribution, spawning, and growth in North Atlantic cod: the utility of inter-regional comparisons. *ICES Marine Science Symposia* 198, págs. 406-413 (vid. pág. 8).
- Bremigan, M. T. y Stein, R. A. (1994). Gape-dependent larval foraging and zooplankton size: implications for fish recruitment across systems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51.4, págs. 913-922 (vid. pág. 107).
- Brett, J. (1979). Environmental factors and growth. *Fish Physiology: Bioenergetics and Growth*. Ed. por W. Hoar; D. Randall y J. Brett. Vol. 8. Fish Physiology. New York: Academic Press. Cap. 10, págs. 599-675. ISBN: 9780123504081. DOI: 10.1016/S1546-5098(08)60033-3 (vid. pág. 107).
- Brothers, E. B. (1987). Methodological approaches to the examination of otoliths in aging studies. *Age and growth of fish*. Ed. por R. Summerfelt y G. Hall. Iowa: Iowa State University Press, Ames, Iowa, págs. 319-330 (vid. pág. 7).
- Buchheister, A. y Wilson, M. (2005). Shrinkage correction and length conversion equations for *Theragra chalcogramma*, *Mallotus villosus* and *Thaleichthys pacificus*. *J. Fish Biol.* 67, págs. 541-548. DOI: 10. 1111/j. 0022 - 1112. 2005. 00741. x (vid. págs. 10, 103).
- Buckley, L. J. y Bulow, F. J. (1987). Techniques for the estimation of RNA, DNA, and protein in fish. *Age and growth of fish*. Ed. por R. Summerfelt y G. Hall. Iowa: Iowa State University Press: Ames, IA, págs. 345-354 (vid. pág. 7).

- Buskey, E. J.; Coulter, C. y Strom, S. (1993). Locomotory Patterns of Microzooplankton: Potential Effects on Food Selectivity of Larval Fish. *Bulletin of Marine Science* 53.1, págs. 29-43 (vid. págs. 5, 6, 108).
- Butler, J. y Pickett, D. (1988). Age-specific vulnerability of Pacific Sardine, *Sardinops Sagax*, larvae to predation by Northern Anchovy, *Engraulis Mordax*. *Fish. Bull.* 86, págs. 163-167 (vid. pág. 5).
- Calbet, A.; Garrido, S.; Saiz, E.; Alcaraz, M. y Duarte, C. (2001). Annual Zooplankton Succession in Coastal NW Mediterranean Waters: The Importance of the Smaller Size Fractions. *Journal of Plankton Research* 23.3, págs. 319-331. DOI: 10.1093/plankt/23.3.319 (vid. pág. 20).
- Caneco, B.; Silva, A. y Morais, A. (2004). Morphometric variation among anchovy (*Engraulis encrasicolus*, L.) populations from the Bay of Biscay and Iberian waters. *ICES CM 2004/EE: 24* (vid. pág. 9).
- Carl, L. M. y Healey, M. C. (1984). Differences in enzyme frequency and body morphology among three juvenile life history types of chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) in the Nanaimo River, British Columbia. en. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 41.7, págs. 1070-1077. DOI: 10.1139/f84-125 (vid. pág. 107).
- Catalán, I.; Folkvord, A.; Palomera, I.; Quílez-Badía, G.; Kallianoti, F.; Tselepidis, A. y Kallianotis, A. (2010). Growth and feeding patterns of European anchovy (*Engraulis encrasicolus*) early life stages in the Aegean Sea (NE Mediterranean). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 86, págs. 299-312. DOI: 10.1016/j.ecss.2009.11.033 (vid. págs. 8, 58-61).
- Checkley, D. (1982). Selective Feeding by Atlantic Herring (*Clupea harengus*) Larvae on Zooplankton in Natural Assemblages. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* DOI: 10.3354/meps009245 (vid. pág. 61).
- Cheeson, J. (1978). Measuring preference in selective predation. *Ecology* 59, págs. 211-215. DOI: 10.2307/1936364 (vid. pág. 34).
- Chícharo, M. (1998). Nutritional condition and starvation in *Sardina pilchardus* (L.) larvae off southern Portugal compared with some environmental factors. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 225.1, págs. 123-137. DOI: 10.1016/S0022-0981(97)00212-8 (vid. pág. 4).
- Chouvelon, T.; Chappuis, A.; Bustamante, P.; Lefebvre, S.; Mornet, F.; Guillou, G.; Violamer, L. y Dupuy, C. (2014). Trophic ecology of European sardine *Sardina pilchardus* and European anchovy *Engraulis encrasicolus* in the Bay of Biscay (north-east Atlantic) inferred from  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values of fish and identified mesozooplankto-

- nic organisms. *Journal of Sea Research* 85, págs. 277-291. DOI: 10.1016/j.seares.2013.05.011 (vid. pág. 9).
- Ciechomski, J. (1967). *Investigations of food and feeding habits of larvae and juveniles of the Argentine anchovy Engraulis anchoita*. Inf. téc., págs. 72-81 (vid. págs. 58, 60).
- Cochrane, K. L. y Hutchings, L. (1995). A structured approach to using biological and environmental parameters to forecast anchovy recruitment. *Fisheries Oceanography* 4.2, págs. 102-127. DOI: 10.1111/j.1365-2419.1995.tb00066.x (vid. pág. 5).
- Conway, D.; Coombs, S. y Smith, C. (1998). Feeding of anchovy *Engraulis encrasicolus* larvae in the northwestern Adriatic Sea in response to changing hydrobiological conditions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 175, págs. 35-49. DOI: 10.3354/meps175035 (vid. págs. 58-60, 109).
- Conway, D.; Tranter, P. y Coombs, S. (1993). Digestion of natural food by larval and post-larval turbot *Scophthalmus maximus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 100, págs. 221-231 (vid. pág. 8).
- Cotano, U.; Irigoien, X.; Etxebeste, E.; Álvarez, P.; Zarauz, L.; Mader, J.; Ferrer, L.; Alvarez, P.; Zarauz, L.; Mader, J. y Ferrer, L. (2008). Distribution, growth and survival of anchovy larvae (*Engraulis encrasicolus* L.) in relation to hydrodynamic and trophic environment in the Bay of Biscay. *J. Plankton Res.* 30, págs. 467-481. DOI: 10.1093/plankt/fbn011 (vid. pág. 8).
- Cruzado, A.; Velásquez, Z.; Pérez, M. d. C.; Bahamón, N.; Grimaldo, N. y Ridolfi, F. (2002). Nutrient fluxes from the Ebro River and subsequent across-shelf dispersion. *Cont. Shelf Res.* 22, págs. 349-360. DOI: 10.1016/S0278-4343(01)00060-7 (vid. pág. 19).
- Cruzado, A. y Velasquez, Z. (1990). Nutrients and phytoplankton in the Gulf of Lions, northwestern Mediterranean. *Cont. Shelf Res.* 10, págs. 931-942. DOI: 10.1016/0278-4343(90)90068-W (vid. pág. 19).
- Cunningham, M. K.; Granberry Jr, W. F. y Pope, K. L. (2000). Shrinkage of inland silverside larvae preserved in ethanol and formalin. *North American Journal of Fisheries Management* 20.3, págs. 816-818 (vid. págs. 10, 101, 102).
- Cushing, D. (1972). The production cycle and the numbers of marine fish. *Symposia of the Zoological Society of London* 20, págs. 213-232 (vid. pág. 5).
- Cushing, D. (1990). Plankton production and year-class strength in fish populations: an update of the match/mismatch hypothesis. *Advances in Marine Biology* 26, págs. 249-293 (vid. págs. 4, 5).

- Cuttitta, A.; Patti, B.; Maggio, T.; Quinci, E. M.; Pappalardo, A. M.; Ferrito, V.; De Pinto, V.; Torri, M.; Falco, F.; Nicosia, A.; Musco, M.; Armeri, G. M.; Placenti, F.; Tranchida, G.; Mifsud, R.; Bonanno, A. y Mazzola, S. (2015). Larval population structure of *Engraulis encrasicolus* in the Strait of Sicily as revealed by morphometric and genetic analysis. *Fisheries Oceanography* 24.2, págs. 135-149. DOI: 10.1111/fog.12098 (vid. págs. 9, 87, 89).
- Dabrowski, K. y Bardega, R. (1984). Mouth size and predicted food size preferences of larvae of three cyprinid fish species. *Aquaculture* 40.1, págs. 41-46. DOI: 10.1016/0044-8486(84)90214-X (vid. pág. 61).
- Detwyler, R. y Houde, E. (1970). Food selection by laboratory-reared larvae of the scaled sardine *Harengula pensacolatae* (*Piscis, Clupeidae*) and the bay anchovy *Anchoa mitchilli* (*Piscis, Engraulidae*). *Mar. Biol.* 7, págs. 214-222. DOI: 10.1007/BF00367491 (vid. pág. 61).
- Díaz, E.; Txurruka, J. y Villate, F. (2008). Biochemical composition and condition in anchovy larvae *Engraulis encrasicolus* during growth. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 361, págs. 227-238. DOI: 10.3354/meps07443 (vid. pág. 9).
- Díaz, E.; Txurruka, J. y Villate, F. (2009). Biochemical composition and somatic growth of pelagic larvae of three fish species from the Bay of Biscay. *Marine Ecology Progress Series* 382, págs. 173-183. DOI: 10.3354/meps07941 (vid. pág. 9).
- Dickmann, M.; Moellmann, C. y Voss, R. (2007). Feeding ecology of Central Baltic sprat *Sprattus sprattus* larvae in relation to zooplankton dynamics: implications for survival. *Mar. Ecol. Prog.* 342.277-289. DOI: 10.3354/meps342277 (vid. pág. 5).
- Díez, I.; Secilla, A.; Santolaria, A. y Gorostiaga, J. (2000). The north coast of Spain. *Seas at the millennium: an environmental evaluation: 1. Regional chapters: Europe, The Americas and West Africa*. Ed. por C. Sheppard. Amsterdam: Pergamon, págs. 135-140. ISBN: ISBN 0-08-043207-7. XXI, 934 pp (vid. pág. 18).
- Drenner, R. W.; Strickler, J. R. y O'Brien, W. J. (1978). Capture probability: the role of zooplankton escape in the selective feeding of planktivorous fish. *Journal of the Fisheries Board of Canada* 35.10, págs. 1370-1373 (vid. pág. 109).
- Ehlinger, T. J. y Wilson (1988). Complex foraging polymorphism in bluegill sunfish. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 85.6, págs. 1878-1882 (vid. pág. 107).
- Estrada, M. y Margalef, R. (1988). Supply of nutrients to the Mediterranean photic zone along a persistent front. en. *Oceanologica Acta, Special issue* (vid. pág. 20).
- Ferreira, P. y Ré, P. (1993). Feeding of larval anchovy, *Engraulis encrasicolus* (L.), in the Mira estuary (Portugal). *Portugalicae Zoologica* 2.3, págs. 25-37 (vid. pág. 59).

- Fey, D. (1999). Effects of preservation technique on the length of larval fish: methods of correcting estimates and their implication for studying growth rates. *Archive of Fishery and Marine Research* 47, págs. 17-29 (vid. pág. 101).
- Fey, D. (2002). Length correction of larval and early-juvenile herring (*Clupea harengus* L.) and smelt (*Osmerus eperlanus* L.) after preservation in formalin and alcohol. (Vid. págs. 101, 103).
- Fey, D. (2012). Length adjustment of larval and early-juvenile cod (*Gadus morhua*) after up to 3 years of preservation in alcohol. *Journal of Applied Ichthyology* 28.4, págs. 665-666 (vid. pág. 103).
- Fey, D. y Hare, J. (2005). Length correction for larval and early-juvenile Atlantic menhaden (*Brevoortia tyrannus*) after preservation in alcohol. *Fishery Bulletin* 103.4, págs. 725-727 (vid. págs. 102, 103).
- Fisher, S. J.; Anderson, M. R. y Willis, D. W. (1998). Total length reduction in preserved yellow perch larvae. *North American Journal of Fisheries Management* 18.3, págs. 739-742 (vid. págs. 10, 102).
- Font, J.; Salat, J. y Tintore, J. (1988). Permanent features of the circulation in the Catalan Sea. en. *Oceanologica Acta, Special issue* (vid. pág. 19).
- Fortier, L. y Harris, R. (1989). Optimal foraging and density-dependent competition in marine fish larvae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 51, págs. 19-33 (vid. pág. 5).
- Fortier, L. y Villeneuve, A. (1996). Cannibalism and predation on fish larvae by larvae of Atlantic mackerel, *Scomber scombrus*: trophodynamics and potential impact on recruitment. *Fishery Bulletin* 94.2, págs. 268-281 (vid. pág. 5).
- Fowler, G. y Smith, S. (1983). Length changes in silver hake (*Merluccius bilinearis*) larvae: effects of formalin, ethanol, and freezing. en. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 40.7, págs. 866-870 (vid. págs. 10, 93, 101, 102).
- Fox, C. (1996). Length changes in herring (*Clupea harengus*) larvae: effects of capture and storage in formaldehyde and alcohol. *J. Plankton Res.* 18, págs. 483-493 (vid. pág. 10).
- Froese, R. (1990). Growth strategies of fish larvae. *ICES Conferences and Meetings* L91, págs. 1-20 (vid. págs. 86, 109).
- Fuiman, L. (1983). Growth gradients in fish larvae. *Journal of Fish Biology* 23.1, págs. 117-123. DOI: 10.1111/j.1095-8649.1983.tb02886.x (vid. págs. 85, 86).

- Fuiman, L. (1997). What can flatfish ontogenies tell us about pelagic and benthic lifestyles? *Journal of Sea Research* 37.3-4, págs. 257-267. DOI: 10.1016/S1385-1101(97)00013-0 (vid. pág. 67).
- Fuiman, L. e Higgs, D. (1997). Ontogeny, growth and recruitment process. en *Early life history and recruitment in fish populations*. Ed. por R. C. Chambers y E. A. Trippel. Amsterdam: Springer Netherlands, págs. 225-249. ISBN: 978-94-010-7144-4. DOI: 10.1007/978-94-009-1439-1 (vid. pág. 84).
- Fuiman, L.; Poling, K. e Higgs, D. (1998). Quantifying developmental progress for comparative studies of larval fishes. *Copeia* 1998.3, págs. 602-611 (vid. págs. 84, 107).
- Gisbert, E.; Merino, G.; Muguet, J. B.; Bush, D.; Piedrahita, R. H. y Conklin, D. E. (2002). Morphological development and allometric growth patterns in hatchery-reared California halibut larvae. *Journal of Fish Biology* 61.5, págs. 1217-1229. DOI: 10.1111/j.1095-8649.2002.tb02466.x (vid. págs. 85, 86, 88).
- Gomez, M. I.; Sanchez, S.; Fuentes, C. M.; Gómez, M. I. y Sánchez, S. (2014). Shrinkage of *Prochilodus lineatus* (Valenciennes, 1847) larvae preserved in either ethyl-alcohol or formalin in relation to their developmental stage and feeding condition. *Journal of Applied Ichthyology* 30.1, págs. 140-144. DOI: 10.1111/jai.12308 (vid. págs. 7, 10, 102).
- Gould, S. J. (1966). Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biological reviews* 41, págs. 587-640. DOI: 10.1111/j.1469-185X.1966.tb01624.x. arXiv: 0013966054 (vid. pág. 68).
- Govoni, J.; Boehlert, G. y Watanabe, Y. (1986a). The physiology of fish digestion in fish larvae. *Environ. Biol. fishes* 16, págs. 59-77. DOI: doi:10.1007/BF00005160 (vid. pág. 31).
- Govoni, J.; Hoss, D. y Chester, A. (1983). Comparative feeding of three species of larval fishes in the Northern Gulf of Mexico: *Brevoortia patronus*, *Leiostomus xanthurus*, and *Micropogonias undulates*. *Marine Ecology Progress Series* 13.2-3, págs. 189-199. DOI: 10.3354/meps013189 (vid. pág. 6).
- Govoni, J.; Ortner, P.; Al-Yamani, F. e Hill, L. (1986b). Selective feeding of spot, *Leiostomus xanthurus*, and Atlantic croaker, *Micropogonias undulatus*, larvae in the northern Gulf of Mexico. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* DOI: 10.3354/meps028175 (vid. págs. 5, 62).
- Grant, W. S. y Utter, F. M. (1984). Biochemical population genetics of Pacific herring (*Clupea pallasii*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 41.6, págs. 856-864 (vid. págs. 87, 89).

- Al-Hassan, L. (1993). Effect of freezing, formalin, and alcohol on certain body proportions of the clupeid fish *Nematalosa nasus*, collected from the Khor al-Zubair area (northwest region of the Arabian Gulf). *Acta Hydrobiologica* 35.2, págs. 179-183 (vid. págs. 7, 10).
- Al-Hassan, L.; Bujawari, J. y El-Silini, O. (2000). The effect of some preservatives and freezing on certain body dimensions of two species of the family *Mullidae* collected from Benghazi waters, Libya. *Acta Ichthyologica et Piscatoria* 30.2, págs. 127-135 (vid. págs. 7, 10).
- Hay, D. E. (1982). Fixation shrinkage of herring larvae: effects of salinity, formalin concentration, and other factors. en. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 39.8, págs. 1138-1143. DOI: 10.1139/f82-151 (vid. págs. 7, 10, 101).
- Hillgruber, N.; Haldorson, L. y Paul, A. (1995). Feeding selectivity of larval walleye pollock *Theragra chalcogramma* in the oceanic domain of the Bering Sea. *Marine Ecology Progress Series* 120, págs. 1-10 (vid. págs. 6, 61).
- Hjoeleifsson, E.; Klein-MacPhee, G.; Hjorleifsson, E. y Klein-MacPhee, G. (1992). Estimation of live standard length of winter flounder *Pleuronectes americanus* larvae from formalin-preserved, ethanol-preserved and frozen specimens. *Marine Ecology Progress Series* 82.1, págs. 13-19 (vid. págs. 10).
- Hjort, J. (1926). Fluctuations in the year classes of important food fishes. *ICES J. Mar. Sci.* 1, págs. 5-38. DOI: doi:10.1093/icesjms/1.1.5 (vid. págs. 22).
- Hjort, J. (1914). Fluctuations in the great fisheries of Northern Europe viewed in the light of biological research. eng. *Rapports et Procès-Verbaux des Réunions dans le Conseil Permanent International pour L'exploration de la Mer* 20, págs. 1-228 (vid. págs. 4, 5).
- Holliday, F. G. T. y Blaxter, J. H. S. (2009). The effects of salinity on the developing eggs and larvae of the herring. English. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 39.03, págs. 591. DOI: 10.1017/S0025315400013564 (vid. págs. 85).
- Houde, E. (1989). Comparative growth, mortality, and energetics of marine fish larvae: temperature and implied latitudinal Effects. *Fishery Bulletin* 87, págs. 471-495 (vid. págs. 4, 84).
- Hunter, J. (1980). The feeding behaviour and ecology of marine fish larvae. *Fish Behavior and Its Use in the Capture and Culture of Fishes*. Ed. por J. Bardach; J. Magnuson; R. May y J. Reinhart. Manila: ICLARM Conference Proceedings, págs. 87-330. ISBN: 0115-4389 (vid. págs. 6, 31).

- Hunter, J. (1981). Feeding ecology and predation of marine fish larvae. *Marine Fish Larvae*. Ed. por R. Lasker. Washington: Washington Sea Grant Program, págs. 33-79. ISBN: 0-295-95883-9 (vid. pág. 108).
- Huxley, J. (1932). *Problems of relative growth*. London: Methuen & Co. Ltd., pág. 319 (vid. pág. 68).
- Iles, T. y Sinclair, M. (1982). Atlantic herring: stock discreteness and abundance. *Science* 215, págs. 627-633. DOI: 10.1126/science.215.4533.627 (vid. pág. 6).
- Irigoién, X.; Cotano, U.; Boyra, G.; Santos, M.; ALVAREZ, P.; OTHEGUY, P.; Etxebeste, E.; Uriarte, A.; Ferrer, L. e Ibaibarriaga, L. (2008). From egg to juvenile in the Bay of Biscay: spatial patterns of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) recruitment in a non-upwelling region. *Fish. Oceanogr.* 17, págs. 446-462. DOI: 10.1111/j.1365-2419.2008.00492.x (vid. pág. 8).
- Irigoién, X.; Fiksen, U.; Cotano, U.; Uriarte, A.; Alvarez, P.; Arrizabalaga, H.; Boyra, G.; Santos, M.; Sagarminaga, Y.; Otheguy, P.; Etxebeste, E.; Zarauz, L.; Artetxe, I. y Motos, L. (2007). Could Biscay Bay Anchovy recruit through a spatial loophole? *Prog. Oceanogr.* 74, págs. 132-148. DOI: 10.1016/j.poccean.2007.04.011 (vid. pág. 8).
- Islam, M. y Tanaka, M. (2009). Diet and prey selection in larval and juvenile Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in Ariake Bay, Japan. *Aquat. Ecol.* 43, págs. 549-558. DOI: 10.1007/s10452-008-9207-6 (vid. pág. 58).
- Jawad, L. A. (2003). The effect of formalin, alcohol and freezing on some body proportions of *Engraulis japonicus* (Pisces: Carangidae) collected from the Red Sea coast of Yemen. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 38.2, págs. 77-80 (vid. pág. 10).
- Jenkins, G. P. (1987). Comparative diets, prey selection, and predatory impact of co-occurring larvae of two flounder species. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 110.2, págs. 147-170. DOI: 10.1016/0022-0981(87)90025-6 (vid. pág. 6).
- Jennings, S. (1991). The effects of capture, net retention and preservation upon lengths of larval and juvenile bass, *Dicentrarchus labrax* (L.). *J. Fish Biol.* 38, págs. 349-357. DOI: 10.1111/j.1095-8649.1991.tb03125.x (vid. pág. 101).
- Johston, I. y Hall, T. E. (2004). Mechanisms of Muscle Development and Responses to Temperature Change in Fish Larvae. Ed. por J. Govoni. Vol. 40. American Fisheries Society Symposium. Bethesda: American Fisheries Society, págs. 85-116 (vid. pág. 88).

- Kendall Jr., A. W.; Ahlstrom, E. H. y Moser, H. G. (1984). Early life history stages of fishes and their characters. *Ontogeny and systematics of fishes*. Ed. por H. G. Moser. Lawrence: Allen Press, págs. 11-22 (vid. pág. 3).
- Koumoundouros, G.; Divanach, P.; Anezaki, L. y Kentouri, M. (2001). Temperature-induced ontogenetic plasticity in sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *Marine Biology* 139.5, págs. 817-830. DOI: 10.1007/s002270100635 (vid. págs. 4, 69, 84, 88, 94).
- Kristoffersen, J. B. y Salvanes, A. G. V. (2012). Effects of formaldehyde and ethanol preservation on body and otoliths of *Maurollicus muelleri* and *Benthoosema glaciale*. en. *Sarsia* (vid. págs. 7, 10, 102).
- Last, J. (1980). The food of twenty species of fish larvae in the west-central North Sea. *Directorate of Fisheries Research. Ministry of Agriculture, Fisheries and Food* (vid. pág. 5).
- Lavín, A.; Valdés, L.; Gil, J. y Moral, M. (1998). Seasonal and inter-annual variability in properties of surface water off Santander, Bay of Biscay, 1991-1995. *Oceanologica Acta* 21.2, págs. 179-190. DOI: 10.1016/S0399-1784(98)80007-8 (vid. pág. 18).
- Lehtiniemi, M.; Hakala, T.; Saesmaa, S. y Viitasalo, M. (2007). Prey selection by the larvae of three species of littoral fishes on natural zooplankton assemblages. *Aquat. Ecol.* 41, págs. 85-94. DOI: 10.1007/s10452-006-9042-6 (vid. pág. 6).
- Lleonart, J.; Salat, J. y Torres, G. J. (2000). Removing allometric effects of body size in morphological analysis. *Journal of Theoretical Biology* 205.1, págs. 85-93. DOI: 10.1006/jtbi.2000.2043 (vid. págs. 69, 95).
- Llopiz, J. y Cowen, R. (2009). Variability in the trophic role of coral reef fish larvae in the oceanic plankton. *Marine Ecology Progress Series* 381, págs. 259-272 (vid. pág. 59).
- MacKenzie, B. (2000). Turbulence, larval fish ecology and fisheries recruitment: a review of field studies. *Oceanol.* 23, págs. 357-375 (vid. pág. 4).
- Marcil, J.; Swain, D. P. y Hutchings, J. a. (2006). Genetic and environmental components of phenotypic variation in body shape among populations of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). *Biological Journal of the Linnean Society* 88.3, págs. 351-365. DOI: 10.1111/j.1095-8312.2006.00656.x (vid. págs. 84, 87).
- Martinez, P. A.; Berbel-Filho, W. M. y Jacobina, U. P. (2012). Is formalin fixation and ethanol preservation able to influence in geometric morphometric analysis? Fishes as a case study. *Zoomorphology* 132.1, págs. 87-93. DOI: 10.1007/s00435-012-0176-x (vid. pág. 10).

- May, R. C. (1974). Larval Mortality in Marine Fishes and the Critical Period Concept. en. *The Early Life History of Fish*. Ed. por J. H. S. Blaxter. New York: Springer Berlin Heidelberg, págs. 3-19. ISBN: 978-3-642-65854-9. DOI: 10.1007/978-3-642-65852-5 (vid. pág. 5).
- Maynou, F.; Olivar, M. y Emelianov, M. (2008). Patchiness and spatial structure of the early developmental stages of clupeiforms in the NW Mediterranean Sea. *J. Plankton Res.* 30, págs. 873-883. DOI: 10.1093/plankt/fbn048 (vid. págs. 27, 59).
- Mayr, E. (1985). *The growth of biological thought*. Cambridge, MA: Belknap Press, pág. 992. ISBN: 9780674364462 (vid. pág. 7).
- Menezes, M. R. (1994). Little genetic variation in the oil sardine, *Sardinella longiceps* Val., from the western coast of India. *Marine and Freshwater Research* 45.2, págs. 257-264 (vid. págs. 87, 89).
- Miller, T. J.; Crowder, L. B.; Rice, J. A. y Marschall, E. A. (1988). Larval Size and Recruitment Mechanisms in Fishes: Toward a Conceptual Framework. en. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45.9, págs. 1657-1670. DOI: 10.1139/f88-197 (vid. pág. 5).
- Miranda, A.; Cal, R. M. e Iglesias, J. (1990). Effect of temperature on the development of eggs and larvae of sardine *Sardina pilchardus* Walbaum in captivity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 140.1-2, págs. 69-77. DOI: 10.1016/0022-0981(90)90082-N (vid. pág. 4).
- Moku, M.; Mori, K. y Watanabe, Y. (2009). Shrinkage in the Body Length of Mysid Fish (*Diaphus Slender-Type* spp.) Larvae with Various Preservatives. EN (vid. pág. 7).
- Morote, E.; Olivar, M.; Villate, F. y Uriarte, I. (2008). Diet of round sardinella, *Sardinella aurita*, larvae in relation to plankton availability in the NW Mediterranean. *J. Plankton Res.* 30, págs. 807-816. DOI: 10.1093/plankt/fbn039 (vid. págs. 27, 60, 61).
- Morote, E.; Olivar, M.; Villate, F. y Uriarte, I. (2010). A comparison of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) and sardine (*Sardina pilchardus*) larvae feeding in the Northwest Mediterranean: Influence of prey availability and ontogeny. *ICES J. Mar. Sci.* 67, págs. 897-908. DOI: 10.1093/icesjms/fsp302 (vid. págs. 8, 58-60, 62).
- Motos, L.; Cotano, U.; Coombs, S.; Álvarez, P. y Santos, M. (2004). Ichthyoplankton assemblages. *Oceanography and marine environment of the Basque Country*. Ed. por Á. Borja y M. Collins. Amsterdam: Elsevier. Cap. 17, págs. 425-454. ISBN: 0-444-5158-X (vid. pág. 19).

- Motos, L.; Uriarte, A. y Valencia, V. (1996). The spawning environment of the Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) *Scientia Marina* 60.2, págs. 117-140 (vid. págs. 3, 18).
- Munuera Fernandez, I. (2006). Ecología de la alimentación de las larvas de *Sardina Pilchardus* (Walbaum, 1792), *Scomber scombrus* (Linné, 1798) y *Engraulis encrasicolus* (Linné, 1798) en el Mar Cantábrico. Tesis doct. Universidad de Oviedo, pág. 137 (vid. pág. 9).
- Munuera Fernandez, I. y Gonzalez-Quiros, R. (2007). Analysis of feeding of *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792) larval stages in the central Cantabrian Sea. en. *Scientia Marina* 70.S1, págs. 131-139. DOI: 10.3989/scimar.2006.70s1131 (vid. págs. 58, 60).
- Murta, A. (2000). Morphological variation of horse mackerel (*Trachurus trachurus*) in the Iberian and North African Atlantic: implications for stock identification. *ICES Journal of Marine Science* 57.4, págs. 1240-1248. DOI: 10.1006/jmsc.2000.0810 (vid. págs. 9, 89).
- Nassal, B.; Burghard, W. y Maier, G. (1998). Predation by juvenile roach on the calanoid copepod *Eudiaptomus gracilis* and the cyclopoid copepod *Cyclops vicinus*: a laboratory investigation with mixed and single prey. en. *Aquatic Ecology* 32.4, págs. 335-340. DOI: 10.1023/A:1009995432725 (vid. pág. 109).
- Neville, C. y Beamish, C. (2007). Diets of larval Pacific hake, walleye pollock and Pacific herring in the Strait of Georgia. *Georgia Basin Puget Sound Research Conference Proceedings*. Vancouver, pág. 7 (vid. pág. 62).
- Olivar, P. M. y Shelton, P. A. (1993). Larval Fish Assemblages of the Benguela Current. *Bulletin of Marine Science* 53.2, págs. 450-474 (vid. pág. 5).
- Osse, J. y Van den Boogaart, J. (1995). Fish larvae, development, allometric growth, and the aquatic environment. *ICES Marine Science Symposia* 201, págs. 21-34 (vid. págs. 67, 84-86).
- Osse, J. y Van den Boogaart, J. (2004). Allometric growth in fish larvae: Timing and function. *Dev. Form Funct. Fishes Quest. Larval Adapt.* 40, págs. 167-194 (vid. pág. 6).
- Osse, J.; Van den Boogaart, J. G. M.; Snik, G. M. J. van y Sluys, L. van der (1997). Priorities during early growth of fish larvae. *Aquaculture* 155.1-4, págs. 249-258. DOI: 10.1016/S0044-8486(97)00126-9 (vid. págs. 7, 88, 107).

- Paffenhöfer, G.-A.; Strickler, J.; Lewis, K. y Richman, S. (1996). Motion behavior of nauplii and early copepodid stages of marine planktonic copepods. *Journal of Plankton Research* 18.9, págs. 1699-1715. DOI: 10.1093/plankt/18.9.1699 (vid. pág. 109).
- Palomera, I. (1992). Spawning of anchovy *Engraulis encrasicolus* in the northwestern Mediterranean relative to hydrographic features in the region. *Marine Ecology Progress Series* 79, págs. 215-223. DOI: 10.3354/meps079215 (vid. pág. 3).
- Patruno, M.; Radaelli, G.; Mascarello, F. y Candia Carnevali, M. D. (1998). Muscle growth in response to changing demands of functions in the teleost *Sparus aurata* (L.) during development from hatching to juvenile. *Anatomy and Embryology* 198.6, págs. 487-504. DOI: 10.1007/s004290050199 (vid. pág. 86).
- Pavlovskaja, R. (1961). La survie des larves de l'anchois de la mer Noire en fonction de leur alimentation. *Rapport Commission Internationale Mer Mediterranee* 16, págs. 345-350 (vid. pág. 59).
- Pearre, S. (1986). Ratio-based trophic niche breadths of fish, the Sheldon spectrum, and the size-efficiency hypothesis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1. DOI: 10.3354/meps027287 (vid. págs. 34, 59).
- Pedersen, O.; Tande, K.; Pedersen, T. y Slagstad, D. (2009). Advection and retention as life trait modulators of capelin larvae. A case study from the Norwegian coast and the Barents Sea. *Fisheries Research* 97.3, págs. 234-242. DOI: 10.1016/j.fishres.2009.02.008 (vid. pág. 5).
- Peña, R. y Dumas, S. (2009). Development and allometric growth patterns during early larval stages of the spotted sand bass *Paralabrax maculatofasciatus* (Percoidae: Serranidae). *Scientia Marina* 73.S1 (vid. pág. 86).
- Pepin, P. y Penney, R. (1997). Patterns of prey size and taxonomic composition in larval fish: are there general size-dependent models? *Journal of Fish Biology* 51.1A, págs. 84-100 (vid. págs. 6, 59).
- Petrik, C.; Kristiansen, T.; Lough, R. y Davis, C. (2009). Prey selection by larval haddock and cod on copepods with species-specific behavior: an individual-based model analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 396, págs. 123-143. DOI: 10.3354/meps08268 (vid. pág. 5).
- Plounevez, S. y Champalbert, G. (1999). Feeding behaviour and trophic environment of *Engraulis encrasicolus* (L.) in the Bay of Biscay. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 49, págs. 177-191. DOI: 10.1006/ecss.1999.0497 (vid. pág. 9).

- Plounevez, S. y Champalbert, G. (2000). Diet, feeding behaviour and trophic activity of the anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) in the Gulf of Lions (Mediterranean Sea). *Oceanol.* 23, págs. 175-192 (vid. pág. 9).
- Politis, S. N.; Dahlke, F. T.; Butts, I. A.; Peck, M. A. y Trippel, E. A. (2014). Temperature, paternity and asynchronous hatching influence early developmental characteristics of larval Atlantic cod, *Gadus morhua*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 459, págs. 70-79. DOI: 10.1016/j.jembe.2014.05.020 (vid. pág. 87).
- Pollar, M.; Jaroensutasinee, M. y Jaroensutasinee, K. (2007). Morphometric analysis of *Tor tambroides* by stepwise discriminant and neural network analysis. *International Journal of Biological, Biomolecular, Agricultural, Food and Biotechnological Engineering* 1.9, págs. 16-20 (vid. págs. 9, 89).
- Porter, S. M.; Brown, A. L. y Bailey, K. M. (2001). Estimating live standard length of net-caught walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) larvae using measurements in addition to standard length. *Fishery Bulletin* 99.4, págs. 691-696 (vid. pág. 103).
- Prego, R. y Vergara, J. (1998). Nutrient fluxes to the Bay of Biscay from Cantabrian rivers (Spain). *Oceanologica Acta* 21.2, págs. 271-278. DOI: 10.1016/S0399-1784(98)80014-5 (vid. pág. 17).
- Quiñonez-Velázquez, C. (1996). Shrinkage of haddock larvae *Melanogrammus aeglefinus* Linnaeus (1758) preserved in ethanol. *Ciencias Marinas* 22.1, págs. 1-8 (vid. pág. 7).
- Raab, K.; Nagelkerke, L.; Boerée, C.; Rijnsdorp, A.; Temming, A. y Dickey-Collas, M. (2011). Anchovy *Engraulis encrasicolus* diet in the North and Baltic Seas. *J. Sea Res.* 65, págs. 131-140. DOI: 10.1016/j.seares.2010.09.002 (vid. pág. 8).
- Ratti, M. (1986). Estudio comparativo de caracteres merísticos y morfométricos de la anchoíta (*Engraulis anchoíta*). *Rev. Investig. y Desarro. Pesq.* 5, págs. 169-182 (vid. pág. 8).
- Ré, P. (1986). Otolith microstructure and the detection of life history events in sardine and anchovy larvae. *Cienc. Biol. Ecol. Syst.* 6, págs. 9-17 (vid. págs. 27, 59).
- Reid, J. (1967). Oceanic environments of the genus *Engraulis* around the world. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports* 11, pág. 5 (vid. pág. 85).
- Rice, J. A.; Crowder, L. B. y Binkowski, F. P. (1987). Evaluating Potential Sources of Mortality for Larval Bloater (*Coregonus hoyi*): Starvation and Vulnerability to Predation. en. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 44.2, págs. 467-472. DOI: 10.1139/f87-055 (vid. pág. 67).

- Robert, D.; Murphy, H. M.; Jenkins, G. P. y Fortier, L. (2014). Poor taxonomical knowledge of larval fish prey preference is impeding our ability to assess the existence of a critical period"driving year-class strength. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 71.8, págs. 2042-2052. DOI: 10.1093/icesjms/fst198 (vid. pág. 9).
- Ronbough, P. J. (1997). The effects of temperature on embryonic and larval development. *Global Warming: Implications for Freshwater and Marine Fish*. Ed. por C. M. Wood y D. G. McDonald. Cambridge: Cambridge University Press, págs. 177-223 (vid. pág. 84).
- Rønneestad, I.; Yúfera, M.; Ueberschär, B.; Ribeiro, L.; Saele, Ø. y Boglione, C. (2013). Feeding behaviour and digestive physiology in larval fish: current knowledge, and gaps and bottlenecks in research. en. *Reviews in Aquaculture* 5.s1, S59-S98. DOI: 10.1111/raq.12010 (vid. pág. 5).
- Sabatés, A. y Saiz, E. (2000). Intra- and interspecific variability in prey size and niche breadth of myctophiform fish larvae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 201, págs. 261-271. DOI: 10.3354/meps201261 (vid. pág. 59).
- Saiz, E.; Calbet, A.; Atienza, D. y Alcaraz, M. (2007). Feeding and production of zooplankton in the Catalan Sea (NW Mediterranean). *Progress in Oceanography* 74.2-3, págs. 313-328. DOI: 10.1016/j.pocean.2007.04.004 (vid. pág. 20).
- Saka, S.; Firat, K. y Süzer, C. (2001). Effects Of Light Intensity On Early Life Development Of Gilthead Sea Bream Larvae (*Sparus aurata*) (vid. pág. 4).
- Salat, J.; Garcia, M. A.; Cruzado, A.; Palanques, A.; Arín, L.; Gomis, D.; Guillén, J.; León, A. de; Puigdefàbregas, J.; Sospedra, J. y Velásquez, Z. R. (2002). Seasonal changes of water mass structure and shelf slope exchanges at the Ebro Shelf (NW Mediterranean). *Continental Shelf Research* 22.2, págs. 327-348. DOI: 10.1016/S0278-4343(01)00031-0 (vid. pág. 20).
- Sampaio, L. A. y Bianchini, A. (2002). Salinity effects on osmoregulation and growth of the euryhaline flounder *Paralichthys orbignyanus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 269.2, págs. 187-196. DOI: 10.1016/S0022-0981(01)00395-1 (vid. pág. 4).
- Sampey, A.; McKinnon, A. D.; Meekan, M. G. y McCormick, M. (2007). Glimpse into guts: overview of the feeding of larvae of tropical shorefishes. *Marine Ecology Progress Series* 339, págs. 243-257 (vid. pág. 60).
- Sánchez-Velasco, L. (1998). Diet composition and feeding habits of fish larvae of two co-occurring species (*Piscis: Callionymidae* and *Bothidae*) in the North-western

- Mediterranean. *ICES J. Mar. Sci.* 55, págs. 299-308. DOI: 10.1006/jmsc.1997.0278 (vid. pág. 6).
- Santos, J.; Araújo, F. y Silva, D. (2009). Length correction for early-juvenile Brazilian herring *Sardinella janeiro* (Eigenmann, 1894) after preservation in formalin, ethanol and freezing. *Neotrop. Ichthyol.* 7, págs. 87-92. DOI: 10.1590/S1679-62252009000100011 (vid. pág. 10).
- Sanz, N.; Garcia-Marin, J.-L.; Vinas, J.; Roldan, M. y Pla, C. (2008). Spawning groups of European anchovy: population structure and management implications. *ICES Journal of Marine Science*, fsn128. DOI: 10.1093/icesjms/fsn128 (vid. págs. 85, 87).
- Sassa, C. (2009). Feeding ecology of *Symbolophorus californiensis* larvae (*Teleostei: Myctophidae*) in the southern transition region of the western North Pacific. *J. Mar. Biol. Assoc.* 90, págs. 1249-1256. DOI: 10.1017/S0025315409990464 (vid. pág. 59).
- Sassa, C. y Kawaguchi, K. (2004). Larval feeding habits of *Diaphus garmani* and *Myctophum asperum* (*Piscis: Myctophidae*) in the transition region of the western North Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 278, págs. 279-290. DOI: 10.3354/meps278279 (vid. págs. 34, 59).
- Scheiner, S. M. (1993). Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24, págs. 35-68 (vid. pág. 85).
- Shannon, C. (1948). A mathematical theory of communication. *Bell Syst. Technol. J.* 27, 379:423, págs. 623-656. DOI: 10.1145/584091.584093 (vid. pág. 34).
- Silva, A. (2003). Morphometric variation among sardine (*Sardina pilchardus*) populations from the northeastern Atlantic and the western Mediterranean. *ICES Journal of Marine Science* 60.6, págs. 1352-1360. DOI: 10.1016/S1054-3139(03)00141-3 (vid. págs. 9, 87, 89).
- Siokou-Frangou, I.; Christaki, U.; Mazzocchi, M.; Montresor, M.; Ribera d'Alcalá, M.; Vaqué D., Z. y A. (2010). Plankton in the open Mediterranean Sea: a review. *Biogeosciences* 7, págs. 1543-1586. DOI: 10.5194/bg-7-1543-2010 (vid. pág. 19).
- Smith, B. B. y Walker, K. F. (2003). Shrinkage of carp (*Cyprinus carpio L.*) after preservation in ethanol. *Marine and Freshwater Research* 54.2, págs. 113-116 (vid. págs. 7, 10).
- Somarakis, S. y Nikolioudakis, N. (2007). Oceanographic habitat, growth and mortality of larval anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in the northern Aegean Sea (eastern Mediterranean). *Mar. Biol.* 152, págs. 1143-1158. DOI: 10.1007/s00227-007-0761-6 (vid. pág. 59).

- Somarakis, S. y Nikolioudakis, N. (2010). What makes a late anchovy larva? the development of the caudal fin seen as a milestone in fish ontogeny. *J. Plankton Res.* 32, págs. 317-326. DOI: 10.1093/plankt/fbp132 (vid. págs. 59, 88).
- Somarakis, S.; Catalano, B. y Tsimenides, N. (1998). Catchability and retention of larval European anchovy, *Engraulis encrasicolus*, with bongo nets. *Fishery Bulletin* 96, págs. 917-925 (vid. pág. 107).
- Stoner, A. W. y Livingston, R. J. (1984). Ontogenetic patterns in diet and feeding morphology in sympatric sparid fishes from seagrass meadows. *Copeia*, págs. 174-187 (vid. pág. 108).
- Svanbäck, R. y Eklöv, P. (2003). Morphology dependent foraging efficiency in perch: a trade-off for ecological specialization? *Oikos* 102.2, págs. 273-284 (vid. pág. 108).
- Taggart, C. y Leggett, W. (1987). Short-term mortality in post-emergent larval capelin *Mallotus villosus*. II. Importance of food and predator density, and density-dependence. *Marine Ecology Progress Series* 41, págs. 219-229 (vid. pág. 5).
- Theilacker, G. (1980). Changes in body measurements of larval northern anchovy, *Engraulis mordax*, and other fishes due to handling and preservation. *Fish. Bull.* 78, págs. 685-692 (vid. págs. 10, 101, 102).
- Thorpe, R. S. (1975). Quantitative handling of characters useful in snake systematics with particular reference to intraspecific variation in the ringed snake *Natrix natrix* (L.) *Biological Journal of the Linnean Society* 7.1, págs. 27-43 (vid. págs. 69, 95).
- Thorpe, R. S. (1976). Biometric analysis of geographic variation and racial affinities. *Biological Reviews* 51.4, págs. 407-452 (vid. págs. 69, 95).
- Tintoré, J.; Wang, D.-P. y La Violette, P. E. (1990). Eddies and Thermohaline Intrusions of the Shelf/Slope Front off the Northeast Spanish Coast. *Journal of Geophysical Research* 95.C2, págs. 1627-1633 (vid. pág. 19).
- Tudela, S. y Palomera, I. (1997). Trophic ecology of the European anchovy *Engraulis encrasicolus* in the Catalan Sea (northwest Mediterranean). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 160, págs. 121-134 (vid. pág. 20).
- Tudela, S.; Palomera, I.; Quilez, G. y Quílez, G. (2002). Feeding of anchovy *Engraulis encrasicolus* larvae in the north-west Mediterranean. *J. Mar. Biol. Assoc.* 82, págs. 349-350. DOI: 10.1017/S0025315402005568 (vid. págs. 8, 58-60).

- Tudela, S. (1999). Morphological variability in a Mediterranean, genetically homogeneous population of the European anchovy, *Engraulis encrasicolus*. *Fisheries Research* 42.3, págs. 229-243. DOI: 10.1016/S0165-7836(99)00052-1 (vid. pág. 9).
- Turan, C.; Erguden, D.; Gurlek, M.; Basusta, N. y Turan, F. (2004). Morphometric structuring of the anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) in the Black, Aegean and North-eastern Mediterranean Seas. *Turkish Journal of Veterinary and Animal Sciences* 28.5, págs. 865-871 (vid. pág. 9).
- Turingan, R. G.; Beck, J. L.; Krebs, J. M. y Licamele, J. D. (2005). Development of feeding mechanics in marine fish larvae and the swimming behavior of zooplankton prey: implications for rearing marine fishes. *Copepods in aquaculture*. Ed. por C.-S. Lee; P. O'Bryen y N. Marcus. Iowa: Blackwell Publishing Ltd. Cap. 10, págs. 119-132. DOI: 10.1002/9780470277522.ch10 (vid. pág. 107).
- Uriarte, A. (1998). Sediment dynamics on the inner continental shelf of the Basque country (N. Spain). Tesis doct. University of Southampton, pág. 302 (vid. pág. 17).
- Urtizberea, A. y Fiksen, Ø. (2013). Effects of prey size structure and turbulence on feeding and growth of anchovy larvae. *Environ. Biol. Fishes* 96, págs. 1045-1063. DOI: 10.1007/s10641-012-0102-6 (vid. pág. 8).
- Urtizberea, A.; Fiksen, O.; Folkvord, A. e Irigoien, X. (2008). Modelling growth of larval anchovies including diel feeding patterns, temperature and body size. *Journal of Plankton Research* 30.12, págs. 1369-1383. DOI: 10.1093/plankt/fbn090 (vid. pág. 9).
- Valencia, V.; Franco, J.; Borja, Á. y Fontán, A. (2004). Hydrography of the southeastern Bay of Biscay. *Oceanography and Marine Environment of the Basque Country*. Amsterdam: Elsevier B.V. Cap. 7, págs. 159-194. ISBN: 0422-9894. DOI: 10.1016/S0422-9894(04)80045-X (vid. págs. 18, 19).
- Vandewalle, P.; Germeau, G.; Besancenet, P.; Parmentier, E. y Baras, E. (2005). Early development of the head skeleton in *Brycon moorei* (*Piscis, Ostariophysi, Characidae*). *Journal of Fish Biology* 66.4, págs. 996-1024. DOI: 10.1111/j.0022-1112.2005.00656.x (vid. pág. 85).
- Vangrieshem, A. (1985). Hydrologie et circulation profond. *Peuplements profonds du Golfe de Gascogne. Campagnes Biogas*. Ed. por L. Laubier y C. Moniot. Ifremer, págs. 43-70 (vid. pág. 17).
- Varsamos, S.; Nebel, C. y Charmantier, G. (2005). Ontogeny of osmoregulation in postembryonic fish: a review. *Comparative biochemistry and physiology. Part A, Molecular & integrative physiology* 141.4, págs. 401-29. DOI: 10.1016/j.cbpb.2005.01.013 (vid. pág. 85).

- Viitasalo, M.; Flinkman, J. y Viherluoto, M. (2001). Zooplanktivory in the Baltic Sea: a comparison of prey selectivity by *Clupea harengus* and *Mysis mixta*, with reference to prey escape reactions. *Marine Ecology Progress Series* 216, págs. 191-200 (vid. pág. 109).
- Villate, F.; Uriarte, I.; Irigoien, X.; Beaugrand, G. y Cotano, U. (2004). Zooplankton communities. *Oceanography and marine environment of the Basque Country*. Cap. 16, págs. 395-423. ISBN: 0-444-51581-X (vid. pág. 19).
- Von Herbing, I. H.; Gallager, S. M. y Halteman, W. (2001). Metabolic costs of pursuit and attack in early larval Atlantic cod. *Marine Ecology Progress Series* 2016, págs. 201-212 (vid. pág. 67).
- Voss, R.; Dickmann, M. y Schmidt, J. (2009). Feeding ecology of sprat (*Sprattus sprattus* L.) and sardine (*Sardina pilchardus* W.) larvae in the German Bight, North Sea. *Oceanologia* 51, págs. 117-138. DOI: 10.5697/oc.51-1.117 (vid. pág. 31).
- Voss, R.; Köster, F. y Dickmann, M. (2003). Comparing the feeding habits of co-occurring sprat (*Sprattus sprattus*) and cod (*Gadus morhua*) larvae in the Bornholm Basin, Baltic Sea. *Fish. Res.* 63, págs. 97-111. DOI: 10.1016/S0165-7836(02)00282-5 (vid. pág. 59).
- Wadhwa, N.; Andersen, A. y Kjørboe, T. (2014). Hydrodynamics and energetics of jumping copepod nauplii and copepodids. *The Journal of Experimental Biology* 217, págs. 3084-3094. DOI: 10.1242/jeb.105676 (vid. pág. 108).
- Woo, N. Y. y Kelly, S. P. (1995). Effects of salinity and nutritional status on growth and metabolism of *Sparus sarba* in a closed seawater system. *Aquaculture* 135.1-3, págs. 229-238. DOI: 10.1016/0044-8486(95)01003-3 (vid. pág. 4).
- Yasue, N.; Doiuchi, R.; Yoshimoto, Y. y Takeuchi, T. (2010). Diet of late larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in the Kii Channel, Japan. *Fish. Sci.* 76, págs. 63-73. DOI: 10.1007/s12562-009-0181-2 (vid. págs. 60, 61).

# Abreviaturas utilizadas





<b><math>\alpha</math></b>	Índice de selectividad de presas de Cheeson
<b>%F</b>	Porcentaje de apariciones de cada grupo de presas
<b>%N</b>	Porcentaje de presas de cada grupo respecto al total de presas
<b>ACF</b>	Longitud entre el ano y la inserción de la aleta caudal
<b>ACF'</b>	Longitud estandarizada entre el ano y la inserción de la aleta caudal
<b>ACP</b>	Análisis de Componentes Principales
<b>ANCOVA</b>	Análisis de la covarianza
<b>ANOVA</b>	Análisis de varianza
<b>Ape</b>	Apendiculariáceos
<b>AW</b>	Aguas del Atlántico
<b>BHDF</b>	Longitud entre el final de la cabeza y la inserción de la aleta dorsal.
<b>BHDF'</b>	Longitud estandarizada entre el final de la cabeza y la inserción de la aleta dorsal.
<b>Biv</b>	Bivalvos
<b>Cal</b>	Postnauplios de copépodo de la familia de los calanoides
<b>Cha</b>	Quetognados
<b>Cni</b>	Cnidarios
<b>Cru</b>	Otros crustáceos
<b>CTD</b>	Sonda multiparamétrica para toma de datos hidrográficos
<b>Cyc</b>	Postnauplios de copépodo de la familia de los ciclopoides
<b>DE</b>	Desviación Estándar
<b>Din</b>	Otros dinoflagelados
<b>Ech</b>	Equinodermados
<b>ENACW</b>	Aguas Centrales del Noreste atlántico
<b>EvP</b>	Cladóceros de los géneros Evadne y Podon
<b>Gas</b>	Gasterópodos
<b>GL</b>	Longitud del tracto digestivo
<b>GL'</b>	Longitud estandarizada del tracto digestivo
<b>Har</b>	Postnauplios de copépodo de la familia de los harpacticoides
<b>Hco</b>	Huevos de copépodo
<b>HL</b>	Longitud de la cabeza
<b>HL'</b>	Longitud estandarizada de la cabeza
<b>HW</b>	Anchura de la cabeza
<b>HW'</b>	Anchura estandarizada de la cabeza
<b>IRI</b>	Índice de Importancia Relativa
<b>JL</b>	Longitud de la mandíbula

<b>JL'</b>	Longitud estandarizada de la mandíbula
<b>JW</b>	Anchura de la mandíbula
<b>JW'</b>	Anchura estandarizada de la mandíbula
<b>Max</b>	Valor máximo
<b>Min</b>	Valor mínimo
<b>MW</b>	Aguas del Mediterráneo
<b>M-W U</b>	Test <i>U</i> de Mann-Whitney
<b>NADW</b>	Aguas Profundas del Atlántico Norte
<b>Nau</b>	Náuplios de copépodo
<b>Núm</b>	Número de larvas
<b>N</b>	Número de presas
<b>Otr</b>	Otros
<b>Pen</b>	Cladóceros del género <i>Penilia</i>
<b>Per</b>	Dinoflagelados del orden de los peridiniales
<b>PL</b>	Longitud de la presa
<b>Poe</b>	Postnauplios de copépodo de la familia de los poecilostomatoides
<b>Pol</b>	Poliquetos
<b>Post</b>	Larvas en estadio de postflexión (para identificar el grupo en los ACP)
<b>Pre</b>	Larvas en estadio de preflexión (para identificar el grupo en los ACP)
<b>Pro</b>	Dinoflagelados del género <i>Prorocentrum</i>
<b>PW</b>	Anchura máxima de la presa
<b>SL</b>	Longitud estándar
<b>Tha</b>	Taliaceos
<b>Tin</b>	Tintínidos
<b>TL</b>	Longitud total
<i>t-test</i>	Test <i>t</i> de <i>Student</i>