

# Variabilidad de la composición bioquímica de la anchoa *Engraulis encrasicolus* en el Golfo de Bizkaia durante su desarrollo y reproducción

*Estibalitz Txurruka Alberdi*

2020

Tesis Doctoral

Directores:

Dr. Fernando Villate Guinea

Dr. Unai Cotano Basabe





## Esker onak

Lo primero de todo me gustaría agradecer a mis directores de Tesis Fernando Villate y Unai Cotano por la confianza puesta en mí y en esta Tesis, y la paciencia y esfuerzo por guiarme en su realización.

UPV/EHU-ri eta Aztiri tesi hau egin ahal izateko emandako laguntza ekonomikoagatik.

También a la tripulación del buque oceanográfico Ramón Margalef y a los compañeros de AZTI de la campaña BIOMAN 2017, por una experiencia inolvidable. En especial a Maria Santos por hacer que esta experiencia fuera posible. Eta Iñaki Rico, zuri esker on bikoitza ematen dizut nire antxoa guztien otolitoak begiratu izanagatik.

Ahora que me he puesto a escribir los agradecimientos, me he dado cuenta de toda la gente que he tenido a mi lado a lo largo de estos años. Para agradecer os voy a dividir en “kuadrillas”. Estoy segura de que se me olvidará mucha gente, pero espero que me perdonéis si no veis vuestro nombre escrito.

Laborategitik pasatutako ikasle kuadrilari eman nahiko nizkioke lehenik eskerrak, Domeka, Irati, Mario eta batez ere Enarari. Zenbat ordu eman genituen antxoa guzti haiek disezcionatzen Enara! Zure konpainia gabe gauera arte luzatzen ziren arratsalde haiek ez nituzke hain ondo pasatuko. Ah! Eta baita gabonetan zure familia albalezko ontzitxoak egiten jartzeagatik!

Antropologiako kuadrilari: Montse, Imanol, Arrate, Nerea eta Soniari. Euskeraz idazten dizkizuet ulermena landu dezazuen (jejeje). Eskerrik asko benetan, emandako animo guztiengatik eta beti laguntzeko prest egoteagatik. Eta baita laborategitik irten ezin egon nintzen garaian konpainia egitera etortzeagatik. Sonia, R-rekin izan ditudan arazoak konpontzen laguntzeagatik. Mikel, zu ere hemen sartuko zaitut, nahiz eta genetikakoa izan. Eskerrik asko R-rekin izandako arazoak konpontzen laguntzeagatik, “beno banoa” esan eta nirekin beste ordubete gutxienez geratzeagatik konpainia egiten eta animo aldetik baju egon naizenean aldartea igotzeagatik.

Animalia fisiologiako kuadrilari: Iñigo eta Maitaneri. Elkarrizketarako argazki politak ateratzeagatik, laguntza eskaintzeagatik, eta animatzeagatik. Eta zuri bereziki Kristina, hasieran nire idazkaria izateagatik (jajajaja), R-n isometriak egiteagatik (bai, zuri ere eskatu nizun laguntza nire ordenadoreetan neuzkan R-ren bertsioekin egin ezin izan nituen gauzak egiteko), zuk ere nire estresa eta nekea pairatzeagatik eta edozertan laguntzeko prest egon zarelako beti.

“International Lab” kuadrilari: Esther, Natalia eta Oraina. Zuek ere hor egon zarete nire poza eta pena guztiak entzuteko, eta beti laguntzeko prest egon zarete. Oreina, eskerrik asko emandako animoengatik. Oraindik gogoratzen dut Natalia, nire lehen urtean zein pozik egon zinen nirekin analisi biokimikoak egiten eta pipeteatzen! Eta Esther, nire lehen urtean bakarrik egon bagina ere laborategian elkarrekin, ordutik sarri deitu nauzu edo idatzi didazu zer moduz nagoen galdetzen eta animatzen. Muxu bat hiruroi.

A la cuadrilla de microbiología: Aitziber, Idoia, Xabi, Andoni, las dos Leires y Aize. Vosotros también vinisteis a visitarme al laboratorio en aquellos tiempos en los que no tenía tiempo casi ni de respirar. Gracias por los ánimos, abrazos y tiempo dedicados a escucharme, y la ayuda ofrecida y dada.

Nire fisikako kuadrilari: Itziar, June eta Lorena. Eskaini didazuen laguntza eta animo guztiengatik.

Nire biologiako kuadrilari: Amaia, Urtzi, Iraide eta Garazi. Ziortza, zu beste leku batetan jarri zaitut. Eskerrik asko zuei ere emandako animo guztiengatik eta entzuteagatik.

A mi kuadrilla catalana: Marc C., Jose, Marc E., Marc A, y sobre todo a Marta y Guillem. I malgrat que esteu a Barcelona, us agradeixo a tots els qui heu estat al meu costat, escoltant les meves alegries i penes, i animant-me i oferint-me consol i suport.

A mi kuadrilla de los jueves: Ana, Elena, Cesar, Ángel, Txema, Luisma y Nerea, y aunque no sois del todo kuadrilla de los jueves, también habéis estado alguna vez por lo que os incluyo aquí: Ander (a ti debería de escribirte los agradecimientos en euskera, para que lo practiques, jejeje), Alfredo y Pedro. Eskerrik asko a todos por todos el apoyo y ánimo que me habéis dado. Por todos los días y todas las tardes. Y aunque este último año (y parte del anterior) no hayamos estado más que en muy contadas ocasiones, os habéis acordado de mí y me habéis escrito preguntándome “que tal estás” y “cómo lo llevas”. Y habéis escuchado mis penas y alegrías. Nerea, hemendik aurrera badut denbora zurekin spinning egitera joateko berriz, ea berriz ere sasoi onean jartzen naizen.

A Ziortza y Álvaro. No sé qué habría hecho sin vosotros. Gracias por estar ahí siempre que os he necesitado, por ofrecerme un hombro donde llorar, escucharme (y no han sido horas ni nada), animarme, hacerme reír incluso cuando no me apetecía, sacarme del laboratorio y de casa para despejarme, toda la ayuda que me habéis dado, y muchísimas otras cosas más. Eskerrik asko benetan.

Nire kuadrilari: Ariane, Julene, Zuria eta Jaiori. Kafetegietako terrazetan albalezko ontzitxoak egiten emandako ordu guzti haiengatik (egiteko prozesua erabat optimizatzea lortu genuen: batek zatiak mozten zituen bitartean, beste batek, bik edo hiruk, ontzitxoak egiten zituzten, eta azkenak, taperrean era ordenatuan gordetzen zituen), haizeak eman ziezadan nirekin geratzeagatik, beti entzuteko prest egoteagatik, eta baita antxoen pop art erako kuadro harengatik ere (bai, horrengatik ere eskerrak ematen dizkizuet, nahiz eta horren erruz eguneko 24 orduetan antxoak edonon ikusi nituen urte askotan zehar). Zuriñeri, zu ere hor izan zaitudalako.

Eta azkenik, baina ez horrengatik garrantzia txikienekoak, nire familiari: aita, ama, neba eta Mon-i. Nirea bezainbeste zuena ere bada Tesi hau. Mon eta Beñat, ontzitxoak egiten zein pozik (batez ere zu, Beñat) egon zineten erakusten duten argazkiak badaude, Bartzelonatik ekarri zenizkidaten ontzitxoak eginda baita! Ama, zuri ere eskerrik asko, zu ere ontzitxoak egiten jarri zintudan eta. Eta azken txanpan, izan duzun pazientziagatik ere eskerrak ematen dizkizut ama. Eta aita, bereziki zuri, sarri nire onetik atera banauzu ere zure laguntza ezinbestekoa izan da Tesi hau aurrera eramateko, nire “concordancia vizcaíno” guztiak zuzenduz eta lagundu didazun guztiagatik. Bihotz bihotzez eskertzen dizuet familia.

En resumidas cuentas: ¡Gracias a todos por participar en esta Tesis! Eskerrik asko denoi Tesi honetan parte hartzeagatik!



## Índice

Resumen	I-III
Lista de abreviaturas	1
Introducción general	2
Estructura de la tesis y objetivos	11
Material y Métodos generales	13

### **Capítulo 1:** *Asignación energética al crecimiento somático y al almacenamiento de las reservas en las anchoas juveniles en el Golfo de Bizkaia*

1.1 Introducción	28
1.2 Material y Métodos	
Procesamiento de las muestras	29
Análisis estadístico	30
1.3 Resultados	31
1.4 Discusión	34
1.5 Conclusiones	38
1.6 Bibliografía	38

### **Capítulo 2:** *Diferencias en la composición bioquímica de la anchoa adulta durante la maduración genital y la reproducción primaveral*

2.1 Introducción	43
2.2 Material y Métodos	
Procesamiento de las muestras	45
Análisis estadístico	45
2.3 Resultados	46
2.3.1 Crecimiento corporal y desarrollo de los órganos	
2.3.1.1 Crecimiento corporal	47
2.3.1.2 Desarrollo de los órganos	49
2.3.2 Composición bioquímica en la maduración	54

2.3. Variación temporal en la composición bioquímica asociada a la edad y sexo	62
2.4 Discusión	64
2.5 Conclusiones	71
2.6 Bibliografía	72

**Capítulo 3:** *Variabilidad interanual preinvernal de la composición bioquímica en la población de anchoa del Golfo de Bizkaia*

3.1 Introducción	84
3.2 Material y Métodos	
Procedencia de muestras y datos	86
Condiciones ambientales	86
Procesamiento de las muestras	86
Análisis estadísticos	87
3.3 Resultados	87
3.3.1 Juveniles	
3.3.1.1.- Pequeñas	88
3.3.1.2.- Grandes	92
3.3.2 Adultos	96
3.3.3 Mortalidad invernal	100
3.4 Discusión	101
3.5 Conclusiones	111
3.6 Bibliografía	112

**Capítulo 4:** *Variabilidad interanual del contenido energético de las anchoas de primavera en las zonas de desove del Adur y del Garona*

4.1 Introducción	119
4.2 Material y Métodos	
Procedencia de muestras y datos	122
Condiciones ambientales	122

Procesamiento de las muestras	122
Análisis estadístico	123
4.3 Resultados	124
4.3.1 Edad 1	125
4.3.2 Edad 2+	129
4.3.3 Importancia de la edad de la hembra	132
4.4 Discusión	133
4.5 Conclusiones	138
4.6 Bibliografía	139
Discusión general	148
Anexos	153

## **Resumen**

Históricamente las estimas de la condición de los peces se han derivado de datos de talla y peso, lo que hace suponer que los individuos más pesados de una determinada longitud están en mejores condiciones que otros más livianos. Sin embargo, estos métodos basados en el peso corporal total del individuo pueden ocultar complejos patrones estacionales de asignación de recursos (tanto de materia como de energía) a diferentes órganos y tejidos del cuerpo (por ejemplo, músculo, hígado y gónada) que se producen en muchos peces en función de las necesidades fisiológicas. A raíz de intentar remediar dichos problemas, en las últimas décadas ha aumentado el uso de modelos bioenergéticos, debido a que vinculan la fisiología y el comportamiento básicos de los animales a las condiciones ambientales. De este modo, estos modelos son utilizados en estudios sobre ecología piscícola y de gestión de recursos pesqueros.

La composición bioquímica de los peces se basa principalmente en el contenido de agua, proteínas, lípidos, carbohidratos y cenizas. Las proteínas son el principal componente estructura corporal y junto con los carbohidratos, permanecen relativamente constantes en la mayoría de las especies. Los lípidos, por su parte, son el compuesto principal de almacenamiento energético de los peces, la primera macromolécula en ser catabolizada y el principal causante de la variabilidad de las reservas energéticas.

Los peces asignan la energía asimilada a sus principales procesos fisiológicos, de crecimiento, almacenamiento de energía, desarrollo de gónadas y metabolismo, dependiendo de diferentes factores, tales como la disponibilidad de presas, sexo, ontogenia, temperatura, estación y distribución geográfica. Varios estudios han mostrado diferencias estacionales en el contenido calórico y bioquímico de los peces, que tienden a ser más notables a medida que el individuo se hace más grande y alcanza la madurez sexual.

Así, los individuos que se encuentran en las primeras etapas del desarrollo deben decidir dónde invertir su excedente energético (en crecimiento somático para escapar de los depredadores o en acumulación de reservas energéticas para superar períodos de balance energético negativo, por ejemplo durante el invierno). En peces adultos, sexualmente maduros, se han observado conflictos muy dispares en la cuestión de la asignación de energía a la reproducción, porque la energía que se va a utilizar en ella lo será, en gran medida, a expensas del crecimiento somático y/o el almacenamiento de energía.

En el caso particular de la anchoa europea (*Engraulis encrasicolus*) en el Golfo de Bizkaia, los procesos asociados al reclutamiento son de capital importancia, pues la biomasa de reclutas representa anualmente el 70-80 % de la biomasa total de la población. Existen diversos trabajos en otras especies que abordan distintos aspectos relacionados con el crecimiento y la supervivencia durante los primeros meses de vida y el primer invierno, así como la asignación energética al crecimiento somático y a la acumulación de energía ante períodos adversos como el invierno. Sin embargo, existe una clara falta de estudios sobre esta materia en particular para el caso de la anchoa del Golfo de Bizkaia.

Así mismo, al determinar los ciclos reproductivos anuales se tiene en cuenta las variaciones en la composición bioquímica que ocurren durante las diferentes etapas del desarrollo y maduración de las gónadas, bien tomando en consideración todo el cuerpo del animal en su conjunto, bien considerando los sistemas de órganos individualmente. Obviamente, esta última aproximación aporta mucha más información sobre la dinámica de movilización y translocación de recursos a la reproducción en los individuos. Igualmente, la cantidad de energía requerida

para el desarrollo de las gónadas puede diferir sustancialmente entre sexos y tamaños o grupos de edad, y puede influir en los patrones de utilización de energía por parte del individuo. Una mala condición final de los peces reproductores puede aumentar su riesgo de mortalidad después del desove. Sin embargo, también en este aspecto hay una falta de conocimiento para el caso particular de la anchoa en el Golfo de Bizkaia.

Por todo ello, el objetivo principal de esta tesis es realizar una caracterización bioenergética de la anchoa europea (*Engraulis encrasicolus*) en el Golfo de Bizkaia en relación a los procesos de reproducción en su fase adulta y, de crecimiento y desarrollo durante su fase juvenil. Con ello se tratará de entender cómo estos procesos, vistos desde un punto de vista energético, pueden ayudar a explicar la supervivencia y el reclutamiento de la anchoa durante su primer año de vida y, a su estrategia reproductora en la fase adulta y, colaborar, por tanto, al conocimiento de la dinámica de su población.

En este sentido, la tesis se dividió en 4 capítulos. En el **primer capítulo**, se analizó la asignación alternativa de energía al crecimiento somático y al almacenamiento de las reservas de la anchoa juvenil, con el fin de conocer cuál es la estrategia fisiológica durante el crecimiento y durante la fase previa al periodo invernal. Para ello, los pesos vivos (PV), longitudes estándar (SL), y el peso húmedo, seco y composición bioquímica del músculo e hígado fueron analizados en las anchoas juveniles. Para determinar el comportamiento fisiológico de las anchoas juveniles, la alometría de la relación peso seco (PS) vs. peso húmedo (PH) fue analizada mediante el método de regresión no paramétrica de Loess, obteniendo el punto de inflexión. A continuación, se aplicó la regresión no lineal segmentada de Piecewise logrando las regresiones de cada segmento de las alometrías estudiadas. Se observó un cambio en el patrón de crecimiento cuando la anchoa alcanza los 6,3 cm de SL. Así, en las primeras etapas de crecimiento, hasta los 6,3 cm de SL en los juveniles de anchoa el crecimiento en longitud se produce fundamentalmente por hiperplasia, es decir, multiplicación celular, incorporando, sobre todo, proteínas fibrosas poco solubles. A partir de esa talla, la anchoa podría empezar a acumular reservas energéticas, basadas principalmente en el almacenamiento de lípidos. Este punto de inflexión podría cambiar entre años, adelantándose (por ejemplo, en el año 2008 fue a los 5.5 cm) o retrasándose (por ejemplo, en el año 2015 fue a los 6.5 cm).

En el **capítulo 2**, se describieron los cambios ocurridos en la composición bioquímica de las anchoas europeas adultas en el Golfo de Bizkaia durante el periodo de preparación a la puesta. El músculo, hígado y genital de las anchoas de ambos sexos fueron analizados bioquímicamente y se estudió su variabilidad entre los meses de marzo y mayo, analizando las diferencias entre sexos, edades y meses mediante el análisis de la covarianza o ANCOVA y el test de Student. De esta manera se vio que al comienzo de la época de reproducción las anchoas más pequeñas de una misma cohorte y sexualmente inmaduras, seguían dedicando recursos al crecimiento somático, mientras que las más grandes ya estaban empezando a prepararse para la época de puesta. Así mismo, durante este mismo periodo, las proteínas musculares y los lípidos hepáticos estaban siendo exportados, seguramente al genital, ya que el crecimiento y la maduración del genital son unos de los procesos de mayor demanda energética. Las cantidades exportadas eran mayores en las anchoas de edad 2, lo que sugiere que el hígado de las anchoas de más edad tiene una mayor capacidad metabólica para procesar los lípidos. De la misma manera, el hígado de las hembras era, en términos gravimétricos, entre 3 y 4 veces mayor y el genital entre un 18 % (en abril) y un 32 % (en mayo) mayor que el de los machos.

En el **capítulo 3**, se analizaron las características bioquímicas de los juveniles y se estudió si dichas características variaban interanualmente durante su desarrollo. Así mismo, se

cuantificaron los componentes bioquímicos de los adultos y se estudió su dinámica de acumulación de reservas previa al invierno. Por último, se determinó si las diferencias interanuales encontradas en la composición bioquímica tenían influencia en la mortalidad invernal de los juveniles. Para ello se analizaron bioquímicamente las dos secciones corporales (músculo e hígado) de la población de la anchoa en el mes de septiembre de diferentes años. Para eliminar la variable "tamaño", las anchoas fueron modeladas a una misma longitud estándar. Se observó que, a pesar de que se esperaba que la población de anchoa del año 2007 estuviera en buen estado (debido al gran tamaño de los individuos), eran las que en peor estado estaban (tenían menor densidad energética y menor contenido energético muscular) y por ello, las que peor podrían enfrentarse al invierno. Por el contrario, las anchoas de los años 2008 y 2016 estaban en buenas condiciones, por lo que, en principio, eran las que mejor podrían enfrentarse al invierno. Por último, se vio que aquellos años en los que los porcentajes de proteínas musculares fueron inferiores al 10 % del peso vivo y la materia orgánica muscular inferior al 11 % del peso vivo, fueron aquellos en los que la mortalidad invernal superó el 96 %.

Por último, en el **capítulo 4**, se estudió la variabilidad interanual de los contenidos energéticos de las anchoas adultas en el mes de mayo, con el fin de estudiar el efecto del año en la translocación de los componentes bioquímicos para la reproducción, y las diferencias entre las dos zonas de puesta más importantes. Así mismo, se compararon las dos clases de edad (edad 1 y edad 2+) con el fin de conocer si las diferencias bioquímicas registradas tenían efecto en la fecundidad. Para ello, tras analizar bioquímicamente el músculo, hígado y genital de las anchoas, los componentes bioquímicos fueron transformados a energía (aplicándoles a cada componente bioquímico su equivalente energético) y sumados para obtener las energías totales de cada órgano. Los resultados mostraron que los índices musculosomático y gonadosomático se correlacionaban negativamente e indicaban lo avanzada que estaba la reproducción. Así, los machos de edad 2+ de la zona de Adur fueron los primeros en iniciar los preparativos para la reproducción primaveral, mientras que las hembras de 1 año de edad de la zona del Garona eran las últimas. Por otra parte, los genitales e hígados femeninos experimentaron mayor incremento energético que los masculinos. Por último, las hembras del año 2009 fueron las que mayor fecundidad tuvieron, invirtiendo en la reproducción mayor proporción de su contenido energético total que en el resto de los años. Por el contrario, las del año 2016 fueron las que menor fecundidad tuvieron. Cuando la muestra del año 2016 analizada por nosotros, con su ausencia de hembras de mayor edad (edad 3) en combinación con el menor tamaño de sus ejemplares se coteja con la muestra del año 2009, con su elevado número de anchoas de más edad asociado al mayor tamaño de las hembras, la causa de la diferencia de fecundidad entre esos dos años parece clara.

## Lista de abreviaturas

A continuación, se muestra la lista de las variables analizadas, con las abreviaturas utilizadas en este manuscrito:

- SL (cm): Longitud estándar
- PV (g o mg): Peso Vivo
- PH (mg): Peso Húmedo total: suma de los pesos húmedos de los tres órganos.
- PS (mg): Peso Seco total: suma de los pesos secos de los tres órganos.
- H<sub>2</sub>O (mg): Peso hídrico: Diferencia entre el peso húmedo y el peso seco.
- MO tot (mg): Materia Orgánica total: suma de la materia orgánica de los tres órganos analizados.
- M-PH (mg): Peso Húmedo del Músculo.
- M-PS (mg): Peso Seco del Músculo.
- M-MO (mg): Materia Orgánica del Músculo.
- H-PH (mg): Peso Húmedo del Hígado.
- H-PS (mg): Peso Seco del Hígado.
- H-MO (mg): Materia Orgánica del Hígado.
- G-PH (mg): Peso Húmedo del Genital.
- G-PS (mg): Peso Seco del Genital.
- G-MO (mg): Materia Orgánica del Genital.
- Prot (mg): Proteínas. Así, M-Prot son las proteínas del músculo; H-Prot, son las proteínas del hígado; y G-Prot, las proteínas del genital.
- Lip (mg): Lípidos. Así, M-Lip son los lípidos del músculo H-Lip los lípidos del hígado y G-Lip son los lípidos del genital.
- CH (mg): Carbohidratos. Así, M-CH son los carbohidratos del músculo; H-CH, los carbohidratos del hígado; y G-CH, los carbohidratos del genital.
- MOM (mg): Materia Orgánica Magra: Suma de las proteínas y los carbohidratos totales del músculo e hígado.
- % MO tot: Porcentaje de materia orgánica del órgano con respecto a la materia orgánica total.
- % M/H/G-MO: porcentaje del componente bioquímico con respecto a la materia orgánica del músculo, hígado o genital.
- CET (J/mg): contenido energético total. Suma de los contenidos energéticos de los órganos analizados.
- DET (J/mg): densidad energética total: contenido energético total dividido por el peso vivo. Vendría a indicar la energía por unidad de peso vivo de la anchoa.
- DEMMO (J/mg): densidad energética del músculo frente a la materia orgánica del músculo: energía total del músculo dividida por la materia orgánica del músculo. Vendría a indicar la energía por unidad de materia orgánica en el músculo.
- DEHMO (J/mg): densidad energética del hígado frente a la materia orgánica del hígado: energía total del hígado dividida por la materia orgánica del hígado. Vendría a indicar la energía por unidad de materia orgánica en el hígado.
- DEGMO (J/mg): densidad energética del genital frente a la materia orgánica del genital: energía total del genital dividida por la materia orgánica del genital. Vendría a indicar la energía por unidad de materia orgánica en el genital.

## Introducción General

Ha transcurrido casi un siglo y medio desde que Thomas Henry Huxley (el mismo que fuera apodado *el bulldog de Darwin* por su encendida defensa de la Teoría de la Evolución propuesta en 1859 en su libro *On the Origin of Species*), en su Discurso Inaugural de la Fisheries Exhibition celebrada en Londres en 1883, afirmara que “*it is satisfactory to reflect that the sea which shuts us in, at the same time opens up its supplies of food of almost unlimited extent*” (<https://mathcs.clarku.edu>).

Se pensaba entonces que la fecundidad de los peces era de tal magnitud que el tamaño de sus poblaciones nunca se vería afectado por la pesca. El tiempo pronto vino a quitarle la razón. La mejora en la rapidez y capacidad de maniobra de los barcos pesqueros y el perfeccionamiento de las artes de pesca condujo en poco tiempo a la sobreexplotación de los caladeros y a una sustancial merma de las capturas. Como caso paradigmático, desgraciadamente uno entre muchos, puede citarse el colapso de la pesquería de bacalao del noroeste del Atlántico, frente a la costa Este de Terranova, ocurrida en el verano de 1992, cuando la biomasa de bacalao cayó al 1 % de los niveles anteriores. En el siglo largo transcurrido entre 1647 y 1750, correspondiente a unas 25-40 generaciones de bacalao, se capturaron unos 8 millones de toneladas de bacalao, la misma cantidad que la extraída por modernos arrastreros factoría en 15 años, entre 3 y 5 generaciones de bacalao. La nefasta gestión del recurso pesquero por las autoridades canadienses, que permitieron la sobreexplotación del caladero, parece que fue la principal responsable del colapso (Steele *et al.*, 1992).

La creciente incidencia negativa de las múltiples y muy diversas fuentes de contaminación de origen antrópico no hizo sino acelerar el declive de las pesquerías.

La incertidumbre estructural, o, dicho llanamente, la ignorancia, que existía, y que aún hoy en día perdura en el sector pesquero, sobre la dinámica poblacional de especies de interés comercial, provoca que seamos incapaces de prever y hacer frente con éxito a las fuertes y a menudo imprevisibles fluctuaciones naturales en el tamaño de las poblaciones de peces capturados para el consumo humano. Así, por ejemplo, en el caso de la anchoveta peruana (*Engraulis ringens*) un fenómeno ambiental de irregularidad periódica como el fenómeno climático conocido como El Niño fue el principal responsable del colapso de la pesquería de esa especie en 1972, pasándose de capturar alrededor de 11 millones de toneladas anuales a algo menos de 4,5 millones de toneladas, es decir, un descenso de más del 60 % en un solo año. La funesta gestión de la pesquería provocó que las capturas se mantuvieran en valores muy inferiores a los habituales alcanzándose el mínimo histórico absoluto en 1984, con unas capturas inferiores a las 23000 toneladas equivalentes aproximadamente el 2 % de los valores anteriores al colapso de 1972 (<http://tumi.lamolina.edu.pe>).

Más allá del efecto que la presión pesquera pueda tener sobre la dinámica de las poblaciones, ésta, y particularmente para las especies de vida corta como son los pequeños peces pelágicos, está fuertemente condicionada por el reclutamiento anual de nuevos individuos a la población. Numerosos estudios muestran la relación entre las condiciones ambientales y el reclutamiento de peces marinos en general (Leggett & DeBlois, 1994), y el de las especies pelágicas en particular (por ejemplo, Allain *et al.*, 2007; Borja *et al.*, 2008; Fernandes *et al.*, 2010; Kawasaki, 1992). Esta influencia es particularmente importante en las fases iniciales de desarrollo (huevo y larva) pues en ellas las tasas de mortalidad son máximas y pequeños cambios en estas tasas

pueden provocar grandes cambios en la supervivencia y reclutamiento anual (Hjort, 1926; Leggett and DeBlois, 1994). Sin embargo, otros aspectos como es el comportamiento de los juveniles a lo largo de su desarrollo o la mortalidad invernal de dichos individuos, son también factores influyentes en el reclutamiento. Así, por ejemplo, el patrón migratorio de las anchoas europeas juveniles (*Engraulis encrasicolus*) hacia la plataforma francesa, particularmente al norte, y su integración en los grupos de anchoas adultas parecen jugar un papel importante en la supervivencia de los individuos juveniles (Aldanondo *et al.*, 2010; Boyra *et al.*, 2016; Irigoien *et al.*, 2007; Uriarte *et al.*, 2001).

Tanto la mortalidad dependiente del tamaño de los juveniles como la mortalidad invernal han sido ampliamente investigadas (Aldanondo *et al.*, 2016; Escribano *et al.*, 2019; Gutreutes & Anderson, 1985; Herderson *et al.*, 1988; Oliver *et al.*, 1979; Toneys & Coble, 1980). De manera general se acepta que los individuos más grandes y de crecimiento más rápido dentro de una población tienen menores riesgos de mortalidad debido a la depredación (Folkvord & Hunter, 1986; Kestermont, 1995) o al agotamiento de las reservas de energía como consecuencia de las demandas metabólicas derivadas de su tamaño (Shuter *et al.*, 1980; Shuter & Post, 1990). Sin embargo, esta hipótesis de que “cuanto más grande mejor” no siempre es acertada, debido a que los individuos que dedican todo su excedente energético al crecimiento, no almacenan suficientes reservas energéticas para enfrentarse a periodos de escasez de recursos, como los inviernos templados del norte. Por ello, los individuos que se encuentran en etapas tempranas del desarrollo, deben hacer frente a dichos conflictos de distribución de energía adquirida: asignar energía al crecimiento somático o a las reservas energéticas (Post & Parkinson, 2001).

Por otro lado, la mortalidad de las larvas de los peces se ha asociado, entre otros factores, a la cantidad y composición del vitelo que posee el huevo y/o la larva antes de alimentarse de manera exógena (Bailey *et al.*, 1995; Brown & Taylor, 1992; Canino *et al.*, 1991). De la misma manera, se ha observado que las proteínas y lípidos del huevo son importantes en el crecimiento y desarrollo de las larvas de peces (Díaz *et al.*, 2008; Riveiro *et al.*, 2004; Tocher, 2003). Dicha composición del huevo deriva de las reservas acumuladas por la hembra antes o durante la época de desove (Wiegand, 1996).

Debido a tales razones, conflictos similares a los observados en los juveniles entre la asignación de la energía al crecimiento somático o a las reservas energéticas, se han observado en los individuos sexualmente maduros, porque la asignación de la energía que se va a utilizar en la reproducción, será a expensas del crecimiento somático y al almacenamiento de energía (Booth & Keast, 1996; Chellappa *et al.*, 1989).

Varios estudios han asociado la translocación de algunos componentes bioquímicos entre el tejido somático y los órganos reproductores (Dabrowski, 1982; Giese, 1967). Así, los lípidos almacenados principalmente en el músculo e hígado de los peces, son transportados junto con las proteínas a los ovarios durante la maduración de la gónada de las hembras (Cejas *et al.*, 2004). Así mismo, como el desarrollo de estos órganos no es tan energéticamente exigente en los machos como lo es el de los genitales de las hembras, no toda la energía canalizada a la reproducción estacional en los machos debe ser derivada a las gónadas, si bien es cierto que los efectos paternos también son importantes para determinar el tamaño de las larvas. Así, Evans & Geffen (1998) percibieron que, cuanto mayor era el índice gonadosomático de los machos, mayor era el tamaño de las larvas tras la eclosión. Señalar, a este respecto, que Abaunza *et al.* (1995) encontraron que los factores ambientales no afectaban de la misma manera al desarrollo gonadal de uno u otro sexo del chicharro (*Trachurus trachurus*).

Por estas razones, la condición de los adultos previa a la época de puesta, o durante la misma puesta, es muy importante. Así, la alimentación de la hembra debe constituir un factor muy relevante para la producción de huevos con suficiente vitelo como para propiciar un buen desarrollo y una mayor supervivencia de las larvas (Basilone *et al.*, 2006; Burns & Fuiman, 2019; Sargent *et al.*, 2002); complementariamente, debe añadirse que la alimentación de los machos influye en la cantidad de energía que podrán invertir en el desarrollo de sus genitales.

La anchoa europea *Engraulis encrasicolus* (especie estudiada en esta Tesis) es un *income breeder*, es decir, un “reproductor según ingresos” una especie en la que el gasto energético del individuo en la reproducción es amortizado directamente de la alimentación (Albo-Puigserver *et al.*, 2017; Bonet *et al.*, 1998; Drent & Dean, 1980; Gatti *et al.*, 2017; Jönsson, 1997). Aunque, debido a su amplia distribución geográfica, tomando la especie en su conjunto la época reproductora de la anchoa europea es de abril a octubre, en el Golfo de Bizkaia (área de estudio de esta Tesis) la época de reproducción se da entre abril y agosto, siendo su máximo en mayo y junio (Motos *et al.*, 1996; Sanz & Uriarte, 1989). Este período de desove empieza cuando un calentamiento repentino actúa como desencadenante del comienzo de la puesta (Motos *et al.*, 1996), y coincide con una alta disponibilidad de alimento (Palomera, 1992). Aunque debido a la variabilidad de abundancia de la biomasa de adultos las zonas de puesta han variado (Bellier *et al.*, 2007; Erauskin-Extramiana *et al.*, 2019; Motos *et al.*, 1996; Uriarte *et al.*, 1996), las zonas de Adur y de Garona se han mantenido como los principales centros de desove en el Golfo (Albaina & Irigoien, 2004; Albaina, 2007; Albaina & Irigoien, 2007; Doray *et al.*, 2018; Motos *et al.*, 1996; Sanz *et al.*, 2008; Uriarte *et al.*, 1996; Vaz & Petitgas, 2020; Villamor *et al.*, 2007).

Por otra parte, la cantidad y la calidad del vitelo, que a su vez influyen en la supervivencia larvaria, no sólo dependen de la alimentación, sino que están afectadas por otros agentes, uno de los cuales puede ser la edad de los adultos en puesta. Los modelos de la ciencia pesquera se han basado en la hipótesis de que los huevos y las larvas de todos los peces dentro de una población son de igual calidad. Sin embargo, investigaciones recientes (Berkeley *et al.*, 2004a, 2004b; Bokko & Berkeley, 2004; Dominguez-Petit & Saborido-Rey, 2010; Evans *et al.*, 1996; Gatti *et al.*, 2018; Koops *et al.*, 2004; Lambert, 1987; Lambert & Dutil, 2000; Marteinsdottir & Steinarsson, 1998; Mehault *et al.*, 2010; Mion *et al.*, 2018; Nunes *et al.*, 2011; Pauly, 2019) han demostrado que este supuesto fundamental puede ser falso. Las larvas producidas por las hembras de más edad del pez roca negro (*Sebastes melanops*) por ejemplo, crecen más de tres veces más rápido y sobreviven al hambre más del doble de tiempo que las larvas producidas por hembras más jóvenes (Berkeley *et al.*, 2004a). De la misma manera, las hembras más grandes y de más edad de la anchoa *Engraulis encrasicolus*, producen huevos más grandes y de mayor calidad que las anchoas más pequeñas y jóvenes (Guevara Fletcher, 2011). Abundando en esta cuestión, añadir que Birkeland & Dayton (2005) observaron que la desaparición de individuos de más edad podría ser la causa de la disminución del potencial reproductor de algunas poblaciones sobreexplotadas.

En la ciencia pesquera, a menudo los índices de condición son utilizados como indicadores de la relación peso-longitud de una población o subgrupo (por ejemplo, el sexo o la categoría de edad). Esta conversión de la relación bidimensional peso/longitud en un solo coeficiente, da lugar a una pérdida de información y, en muchos casos, a una representación inexacta de esa relación. El factor de condición comúnmente más usado es el de Fulton (K) (Fulton 1904), que se basa en el supuesto de que la pendiente de la relación peso-longitud es de 3.0. En la literatura pueden encontrarse más factores de condición, pero la inadecuación de todos y cada uno de ellos ya fue tratada en el trabajo de Cone (1989). Sin embargo, sigue habiendo autores que los

siguen usando para poder comparar sus resultados actuales con otros antiguos. Fuera de ese objetivo de mera comparación, las conclusiones extraídas de los índices de condición deben ser juzgadas con mucho tiento, toda vez que el hecho de no considerar las posibles fuentes de la variación de los índices de condición puede llevar a engaño o resultados contradictorios al investigar la relación entre una variación de la morfometría y una modificación de la fisiología.

Tal y como se ha descrito, a la hora de entender la dinámica poblacional de una especie no solo es importante comprender las causas de la variación del tamaño de los individuos, sino que también es fundamental saber interpretar las modificaciones motivadas por diversos factores (bióticos y abióticos) en el manejo de la energía y la translocación de diferentes componentes bioquímicos a través de los diferentes órganos de los individuos de una especie, particularmente en los de la anchoa, que es el caso que nos interesa.

Debido al interés por vincular a las condiciones ambientales la fisiología y, a otra escala de complejidad, la ecología de los animales, durante las últimas décadas ha aumentado el uso y la ubicuidad de los modelos basados en el individuo (DeAngelis & Grimm, 2014). Dichos modelos simulan los comportamientos de poblaciones y comunidades atendiendo a atributos individuales que pueden cambiar a través del tiempo. Son modelos ascendentes, es decir que progresan desde el nivel del individuo hasta el de la población, que se utilizan siempre que se considera que alguno de los aspectos difíciles o imposibles de representar en las ecuaciones diferenciales a nivel de población, son esenciales para resolver un problema aplicado o responder a una pregunta de investigación, como es la referente al comportamiento adaptativo de la anchoa, que incluye en su seno la variación de la composición bioquímica y los presupuestos energéticos. La técnica de modelado utilizada en esta Tesis ha quedado limitada al nivel más básico de un eventual modelo basado en el individuo de la dinámica poblacional de la anchoa *Engraulis encrasicolus* del Golfo de Bizkaia.

## **Bibliografía**

- Abaunza, P., A.C. Fariña & P. Carrera (1995). Geographic variations in sexual maturity of horse mackerel, *Trachurus trachurus*, in the Galician and Cantabrian shelf. *Scientia Marina*, **59(3-4)**: 211–222.
- Albaina, A. & X. Irigoien (2004). Relationships between frontal structures and zooplankton communities along a cross-shelf transect in the Bay of Biscay (1995 to 2003). *Marine Ecology Progress Series*, **284**: 65–75.
- Albaina, A. (2007). Relationships between mesoscale oceanographic structures and zooplankton communities in the Bay of Biscay. Tesis Doctoral. UPV/EHU & AZTI-Tecnalia (Pasaia).
- Albaina, A. & X. Irigoien (2007). Zooplankton communities and oceanographic structures in a high-resolution grid in the south-eastern corner of the Bay of Biscay. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **75**: 433–446.
- Albo-Puigserver, M., A. Muñoz, J. Navarro, M. Coll, H. Pethybridge, S. Sánchez & I. Palomera (2017). Ecological energetics of forage fish from the Mediterranean Sea: Seasonal dynamics and interspecific differences. *Deep-Sea Research II*, **140**: 74–82.
- Aldanondo, N., U. Cotano, M. Tiepolo, G. Boyra & X. 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. *Fisheries Oceanography*, **19**: 196–208.
- Aldanondo, N., U. Cotano, N. Goikoetxea, G. Boyra, L. Ibaibarriaga, & X. Irigoien (2016). Interannual differences in growth and hatch-date distributions of early juvenile European anchovy in the Bay of Biscay: implications for recruitment. *Fisheries Oceanography*, **25(2)**: 147–163.
- Allain, G., P. Petitgas & P. Lazure (2007). The influence of environment and spawning distribution on the survival of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) larvae in the Bay of Biscay (NE Atlantic) investigated by biophysical simulations. *Fisheries Oceanography*, **16(6)**: 506–514.
- Bailey, K.M., M.F. Canino, J.M. Napp, S.M. Spring & A.L. Brown (1995). Contrasting years of prey levels, feeding conditions and mortality of larval walleye Pollock *Theragra chalcogramma* in the western Gulf of Alaska. *Marine Ecology Progress Series*, **119**: 11–23.
- Basilone, G., C. Guisande, B. Patti, S. Mazzola, A. Cuttitta, A. Bonanno, A.R. Vergara & I. Maneiro (2006). Effect of habitat conditions on reproduction of the European anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in the Strait of Sicily. *Fisheries Oceanography*, **15(4)**: 271–280.
- Bellier, E., B. Planque & P. Petitgas (2007). Historical fluctuations in spawning location of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) and sardine (*Sardina pilchardus*) in the Bay of Biscay during 1967–73 and 2000–2004. *Fisheries Oceanography*, **16(1)**: 1–15.
- Berkeley, S.A., C. Chapman & S.M. Sogard (2004a). Maternal age as a determinant of larval growth and survival in a marine fish, *Sebastes melanops*. *Ecology*, **85**: 1258–1264
- Berkeley, S.A., M.A. Hixon, R.J. Larson & M.S. Love (2004b). Fisheries sustainability via protection of age structure and spatial distribution of fish populations. *Fisheries*, **29**: 23–32
- Birkeland, C. & P.K. Dayton (2005). The importance in fishery management of leaving the big ones. *TRENDS in Ecology and Evolution*, **20(7)**: 356–358.
- Bobko, S.J. and Berkeley, S.A. (2004) Maturity, ovarian cycle, fecundity, and age-specific parturition of black rockfish (*Sebastes melanops*). *Fishery Bulletin*, **102**: 418–429.
- Bonet, X., D. Bradshaw & R. Shine (1998). Capital versus income breeding: an ectothermic perspective. *Oikos*, **83(2)**: 333–342.
- Booth, D.J. & J.A. Keast (1986). Growth energy partitioning by juvenile bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus* Rafinesque. *Journal of Fish Biology*, **28**: 37–45.
- Borja, A., A. Fontan, J. Saenz & V. Valencia (2008). Climate, oceanography, and recruitment: the case of the Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus*). *Fisheries Oceanography*, **17**: 477–493.
- Boyra, G., M. Peña, U. Cotano, X. Irigoien, A. Rubio & E. Nogueira (2016). Spatial dynamics of juvenile anchovy in the Bay of Biscay. *Fisheries Oceanography*, **25(5)**: 1–15.

- Brown, R.W. & W.W. Taylor (1992). Effects of egg composition and prey density on the larval growth and survival of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis* Michill). *Journal of Fish Biology*, **40**: 381-394.
- Burns, C.M. & L.A. Fuiman (2019). Maternally derived nutrients influence fatty acid composition and predator evasion behavior of larval southern flounder, *Paralichthys lethostigma*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **514-515**: 41-47.
- Canino, M.F., K.M. Bailey & L.S. Incze (1991). Temporal and geographic differences in feeding and nutritional condition of walleye Pollock larvae *Theragra chalcogramma* in Shelikof Strait, Gulf of Alaska. *Marine Ecology Progress Series*, **79**: 27-35.
- Cejas, J.R., E. Almansa, S. Jerez, A. Bolaños, M. Samper & A. Lorenzo (2004). Lipid and fatty acid composition of muscle and liver from wild and captive mature female broodstocks of white sea bream, *Diplodus sargus*. *Comparative Biochemistry and Physiology - Part B*, **138**: 91-102.
- Chellappa, S., E.A. Huntingford, R.H.C. Strang, & R. Y. Thompson (1989). Annual variation in energy reserves in male three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. (Pisces, Gasterosteidae). *Journal of Fish Biology*, **35**: 275-286.
- Cone, R.S. (1989). The Need to Reconsider the Use of Condition indices in Fishery Science. *Transactions of the American Fisheries Society*, **118**: 510-514.
- Dąbrowski, K.R. (1982). Seasonal changes in the chemical composition of fish body and nutritional value of the muscle of the pollan (*Coregonus pollan*) from Lough Neagh, Northern Ireland. *Hydrobiologia*, **87**: 121-141.
- DeAngelis, D.L. & V. Grimm (2014). Individual-based models in ecology after four decades. *F1000 Prime Reports*, **6**:39
- Díaz, E., J.M. Txurruka & F. Villate (2008). Biochemical composition and condition in anchovy larvae *Engraulis encrasicolus* during growth. *Marine Ecology Progress Series*, **361**: 227-238.
- Domínguez-Petit, R. & F. Saborido-Rey (2010). New bioenergetic perspective of European hake (*Merluccius merluccius* L.) reproductive ecology. *Fisheries Research*, **104**: 83-88.
- Doray, M., C. Hervy, M. Huret & P. Petitgas (2018). Spring habitats of small pelagic fish communities in the Bay of Biscay. *Progress in Oceanography*, **166**: 88-108.
- Drent, R.H. & S. Dean (1980). The Prudent Parent: Energetic Adjustments in Avian Breeding. *Ardea*, **55(1-2)**: 225-252.
- Erauskin-Extramiana, M., P. Alvarez, H. Arrizabalaga, L. Ibaibarriaga, A. Uriarte, U. Cotano, M. Santos, L. Ferrer, A. Cabré, X. Irigoien & G. Chust (2019). Historical trends and future distribution of anchovy spawning in the Bay of Biscay. *Deep-Sea Research, Part II*, **159**: 169-182.
- Escribano, A., N. Aldanondo, A. Urtizberea, G. Boyra & U. Cotano (2019). Size- and density-dependent overwinter mortality of anchovy juveniles in the Bay of Biscay. *Continental Shelf Research*, **189**: 28-37.

- Evans, R.P., C.C. Parrish, J.A. Brown & P.J. Davis (1996). Biochemical composition of eggs from repeat and first-time spawning captive Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*). *Aquaculture*, **139**: 139–149.
- Evans, J.P. & A.J. Geffen (1998). Male characteristics, sperm traits, and reproductive success in winter-spawning Celtic Sea Atlantic herring, *Clupea harengus*. *Marine Biology*, **132**: 179–186.
- Fernandes, J.A., X. Irigoien, N. Goikoetxea, J.A. Lozano, I. Inza, A. Pérez & A. Bode (2010). Fish recruitment prediction, using robust supervised classification methods. *Ecological Modelling*, **221**: 338–352.
- Folkvord, A. & J.R. Hunter (1986). Size-specific vulnerability of northern anchovy, *Engraulis mordax*, larvae to predation by fishes. *Fishery bulletin. United States Fish and Wildlife Service*, **84**: 859–869.
- Fulton, T.W. (1904). The rate of growth of fishes. *20th Annual Report of the Fishery Board for Scotland*, **3**: 141–241.
- Gatti, P., P. Petitgas & M. Huret (2017). Comparing biological traits of anchovy and sardine in the Bay of Biscay: a modelling approach with the Dynamic Energy Budget. *Ecological Modelling*, **348**: 93–109.
- Gatti, P., L. Cominassi, E. Duhamel, P. Grellier, H. Le Delliou, S. Le Mestre, P. Petitgas, M. Rabiller, J. Spitz, M. Huret (2018). Bioenergetic condition of anchovy and sardine in the Bay of Biscay and English Channel. *Progress in Oceanography*, **166**: 129–138.
- Giese, A.C. (1967). Some methods for the study of the biochemical constitutions of marine invertebrates. *Oceanography and Marine Biology - An Annual Review*, **5**: 159–186.
- Guevara Fletcher, C.E. (2011). Variación del tamaño de los huevos en la anchoa Europea (*Engraulis encrasicolus* Linnaeus, 1758) en el golfo de Vizcaya. Trabajo Fin de Master, UPV/EHU & AZTI-Tecnalia (Pasaia).
- Gutreuter, S.J. & R.O. Anderson (1985). Importance of body size to the recruitment process in largemouth bass populations. *Transactions of the American Fisheries Society*, **114**: 317–327.
- Henderson, P.A., H.A. Holmes & R.N. Bamber (1988). Size-selective overwintering mortality in the sand smelt, *Atherina boyeri* Risso, and its role in population regulation. *Journal of Fish Biology*, **33**: 221–233.
- Hjort, J. (1926). Fluctuations in the year classes of important food fishes. *Journal du Conseil / Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer*, **1**: 5–38.
- Huxley, T.H. (1884). Inaugural Address. *Fisheries Exhibition Literature*, **4**: 1–22.
- Irigoien, X., Ø. Fiksen, U. Cotano, A. Uriarte, P. Álvarez, H. Arrizabalaga, G. Boyra, M. Santos, Y. Sagarminaga, P. Otheguy, E. Etxebeste, L. Zarauz, I. Artetxe & L. Motos (2007). Could Biscay Bay anchovy recruit through a spatial loophole? *Progress in Oceanography*, **74(2-3)**: 132–148.
- Jönsson, K.I. (1997). Capital and income breeding as alternative tactics of resource use in reproduction. *Oikos*, **78**: 57–66.

- Kawasaki, T. (1992). Mechanisms governing fluctuations in pelagic fish populations. *South African Journal of Marine Science*, **12**: 873–879.
- Kestemont, P. (1995) Influence of feed supply, temperature and body size on the growth of gold fish *Carassius auratus* larvae. *Aquaculture*, **136**: 341-349.
- Koops, M.A., J.A. Hutchings & T.M. McIntyre (2004). Testing hypotheses about fecundity, body size and maternal condition in fishes. *Fish and Fisheries*, **5**: 120–130.
- Lambert, T.C. (1987). Duration and intensity of spawning in herring as related to the age structure of the mature population. *Marine Ecology Progress Series*, **39**: 209–220.
- Lambert, Y. & J.-D. Dutil (1998). Energetic consequences of reproduction in Atlantic cod (*Gadus morhua*) in relation to spawning level of somatic energy reserves. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **57**: 815-825.
- Leggett, W.C. & E. Deblois (1994). Recruitment in marine fishes: is it regulated by starvation and predation in the egg and larval stages? *Netherlands Journal of Sea Research*, **32**: 119–134.
- Marteinsdottir, G. & A. Steinarsson (1998). Maternal influence on the size and viability of Iceland con *Gadus morhua* eggs and larvae. *Journal of Fish Biology*, **52**: 1241-1258.
- Mehault, S., R. Domínguez-Petit, S. Cerviño & F. Saborido-Rey (2010). Variability in total egg production and implications of the southern stock of European hake. *Fisheries Research*, **104**: 11-122.
- Mion, M., A. Thorsen, F. Vitale, J. Dierking, J.P. Herrmann, B. Huwer, B. von Dewitz & M. Casini (2018). Effect of fish length and nutritional condition on the fecundity of distressed Atlantic cod *Gadus morhua* from the Baltic Sea. *Journal of Fish Biology*, **92**: 1016-1034.
- Motos, L., A. Uriarte & V. Valencia (1996). The spawning environment of the Bay of Biskay anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.). *Scientia Marina*, **60(2)**: 117–140.
- Nunes, C., A. Silva, V. Marques & K. Ganias (2011). Integrating fish size, condition, and population demography in the estimation of Atlantic sardine annual fecundity. *Ciencias Marinas*, **37(4B)**: 565–584.
- Oliver, J.D., G.F. Holeton & K.E. Chua (1979). Overwinter Mortality of Fingerling Smallmouth Bass in Relation to Size, Relative Energy Stores and Environmental Temperature. *Transactions of the American Fisheries Society*, **108**: 130–136.
- Palomera, I. (1992). Spawning of anchovy *Engraulis encrasicolus* in the Northwestern Mediterranean relative to hydrographic features in the region. *Marine Ecology Progress Series*, **79**: 215-223.
- Pauly, D. (2019). Female Fish Grow Bigger- Let's Deal with it. *Trends in Ecology & Evolution*, **34**: 181-182.
- Post, J.R. & E.A. Parkinson (2001). Energy allocation strategy in young fish: allometry and survival. *Ecology*, **82(4)**: 1040–1051.
- Riveiro, I., C. Guisande, I. Maneiro & A.R. Vergara (2004). Parental effects in the European sardine *Sardina pilchardus*. *Marine Ecology Progress Series*, **274**: 225-234.

- Sanz, A. & A. Uriarte (1989). Reproductive cycle and batch fecundity of the bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in 1987. *CalCOFI Report*, **30**: 127–135.
- Sanz, N., J.-L. García-Marín, J. Viñas, M. Roldán & C. Pla (2008). Spawning groups of European anchovy: population structure and management implications. *ICES Journal of Marine Science*, **65(9)**: 1635–1644.
- Sargent, J.R., R.D. Tocher & J.G. Bell (2002). The Lipids, Chapter 4, 181-257 pp. *In: Fish Nutrition*. pp. 824. J.E. Halver & R.W. Hardy (Eds.). Academic Press, California, USA.
- Shuter, B.J., J.A. MacLean, F.E.J. Fry & H.A. Reiger (1980). Stochastic simulation of temperature effects on first-year survival of smallmouth bass. *Transactions of the American Fisheries Society*, **109**: 1–34.
- Shuter, B.J. & J.R. Post (1990). Climate, population viability, and the zoogeography of temperate fishes. *Transactions of the American Fisheries Society*, **119**: 314–336.
- Steele, D.H., R. Andersen & J.M. Green (1992). The managed commercial annihilation of northern cod. *Newfoundland Studies*, **8(1)**: 34-68.
- Tocher, D.R. (2003). Metabolism and functions of lipids and fatty acids in teleost fish. *Reviews in Fisheries Science*, **11**: 107–184.
- Toneys, M.L. & D.W. Coble (1980). Mortality, Hematocrit, Osmolality, Electrolyte Regulation, and fat depletion of young-of-the-year freshwater fishes under simulated winter conditions. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **37(2)**: 225–232.
- Uriarte, A., P. Prouzet & B. Villamor (1996). Bay of Biscay and Ibero Atlantic anchovy populations and their fisheries. *Scientia Marina*, **60(2)**: 237-255.
- Uriarte, A., Y. Sagarminaga, C. Scalabrin, V. Valencia, P. Cermeño, E. de Miguel, J.A. Gomez Sanchez & M. Jimenez (2001). Ecology of anchovy juveniles in the Bay of Biscay 4 months after peak spawning: do they form part of the plankton. ICES CM 2001/W:20.
- Vaz, S. & P. Petitgas (2002). Study of the Bay of Biscay anchovy population dynamics using spatialised age-specific matrix models. ICES CM 20.
- Villamor, B., P. Abaunza, P. Petitgas, J. Massé & A. Uriarte (2007). Bay of Biscay anchovy: a resource in crisis. ICES Insight 9–10.
- Wiegand, M.D. (1996). Composition, accumulation and utilization of yolk lipids in teleost fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **6**: 259–286.

#### *Páginas web*

- <https://mathcs.clarku.edu/huxley/SM5/fish.html>
- [http://tumi.lamolina.edu.pe/infopes/?post\\_type=product](http://tumi.lamolina.edu.pe/infopes/?post_type=product)

## **0. Estructura de la Tesis y objetivos**

Esta Tesis está dividida en dos apartados y 4 capítulos. El primer apartado es el de Material y Métodos Generales, donde se describen los materiales y métodos utilizados para la realización de todos los capítulos.

A este apartado le siguen 4 capítulos que están relacionados entre sí, debido a que se han utilizado los mismos métodos analíticos. Sin embargo, son capítulos independientes, cada uno dirigido a cumplir un objetivo específico. Cada uno cuenta con su introducción, material y métodos, resultados, discusión, conclusiones y bibliografía.

En el último apartado de este manuscrito, se ha escrito una discusión general con el fin de unificar las discusiones que se han expuesto a lo largo de esta Tesis.

### **Objetivo principal:**

El objetivo principal de la tesis será realizar una caracterización bioenergética de la anchoa europea (*Engraulis encrasicolus*) en el Golfo de Bizkaia en relación a los procesos de reproducción en su fase adulta y, de crecimiento y desarrollo durante su fase juvenil. Con ello se tratará de entender cómo estos procesos, vistos desde un punto de vista energético, pueden ayudar a explicar la supervivencia y el reclutamiento de la anchoa durante su primer año de vida y, su estrategia reproductora en la fase adulta y, colaborar, por tanto, al conocimiento de la dinámica de su población.

### **Objetivos específicos:**

Específicamente se tratarán de completar unos objetivos parciales en cada capítulo.

**Capítulo 1:** *“Asignación energética al crecimiento somático y al almacenamiento de las reservas en las anchoas juveniles en el Golfo de Bizkaia”.*

Objetivo: analizar la asignación alternativa de energía al crecimiento somático y al almacenamiento de las reservas de la anchoa juvenil, con el fin de conocer cuál es la estrategia fisiológica vigente a lo largo del crecimiento y durante la fase previa al periodo invernal.

**Capítulo 2:** *“Diferencias en la composición bioquímica de la anchoa adulta durante la maduración genital y la reproducción primaveral”.*

Objetivo: describir los cambios ocurridos en la composición bioquímica en las anchoas europeas en el Golfo de Bizkaia durante el periodo de preparación a la puesta.

**Capítulo 3:** *“Variabilidad interanual preinvernal de la composición bioquímica en la población de anchoa del Golfo de Bizkaia”.*

Objetivo 1: Analizar las características bioquímicas preinvernales de los juveniles durante su desarrollo y observar si dichas características varían interanualmente.

Objetivo 2: Cuantificar los componentes bioquímicos de los adultos en el periodo preinvernal y estudiar su dinámica de acumulación de reservas previa al invierno.

Objetivo 3: Determinar si las diferencias interanuales en la composición bioquímica preinvernal influyen en la mortalidad invernal de los juveniles.

**Capítulo 4:** *“Variabilidad interanual del contenido energético de las anchoas de primavera en las zonas de desove del Adur y del Garona”.*

Objetivo 1: conocer la variabilidad energética interanual, con el fin de estudiar la translocación de la energía ligada a la reproducción, y ver si esta varía según la zona de puesta (se han estudiado las dos más importantes) o el sexo de la anchoa.

Objetivo 2: comparar las tres clases de edad (edad 1, edad 2 y edad 3) con el fin de conocer si las diferencias energéticas registradas tienen efecto en la fecundidad.

## Material y Métodos Generales

### Área de estudio: Golfo de Bizkaia

El Golfo de Bizkaia (con 223000 km<sup>2</sup>) es un golfo del noreste del Océano Atlántico, situado al sur del Mar Céltico. Se extiende a lo largo de la costa oeste de Francia, desde la Punta de Penmarch hasta la costa oeste de España, hasta Cabo Ortegal (Figura 1).

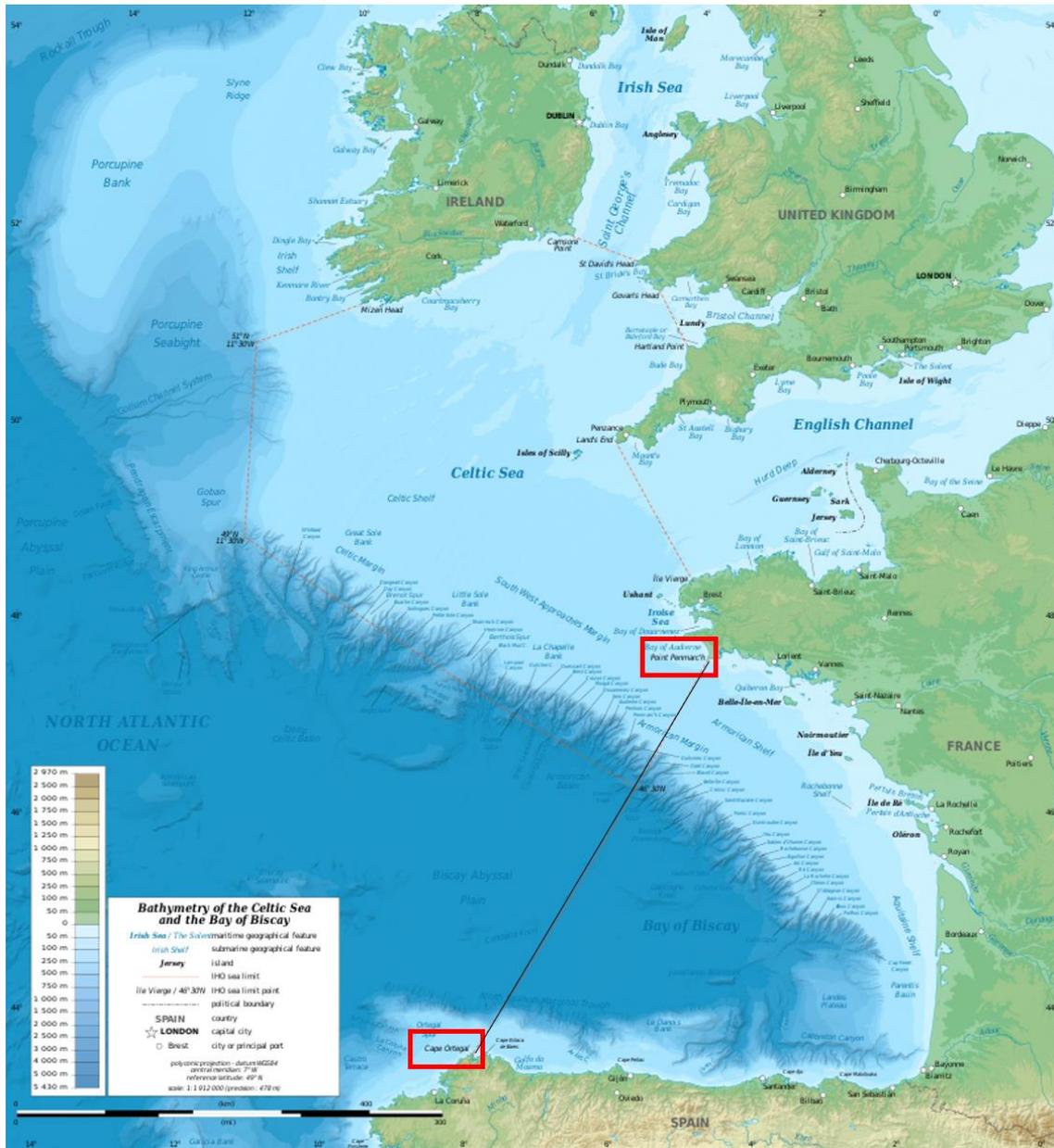


Figura 1: Mapa batimétrico del Mar Celta y del Golfo de Bizkaia. Límites de los mares según lo especificado por la Organización Hidrográfica Internacional.

Los ríos más importantes que desembocan en el Golfo de Bizkaia son el Loira, el Dordoña y el Garona, que forman el estuario del Garona, y el Adur, situado más al sur. La baja salinidad en las capas superiores del mar en las áreas de las plumas de los ríos, produce un calentamiento rápido en la superficie del mar en primavera, lo que induce una fuerte estratificación y estabilidad de la columna de agua (Uriarte *et al.*, 1996).

El Golfo de Bizkaia tiene dos plataformas continentales: la cantábrica (vertiente sur del golfo) y la francesa (constituido por las plataformas Armoricana y aquitana) (vertiente este del golfo). La plataforma continental francesa tiene una anchura de aproximadamente 160 km frente a la costa de Bretaña (plataforma Armoricana con tramos escarpados y rocosos), pero se estrecha a medida que se baja en latitud (plataforma continental aquitana) (a menos de 65 km) (Lavin *et al.*, 2004). La plataforma cantábrica tiene una anchura variable de entre 12 y 40 km (plataforma escarpada con numerosos acantilados, playas y bahías) (Sánchez *et al.*, 2014). Entre los grandes rasgos topográficos están el Alto de Jovellanos, el Banco de Le Danois, el Promontorio de Santander y numerosos cañones submarinos (Khipounoff *et al.*, 2014; van den Beld *et al.*, 2017), de los cuales los más importantes de la plataforma Armoricana y aquitana son el de Cap Ferrer (Ferrer *et al.*, 2008) y el de Capbreton (en la esquina sureste del Golfo de Bizkaia frente al río Adur, con su cabecera ubicada a 400 m de la línea de costa alcanzando la isóbata de 1000 m a solo 3 km de la costa (Gonthier *et al.*, 2006)), y en la plataforma cantábrica el sistema de cañones de Avilés (la cabecera del cañón de Avilés se encuentra a 12 km de la costa y en tan solo 40 km su profundidad varía desde los 128 m hasta los 4766 m, por lo que es uno de los más profundos a escala mundial en lo que se refiere en términos de relieve neto) (Harris & Whiteway, 2011; Maestro *et al.*, 2015; Nomark & Carson, 2003). Más allá del talud continental se encuentra la llanura abisal de Bizkaia, con profundidades de aproximadamente 4550 m (la profundidad máxima es de 4735 m), que ocupa aproximadamente la mitad del área del Golfo. Así mismo, gran parte del Golfo tiene una topografía muy plana (britannica.com; IEO, 2014).

La temperatura promedio a lo largo del año es de unos 16 °C, desde los 10 °C del norte en invierno hasta los >21 °C del sur en verano (Koutsikopoulos *et al.*, 1998; Le Boyer *et al.*, 2013).

Las corrientes superficiales del Golfo de Bizkaia están influenciadas por la circulación de agua en el sentido de las agujas del reloj en el Atlántico Norte, que, a su vez, induce una circulación de agua en sentido horario en el Golfo. Esta es la razón por la cual el Golfo de Bizkaia es conocido por sus mares agitados, especialmente en los meses de invierno. Los procesos oceanográficos están influenciados por la variabilidad estacional y las estructuras oceanográficas de mesoescala más características durante la primavera son: 1) las plumas de los ríos de Adur y Garona que se extienden sobre la plataforma, cuya extensión sobre la plataforma depende de las precipitaciones y vientos predominantes; 2) la corriente de agua fría (por debajo de 12 °C) que se extiende desde la zona sur de Bretaña (48-49 °N) hasta la latitud del estuario de Garona, es una masa de agua relativamente homogénea que se encuentra a una profundidad de 100 m y que está caracterizada por bajas fluctuaciones interanuales (Vincent & Kurc, 1969); 3) afloramientos ocasionales en función del régimen de viento en las dos plataformas continentales (la cantábrica y la Armoricana y la aquitana); 4) la presencia de remolinos llamados SWODDIES, llamados así por Pingree & Le Cann (1992); y 5) la aparición de zonas frontales a lo largo de la pendiente de la plataforma Armoricana debido a la influencia de las olas internas (el Golfo de Bizkaia es una zona donde las mareas internas se encuentran dentro de las más energéticas del mundo (Baines, 1982)), creadas por la topografía de las plataformas continentales.

#### *Obtención y utilización de las muestras*

Las anchoas de este estudio fueron capturadas mediante pesqueros de cerco durante la época de pesca comercial en marzo, abril y mayo de 2017 y por buques oceanográficos con redes de arrastre en todo el Golfo de Bizkaia en las campañas oceanográficas de BIOMAN (ICES, 2018), llevadas a cabo en mayo de los años 2008, 2009 y 2016 y en las campañas oceanográficas de JUVENA (Boyra *et al.*, 2013), desarrolladas en el mes de septiembre de los años 2007, 2008, 2015 y 2016.

Las anchoas capturadas en la primavera del año 2017 se emplearon en el capítulo 2, con el objetivo de disponer de una referencia del estado de las anchoas después del invierno, así como para estudiar la evolución energética durante el proceso de maduración previa a la puesta de la anchoa adulta. Estas anchoas fueron recogidas principalmente en la parte sur del Golfo.

Las muestras obtenidas a partir de las pescas de la campaña BIOMAN se emplearon en el capítulo 4 con el fin de disponer de anchoas adultas en época de puesta y poder comparar la variabilidad de los componentes bioquímicos de los tres órganos en los diferentes años en las zonas de desove. Las anchoas analizadas se tomaron a partir de una submuestra de alrededor de 30 individuos en cada lance con red de arrastre realizado durante la campaña. Estas pescas fueron efectuadas sobre las plataformas continentales del Golfo de Bizkaia, al este de la plataforma cantábrica y fundamentalmente en la plataforma aquitana y sur de la plataforma armoricana, hasta 46° norte (ver Figura 2) y se emplearon para calcular los parámetros reproductivos de las hembras, que a su vez, se utilizaron para estimar la biomasa de anchoa usando el método de evaluación diaria de huevos (siglas en inglés DEPM) (la metodología utilizada puede ser consultada en el informe ICES-WGHANSA, ej. ICES, 2018).

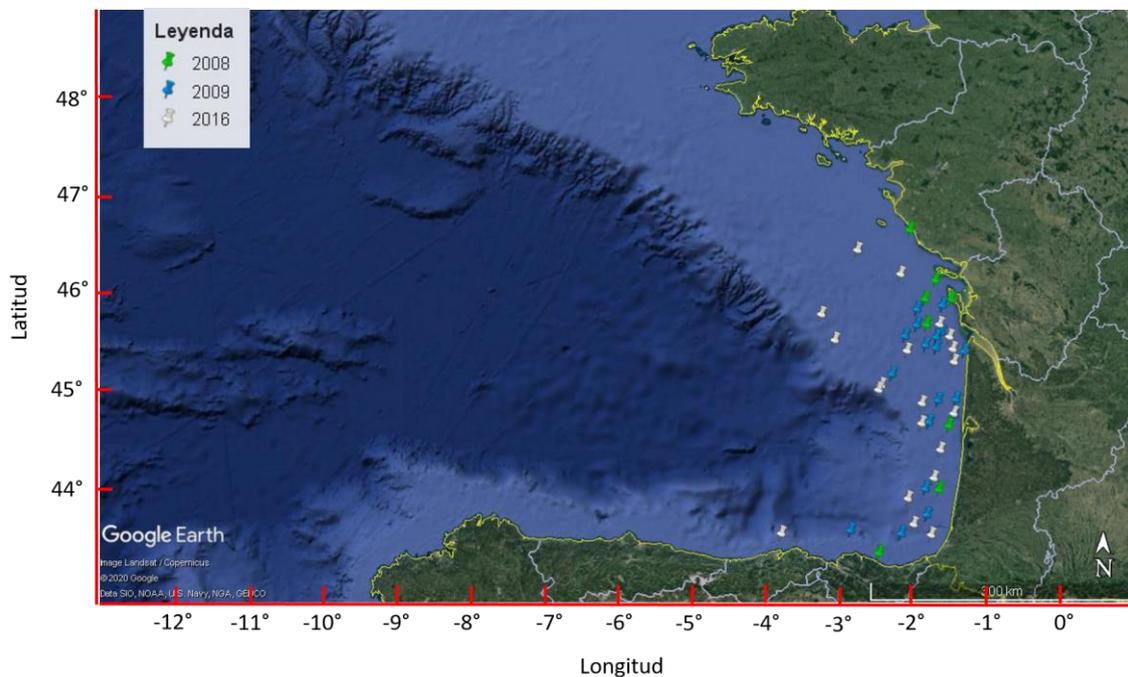


Figura 2: Distribución de los puntos de muestreo de los meses de mayo de las campañas oceanográficas BIOMAN utilizados en esta Tesis.

De la misma manera, las muestras obtenidas a partir de las campañas JUVENA se emplearon en los capítulos 1 y 3: en el primer capítulo con el objetivo de analizar la asignación de energía al crecimiento somático y al almacenamiento de reservas energéticas por parte de las anchoas juveniles; y en capítulo 3, con el objetivo de comparar en diferentes años la relación entre los diversos componentes bioquímicos y el tamaño. Las anchoas analizadas se obtuvieron a partir de una submuestra de alrededor de 30 individuos recogidos durante la campaña en cada punto de muestreo con el método de la acústica y la red de arrastre. Estas capturas se realizaron sobre las plataformas continentales del Golfo de Bizkaia, a lo largo de la plataforma cantábrica y especialmente en la plataforma aquitana y sur de la plataforma armoricana, hasta los 47° norte

(ver figura 3) y se emplearon para calcular la biomasa de los juveniles (la metodología utilizada puede ser consultada en Boyra *et al.*, 2013; y el informe ICES-WGHANSA, ej. ICES, 2017).

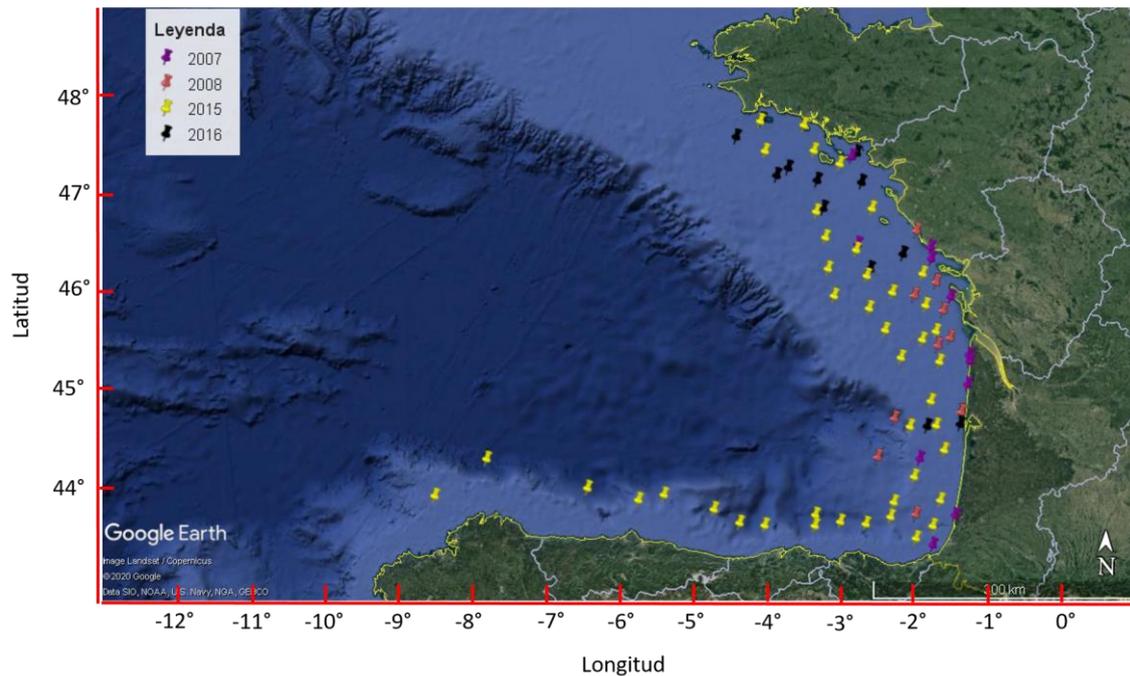


Figura 3: Distribución de los puntos de muestreo de los meses de septiembre de las campañas oceanográficas JUVENA utilizados en esta Tesis.

#### *Procesamiento de las muestras*

Una vez capturadas las anchoas, todas las muestras, tanto de juveniles como de adultos, se congelaron a bordo a  $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$  inmediatamente después de ser pescadas, y se mantuvieron así hasta el momento que se descongelaron para poder realizar la disección. Ya en el laboratorio, después de descongelar en el refrigerador durante la noche a  $4\text{ }^{\circ}\text{C}$ , las anchoas se pesaron (mg) para registrar los pesos vivos (PV) y se midieron (cm) para conocer la longitud total (TL) y la longitud estándar (SL) (Figura 4). 3988 anchoas fueron diseccionadas, se separaron 3 tejidos (músculo, hígado y genital) (Figura 5) y se determinó la edad. La determinación de la edad fue realizada en los laboratorios de AZTI y se basa en el conocimiento del patrón de crecimiento anual de los otolitos de la anchoa. Para ello, se extrajeron ambos otolitos sagitales y se colocaron en recipientes negros inmersos en agua y con el surco hacia abajo para que pudieran ser examinados bajo un microscopio de disección con un aumento de 10x con luz reflejada. La formación de bandas translúcidas (ver ejemplo en Figura 6) se determinó de acuerdo con los criterios establecidos por el ICES (2009) (ver también Uriarte et al, 2016).



Figura 4: Determinación de la longitud total (TL) y la longitud estándar (SL) de la anchoa (fotografía de Estitxu Txurruka Alberdi).

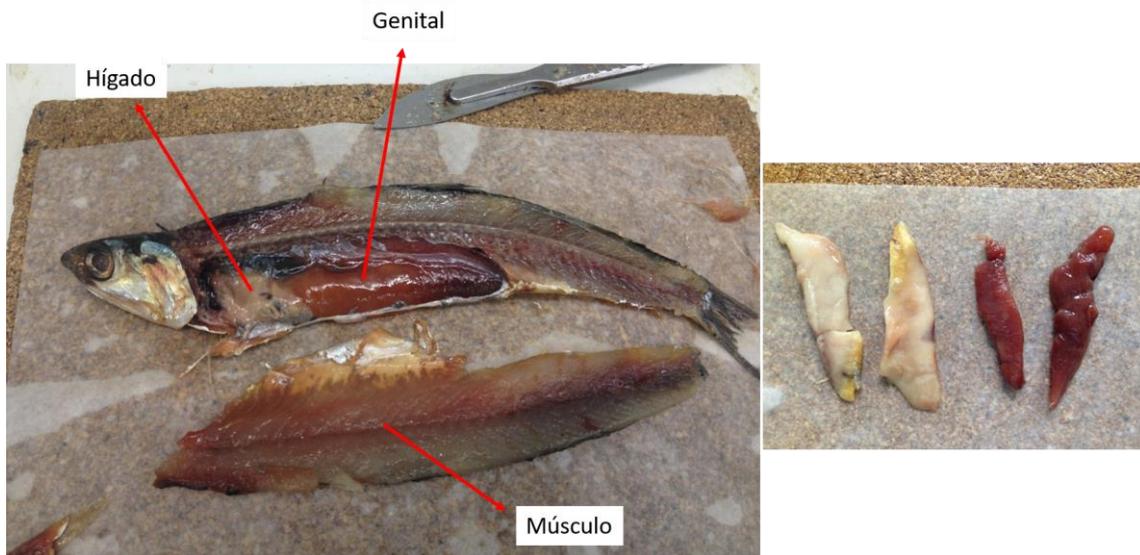


Figura 5: Izquierda: Corte longitudinal de una anchoa para la obtención de los órganos analizados: músculo, hígado y genital (en este caso hembra). Derecha: distinción de los genitales de una anchoa macho (izquierda) y una anchoa hembra (derecha) (fotografías de Estitxu Txurruka Alberdi).

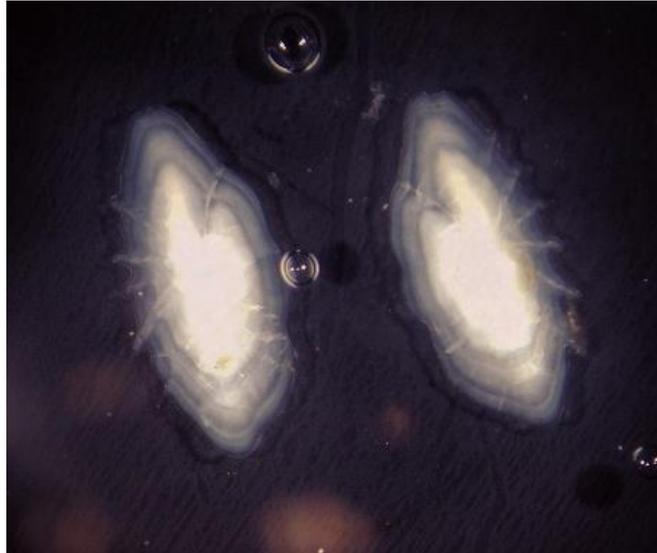


Figura 6: Ejemplo de otolitos de una anchoa de 3 años de edad (fotografía de Estitxu Txurruka Alberdi).

### *Análisis bioquímicos*

Los tejidos de las 3988 anchoas se liofilizaron, pulverizaron para la homogeneización y se analizaron la composición bioquímica de los tejidos correspondientes a 2322 anchoas, utilizando métodos bioquímicos estándar.

#### Proteínas

El método de Lowry *et al.* (1951) originariamente se puso a punto para cuantificar proteínas hidrosolubles. Pero como en nuestro caso debían cuantificarse muchas proteínas básicamente insolubles, tales como el colágeno y las constitutivas de las fibras musculares, y que además habían sido sometidas a un proceso de secado por liofilización, se siguió una variante del método original de Lowry *et al.* (1951). Mediante esta variante las proteínas se solubilizaron en NaOH 0.8 N a 30 °C. Tras esa incubación, las muestras se sonicaron 15 min en baño de ultrasonidos a 450 W y se añadieron 7 ml de H<sub>2</sub>O destilada con el fin de rebajar la normalidad del medio a 0.1 N, y así permitir el desarrollo del color con los reactivos del método de Lowry *et al.* (1951) (Consultar al final de esta sección el protocolo “Protocolo para la extracción y valoración de proteínas”).

#### Lípidos

En las sustancias naturales los lípidos se encuentran unidos entre sí o al resto de componentes orgánicos por tres clases de fuerzas: 1) fuerzas de van der Waals; 2) fuerzas electrostáticas y enlaces de hidrógeno; y, 3) enlaces covalentes.

Los lípidos unidos mediante enlaces del tipo 1, es decir, los lípidos neutros, se extraen mediante disolventes apolares. Los unidos por enlaces del tipo 2, los lípidos polares, se extraen mediante disolventes parcialmente polares. Por último, los lípidos unidos por enlaces del tipo 3, suelen mantenerse en la fracción no lipídica (Bergelson, 1980). Un

extractor lipídico ideal debería ser lo suficientemente polar como para extraer los lípidos de las membranas y también liberarlos de sus enlaces en las lipoproteínas (Entenman, 1957). Al mismo tiempo, debería ser lo suficientemente apolar como para extraer los lípidos apolares simples y los triacilglicéridos (mayoritarios en los lípidos de reserva) (Christie, 1982). Evidentemente, tal extractor ideal no existe, por lo que pueden combinarse varias extracciones variando la polaridad del medio tal y como lo hicieron, por ejemplo, Mann & Gallager (1984).

Las moléculas anfipáticas van a suponer un gran problema de extracción lipídica, porque cualquier pequeña variación en la polaridad del medio de extracción, podría provocar que la molécula anfipática se disolviera en un tubo en la fase polar y en el tubo de la réplica en la fase apolar. La manera de solucionar en la medida de lo posible este problema se basa en una pre-extracción lipídica, consistente en una hidrólisis ácida en caliente del enlace éster que une la cabeza polar al resto apolar. Una vez liberada, la fracción polar será fácilmente disuelta en la fase polar hidrometanólica en tanto que el remanente apolar lo será en la fase clorofórmica (Phillips & Privet, 1979).

El método de Folch *et al.* (1957) extrae los lípidos más exhaustivamente que el de Bligh & Dyer (1959) (Christie, 1982), pero tiene la desventaja de mantener más sustancias no lipídicas en el extracto clorofórmico (Bergelson, 1980). Si en la fase apolar se arrastran sustancias no lipídicas, en la cuantificación colorimétrica de Marsh & Weinstein (1966) puede registrarse una sobreestimación de los lípidos. Por ello, se hizo una primera extracción utilizando el método de Bligh & Dyer (1959) (la más polar de las dos soluciones extractoras, para así retirar más eficientemente las sustancias no lipídicas), seguido de una segunda extracción siguiendo el método de Folch *et al.* (1957) para una más completa extracción de los lípidos (Consultar protocolo "Protocolo para la extracción y valoración de lípidos" al final de esta sección).

### Carbohidratos

El ácido tricloroacético (TCA) caliente ha sido uno de los métodos tradicionalmente utilizados para extraer carbohidratos de tejidos animales (Barnes & Heath, 1966; Giese, 1967; Perez Iglesias, 1986; Txurruka, 1992; Cotano, 2003; Iparraguirre-Bolaños, 2016).

La cuantificación de los carbohidratos solubles en TCA caliente (McClintock, 1989; McClintock *et al.*, 1990) se efectuó mediante el método calorimétrico de Dubois *et al.* (1956), que prácticamente no es afectado por la presencia de proteínas (Consultar protocolo "Protocolo para la extracción y valoración de carbohidratos" al final de esta sección).

### Cenizas

Las cenizas se obtuvieron por calcinación en horno mufla a 450 °C, porque a partir de 500 °C, los carbonatos empiezan a descomponerse liberando CO<sub>2</sub> y, por tanto, dando como resultado una subestimación de la cantidad de materia mineral o inorgánica en los tejidos.

Una vez cuantificadas (en mg) las proteínas, los lípidos y los carbohidratos totales de cada órgano analizado, se utilizaron los equivalentes energéticos de cada componente para convertirlos a unidades de energía (J): para las proteínas, 23.640 J/mg (Brody, 1945); para los lípidos, 36.067 J/mg (Beukema & de Bruin, 1979); y para los carbohidratos, 17.155 J/mg (Brody, 1945).

### *Análisis estadísticos*

La normalidad de los datos se testó con el Test de Kolmogorov-Smirnov y modificación de Lillefors.

Para determinar la tasa diferencial de crecimiento en varias partes o dimensiones de las anchoas, se estudió la alimetría de las regresiones utilizando el método de la hipótesis lineal:

Hipótesis 1       $H_0: b = 3.0$

Hipótesis 2       $H_0: b = 1.0$

El volumen y, en consecuencia, el peso de una anchoa, suponiendo que la densidad no se modifica dramáticamente, puede estimarse, en primer lugar, elevando al cubo la dimensión lineal, es decir la longitud de la anchoa y, posteriormente, multiplicando el resultado por un cierto parámetro específico (a) estimado experimentalmente en cada circunstancia. En este caso, en una regresión doble logarítmica de peso frente a longitud, el valor de la pendiente (b) isométrica es 3 ( $b = 3$ ). Es decir, la hipótesis 1 prueba si la alometría de la gravimetría o peso respecto a la longitud es isométrica. Como en el resto de los casos el número de dimensiones es igual para la variable dependiente que para la independiente, en todos ellos se da una relación isométrica cuando la pendiente de la regresión doble logarítmica vale 1 ( $b = 1$ ). Dicho de otra manera, la hipótesis 2 prueba si la relación lineal simple Log – Log es isométrica. Por otra parte, si la alometría es positiva ( $b > 3.0$  o  $b > 1$ , según sea el caso) será una relación hiperalométrica, en tanto que si dicha alometría es negativa ( $b < 3.0$  o  $b < 1$ , según sea el caso), será hipoalométrica. En la hiperalometría o alometría positiva hay un crecimiento desproporcionadamente alto de la variable en estudio (que puede ser considerada como la variable dependiente de una regresión); es decir, crece más de lo que sería esperable si se mantuvieran las proporciones relativas originales con respecto a otra estructura (que se podría considerar como la variable independiente de una regresión) con cuyo crecimiento se quiere comparar. La duplicación del valor de la variable independiente es correspondida con un aumento de más del doble del tamaño de la variable dependiente; es decir, durante el crecimiento de la estructura en estudio, esta va aumentando su proporción relativa con respecto al tamaño de otra con la que se quiere comparar. En el caso de la hipoalometría o alometría negativa el crecimiento de la variable dependiente es desproporcionadamente bajo, es decir decrece la proporción relativa del tamaño de la estructura en cuestión.

### **Bibliografía**

Baines, P.G. (1982). On internal tide generation models. *Deep-Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, **29(3)**: 307-338

- Barnes, H. & J.R. Heath (1966). The extraction of glycogen from marine invertebrate tissues. *Helgoländer wiss meeresunters*, **13**: 115-117.
- Bergelson, L.D. (1980). Preparative extraction of lipids from natural sources, Chapter 1.1, pp. 1-13. *In: Lipid biochemical preparations*. 306 pp. Elsevier/North-Holland Biomedical Press, Amsterdam.
- Beukema, J.J. & W. de Bruin (1979). Calorific values of the soft parts of the tulinid bivalve *Macoma balthica* (L.) as determined by two methods. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **37(1)**: 19-30.
- Bligh, E.G. & W.J. Dyer (1959). A rapid method of total lipid extraction and purification. *Canadian Journal of Biochemistry and Physiology*, **37(8)**: 911-917.
- Boyra, G., U. Martínez, U. Cotano, M. Santos, X. Irigoien & A. Uriarte (2013). Acoustic surveys for juvenile anchovy in the Bay of Biscay: abundance estimate as an indicator of the next year's recruitment and spatial distribution patterns. *ICES Journal of Marine Science*, **70(7)**: 1354-1378.
- Brody, S. (1945). Energetics, energy units and dietary-energy categories, Chapter 2, pp. 12-36. *In: Bioenergetics and growth*. 1023 pp. Reinhold, New York.
- Christie, W.W. (1982). The isolation of lipids from tissues, Chapter 2, pp. 17-23. *In: Lipid analysis. Isolation, separation, identification and structural analysis of lipids*, 2<sup>nd</sup> edition. 207 pp. Pergamon Press, Oxford, UK.
- Cotano Basabe, U. (2003). Variabilidad espacio-temporal de la concentración y composición bioquímica del seston y del material sedimentado en dos estuarios con diferente grado de alteración antrópica: Bilbao y Mundaka. Tesis Doctoral. UPV/EHU.
- Dubois, M., K.A. Gilles, J.K. Hamilton, P.A. Rebers & F. Smith (1956). Colorimetric method for determination of sugar and related substances. *Analytical Chemistry*, **28(3)**: 350-356.
- Entenman, C. (1957). General procedures for separating lipid components of tissue, pp. 299-317. *In: Methods in enzymology*, vol. 3, S.P. Colowick & N.O. Kaplan (Eds.) Academic Press, New York.
- Ferrer, O., E. Roca, B. Benjumea, J.A. Muñoz, N. Ellouz & the MARCONI Team (2008). The Deep seismic reflection MARCONI-3 profile: Role of extensional Mesozoic structure during the Pyrenean contractional deformation at the eastern part of the Bay of Biscay. *Marine Petroleum Geology*, **25(8)**: 714-730.
- Folch, J., M. Lees & G.H. Sloane Stanley (1957). A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues. *The Journal of Biological Chemistry*, **226(1)**: 497-509.
- Giese, A.C. (1967). Some methods for study of the biochemical constitution of marine invertebrates. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, **5**: 175-229.
- Gonthier, E., P. Cirac, J.-C. Fraugeres, M. Gaudin, M. Cremer & J.-F. Bourillet (2006). Instabilities and deformation in the sedimentary cover on the upper slope of the southern Aquitaine continental margin, north of the Capbreton canyon (Bay of Biscay). *Scientia Marina*, **70(Supl. 1)**: 89-100.

- Harris, P.T. & T. Whiteway (2011). Global distribution of large submarine canyons: geomorphic differences between active and passive continental margins. *Marine Geology*, **285**: 69-86.
- ICES (2009). Report of the Workshop on Age reading of European anchovy. ICES C.M. 2009/ACOM: 43. International Council for the Exploration of the Sea, Copenhagen.
- IEO (2014). Caracterización ecológica del área marina del sistema de cañones submarinos de Avilés. Informe final área LIFE+ INDEMARES (LIFE07/NAT/E/000732). Instituto Español de Oceanografía. Coordinación: Fundación Biodiversidad, Madrid, 243 pág.
- ICES (2017). Report of the Working Group on Southern Horse Mackerel, Anchovy and Sardine (WGHANSA). ICES CM 2017/ACOM:17. International Council for the Exploration of the Sea, Spain.
- ICES (2018). Report of the Working Group on Southern Horse Mackerel, Anchovy and Sardine (WGHANSA). ICES CM 2018/ACOM: 17. International Council for the Exploration of the Sea, Lisboa, Portugal.
- Iparraguirre Bolaños, E. (2016). Growth, reproduction and recruitment of *Eisenia andrei* in natural substrates: A functional approach. Tesis Doctoral. UPV/EHU.
- Khripounoff, A., J.-C. Caprais, J. Le Bruchec, P. Rodier, P. Noel & C. Cathalot (2014). Deep cold-water coral ecosystems in the Brittany submarine canyons (Northeast Atlantic): Hydrodynamics, particle supply, respiration, and carbon cycling. *Limnology and Oceanography*, **59(1)**: 87-98.
- Koutsikopoulos, C., P. Beillois, C. Leroy & F. Tailleffer (1998). Temporal trends and spatial structures of the sea surface temperature in the Bay of Biscay. *Oceanologica Acta*, **21(2)**: 335-344.
- Lavin, A., L. Valdés, F. Sanchez & P. Abaunza (2004). The Bay of Biscay: The Encountering of the Ocean and the Self (18b,E), Chapter 24, 933-1001 pp. *In: The Sea, Volume 14B: The Global Coastal Ocean*. pp. 810. A.R. Robinson & K.H. Brink (Eds.). Harvard University Press, USA.
- Le Boyer, A., G. Charria, B. Le Cann, P. Lazure & L. Marié (2013). Circulation on the shelf and the upper slope of the Bay of Biscay. *Continental Shelf Research*, **55**: 97-107.
- Lowry, O. H., N.J. Rosebrough, A.L. Farr & R.J. Randall (1951). Protein measurement with the Folin phenol reagent. *The Journal of Biological Chemistry*, **193(1)**: 265-275.
- Maestro, A., F. Bohoyo, J. López-Martínez, J. Acosta, M. Gómez-Ballesteros, E. Llave, A. Muñoz, P.G. Terrinha, M. Dominguez & F. Fernández-Sáez (2015). Influencia de los procesos tectónicos y volcánicos en la morfología de los márgenes continentales ibéricos. *Boletín Geológico y Minero*, **126(2-3)**: 427-482.
- Mann, R. & S.M. Gallager (1984). Physiology of the wood boring mollusc *Martesia cuneiformis* Say. *Biological Bulletin*, **166(1)**: 167-177.
- Marsh, J.B. & D.B. Weinstein (1966). Simple charring method for determination of lipids. *The Journal of the Lipid Research*, **7(4)**: 574-576.

- McClintock, J.B. (1989). Energetic composition, reproductive output, and resource allocation of antarctic asteroids. *Polar Biology*, **9(3)**: 147–153.
- McClintock, J.B., T. Hopkins, S.A. Watts & K. Marion (1990). The biochemical and energetic composition of somatic body components of echinoderms from the northern Gulf of Mexico. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, **95(4)**: 529-532.
- Nomark, W.R. & P.R. Carson (2003). Giant submarine canyons: is size any clue to their importance in the rock record? *Geological Society of America Special Papers*, **370**: 151-173.
- Perez Iglesias, J.I. (1986). *Cerastoderma edule* (L.) (Bivalvia: Cardiidae): Hazkuntza eta Ugalkuntzaren energi oinarriak. Tesis Doctoral. UPV/EHU.
- Phillips, F. & O.S. Privett (1979). A simplified procedure for the quantitative extraction of lipids from brain tissue. *Lipids*, **14(6)**: 590-595.
- Pingree, R.D. & B. Le Cann (1992). Three anticyclonic Slope Water Oceanic eddies (SWODDIES) in the southern Bay of Biscay in 1990. *Deep-Sea Research*, **39**: 1147–1175.
- Sánchez, F., M. Gómez-Ballesteros, C. González-Pola & A. Punzón (2014). *Sistema de cañones submarinos de Avilés*. Proyecto LIFE +INDEMARES. Ed. Fundación Biodiversidad del Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente.
- Txurruka Argarate, J.M. (1992). Estudios sobre la nutrición de *Arion ater* (L.): influencia de diferentes alimentos sintéticos sobre el crecimiento y la reproducción. Tesis Doctoral. UPV/EHU.
- Uriarte, A., P. Prouzet & B. Villamor (1996). Bay of Biscay and Ibero Atlantic anchovy populations and their fisheries. *Scientia Marina*, **60(Suppl. 2)**: 237-255.
- Uriarte, A., I. Rico, B. Villamor, E. Duhamel, C. Dueñas, N. Aldanondo & U. Cotano (2016). Validation of age determination using otoliths of the European anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) in the Bay of Biscay. *Marine and Freshwater Research*, **67**: 951-966.
- van den Beld, I.M.J., J.-F. Bourillet, S. Arnaud-Haond, L. de Chambure, J.S. Davies, B. Guillaumont, K. Olu & L. Menot (2017). Cold-Water Coral Habitats in Submarine Canyons of the Bay of Biscay. *Frontiers in Marine Science*, **4**: 118.
- Vincent, A. & G. Kurc (1969). Hidrologie variations saisonnières de la situation thermique du Golfe de Gascogne en 1967. *Revue des travaux de l'Institut des pêches maritimes*, **33(1)**: 79-96.

#### *Páginas web*

- <https://www.britannica.com/place/Bay-of-Biscay>

## **PROTOCOLO PARA LA EXTRACCIÓN Y VALORACIÓN DE PROTEÍNAS (LOWRY *et al.*, 1951)**

- Pesar 5 mg de muestra en tubo de ensayo.
- Añadir 1 mL de NaOH 0.8 N.
- Agitar 15 seg en agitatos.
- Incubar 15 min en baño a 30 °C.
- Sonicar 15 min en el baño de ultrasonidos.
- Añadir 7 mL de agua destilada.
- Agitar 10 seg en agitatos.
- Sacar 3 réplicas de 1mL.
- Añadir 5 mL del Reactivo D.
- Agitar durante 5 segundos.
- Dejar 15 min a temperatura ambiente.
- Añadir 0.5 mL del Reactivo E.
- Agitar durante 5 segundos.
- Dejar 30 min a temperatura ambiente.
- Leer la densidad óptica en el espectrofotómetro a 750 nm.

### **Reactivos**

- Reactivo A:  $\text{CO}_3\text{Na}_2$  at 2%.
- Reactivo B:  $\text{SO}_4\text{Cu} \cdot 5\text{H}_2\text{O}$  a 0.5% + 1% de Sodio Tartrato.
- Reactivo D: Mezclar 50 mL de Reactivo A con 1 mL de Reactivo B. Debe prepararse cada día.
- Reactivo E: 1 mL de Folin-Ciocalteu en 1,5 mL de agua destilada. Debe prepararse cada día.

### **Curva de calibración**

- Pesar 8 mg de Albúmina (Bovina).
- Añadir 1 mL de NaOH 0.8 N + 7 mL de agua destilada.
- Agitar hasta que se disuelva completamente la albumina.
- Tomar 3 réplicas de diferentes concentraciones (de 0 a 1 mL) incrementándose 0.2 mL en cada paso. Completar los volúmenes en todos los tubos hasta 1 mL agregando NaOH 0.1 N (1 mL NaOH 0.8 N + 7 mL de agua destilada) antes de añadir los reactivos.

## **PROTOCOLO PARA LA EXTRACCIÓN Y VALORACIÓN DE LÍPIDOS**

- Pesar 2-3 mg de muestra en cada tubo Pyrex.

### **PRE-EXTRACCIÓN** (Phillips & Privet, 1979)

- Añadir 0.8 ml de ácido acético al 0.25 % de concentración y poner el tapón.
- Incubar en baño María a 85 °C durante 30 min.

### **PRIMERA EXTRACCIÓN.** Método de Bligh & Dyer (1959), realizado en un medio con menor hidrofobicidad (2.8 mL solvente polar + 1 mL solvente apolar)

- Añadir 2 mL de metanol + 1 mL cloroformo y poner el tapón.
- Agitar durante 15 sec.
- Sonicar durante 15 min en un baño de ultrasonidos con el tapón.
- Añadir 1 mL de cloroformo.
- Agitar durante 15 sec.
- Añadir 1 mL de ácido acético al 0.25 % de concentración y poner el tapón.
- Agitar durante 15 sec. La solución se vuelve bifásica.
- Centrifugar a 4000 rpm durante 20 min a 4 °C.
- Retirar la mayoría de la fase acuosa superior y sacar la fase clorofórmica a otro tubo de ensayo manteniéndolos en baño de agua con hielo picado para evitar la evaporación del cloroformo y, por tanto, la concentración de los lípidos de la muestra.

### **SEGUNDA EXTRACCIÓN.** Método de Folch *et al.* (1956), realizado en un medio con mayor hidrofobicidad que el anterior (2 mL apolar + 1 mL polar)

- Añadir 2 mL de cloroformo al pellet +1 mL de metanol y poner el tapón.
- Agitar durante 15 sec.
- Sonicar durante 15 min en un baño de ultrasonidos con el tapón.
- Añadir 1 mL de 0.73 % ClNa.
- Agitar durante 15 sec. La solución se vuelve bifásica.
- Centrifugar a 4000 rpm durante 20 min a 4 °C.
- Retirar la fase superior acuosa y añadir la fase clorofórmica a la primera extracción. Por las razones antes aducidas, durante esta operación los tubos conteniendo la primera fase clorofórmica deben mantenerse en baño de agua con hielo.

### **CUANTIFICACIÓN COLORIMÉTRICA** (Marsh & Weinstein, 1966)

- Sacar 3 réplicas de 1 mL de la fase clorofórmica a tres tubos de ensayo previamente deslipidificados con acetona.
- Dejar secar en estufa a 50 °C hasta el día siguiente.
- Añadir a cada tubo 2 mL SO<sub>4</sub>H<sub>2</sub> concentrado (96-98 %).

- Introducir en baño de polietilenglicol a  $200 \pm 2$  °C durante 15 min. El baño de polietilenglicol debe estar en campana extractora debido a que los vapores del polietilenglicol son tóxicos.
- Sacar y dejar enfriar al aire unos segundos.
- Enfriar en baño de agua a temperatura ambiente durante  $\approx 1$  min.
- Enfriar en baño de agua con hielo picado durante 5 min.
- Añadir 3 mL de agua destilada en cada tubo.
- Agitar durante 15 sec.
- Enfriar en baño de agua con hielo durante 10 min.
- Leer inmediatamente la densidad óptica a 375 nm.

### **Curva de calibración**

- Pesar 1 mg de tripalmitina y 1 mg de fosfatidilcolina y disolverlos en 4 mL de cloroformo.
- Sacar 3 réplicas de diferentes concentraciones (desde 0 hasta 0.6 mL), incrementando 0.1 mL en cada paso. Completar los volúmenes en cada tubo hasta 1 mL antes de añadir los reactivos.

## **PROCOLO PARA LA EXTRACI3N Y VALORACI3N DE CARBOHIDRATOS**

- Pesar 5-15 mg de muestra en tubos Pyrex.
- Añadir 8 mL de Ácido Tricloroacético (TCA) al 5% (w/v). Cerrar bien los tapones.
- Agitar durante 15 sec.
- Se calientan a 100 °C en baño de polietilenglicol durante 20 min para extraer los carbohidratos solubles en TCA.
- Sacar y dejar enfriar al aire unos segundos.
- Enfriar en baño de agua a temperatura ambiente durante ≈ 2 min.
- Centrifugar durante 12 min a 4 °C y 4000 rpm.
- Colocar la mayor cantidad de sobrenadante que se pueda en tubos de ensayo
- Sacar 3 réplicas de 1 mL.
- Añadir 1 mL de una disoluci3n de fenol al 5 % (w/v) de concentraci3n de cada muestra e inmediatamente se añaden 5 mL de ácido sulfúrico (96-98%) concentrado de forma rápida y directamente contra la superficie de la disoluci3n fen3lica, con el fin de que la mezcla de reacci3n sea buena y lo más exerg3nica posible. En este paso nunca se debe sostener el tubo de ensayo en las manos porque se calientan mucho.
- Dejar reposar 10 min a temperatura ambiente.
- Poner en baño termostático a 35 °C durante 15min.
- Leer la densidad óptica de las muestras a 490 nm.

### **Curva de calibraci3n**

- Pesar 2.5 mg de glic3geno.
- Seguir el procedimiento de extracci3n. Sacar 3 réplicas de 0, 0.2, 0.4, 0.6, 0.8 y 1 mL. Cuando sea necesario, completar los volúmenes hasta 1 mL con TCA al 5 %.
- Realizar la colorimetría.

# Capítulo 1: Asignación energética al crecimiento somático y al almacenamiento de las reservas en las anchoas juveniles en el Golfo de Bizkaia

## **1.1 Introducción**

Como se ha indicado en la introducción general la dinámica poblacional de las especies de peces de vida corta, como son los pequeños peces pelágicos, está condicionada por el reclutamiento anual de nuevos individuos a la población. El reclutamiento de peces marinos en general (Leggett & DeBlois, 1994), y el de las especies pelágicas en particular (Kawasaki, 1992), varía mucho intra- e interanualmente y está influido por las condiciones ambientales (Borja *et al.*, 2008; Fernandes *et al.*, 2010) y por influencia del efecto materno, que se manifiesta en el aporte de reservas a las larvas en desarrollo y que podría definirse como la influencia causal del fenotipo materno en el fenotipo de la descendencia. Se asume que, en general, la variabilidad está condicionada por pequeños cambios en la mortalidad asociada a las primeras fases de desarrollo.

Comúnmente se acepta que la mortalidad que ocurre durante las primeras etapas de desarrollo de los peces marinos (desde los huevos hasta los estadíos postlarvarios) es una de las principales causas de la variación natural en la abundancia (Hjort, 1926; Houde, 2008; Houde & Schekter, 1980). Históricamente se ha venido sugiriendo que la gran mayoría de la mortalidad que ocurre en estas fases tempranas se considera que es selectiva, dependiente del tamaño (Anderson, 1988) y que varía mucho entre las diferentes tandas de oviposición. De hecho, se ha observado que la inversión materna por larva va descendiendo según avanza la época de puesta, tanto en las hembras mayores como en las más jóvenes (Arnold *et al.*, 2018).

En esta hipótesis de la mortalidad dependiente del crecimiento y del tamaño, los individuos de crecimiento más rápido dentro de una población tienen menores riesgos de mortalidad debido a la depredación ya que i) las larvas más grandes tienen mejores capacidades natatorias que las más pequeñas, lo que les permite, por una parte capturar alimento con mayor eficiencia, y, por otra, escapar y/o adoptar estrategias defensivas ante los depredadores, como por ejemplo la agregación en bancos ii) las larvas de crecimiento rápido experimentan una duración más corta de la fase larvaria, disminuyendo de esta manera, el período de tiempo en el que son más vulnerables a los depredadores. Así, dicha dependencia del reclutamiento implica que miembros de una cohorte de edad que difieren en tamaño, tendrán diferentes probabilidades de éxito en lo que respecta a su supervivencia y reproducción (Benoît *et al.*, 2000; DeAngelis *et al.*, 1993; Fisher *et al.*, 2007).

Aparte de estas fases de elevada mortalidad, existen otras fases cruciales en el reclutamiento. Así, la mortalidad invernal es otro de los principales causantes de la variabilidad del reclutamiento de especies de peces que residen en sistemas altamente estacionales (Escribano *et al.*, 2019; Foy & Paul, 1999; Hurst & Conover, 1998; Paul & Paul, 1999; Schultz *et al.*, 1998; Sogard, 1997). Al igual que ocurría con las fases más tempranas, varios estudios han demostrado que la supervivencia invernal está directamente relacionada con el tamaño del individuo (Escribano *et al.*, 2019, Henderson *et al.*, 1988; Oliver *et al.*, 1979; Toneys & Coble, 1980), debido a que el metabolismo basal específico del peso es mayor en los individuos más pequeños. Así, los individuos de menor tamaño agotan más rápidamente las reservas de energía durante el invierno, como consecuencia de las altas demandas metabólicas derivadas de su pequeño

tamaño (Shuter *et al.*, 1980; Shuter & Post, 1990). Es decir, los miembros más grandes de una cohorte de edad 0 tienen más probabilidades de sobrevivir a su primer invierno que sus congéneres más pequeños (Gutreuter & Anderson, 1985; Henderson *et al.*, 1988). Hay que tener en cuenta, además del tamaño de los individuos su estado de condición, toda vez que, según algunos autores (Arnold *et al.*, 2018) el efecto materno, es decir la cantidad de reservas aportadas por la madre al huevo, va a depender en parte de las condiciones ambientales, alimentarias fundamentalmente, a las que se está viendo sometida la madre en el momento de la puesta (Arnold *et al.*, 2018).

Debido a estas razones, los individuos que dedican toda su energía al crecimiento podrían nadar de manera más eficiente, evitar la depredación, tener un espectro más amplio de presas y responder en mejores condiciones a demandas fisiológicas compitiendo por un limitado excedente energético, porque pueden tener mayores tasas de consumo de alimentos, menores tasas metabólicas y, en consecuencia, un riesgo más bajo de morir de inanición (Post & Parkinson, 2001)). Sin embargo, si dichos individuos no almacenan suficientes reservas energéticas no sobrevivirán a periodos de escasez de recursos, como son las de los templados inviernos septentrionales. Esto es debido a que la mayoría de los peces de zonas templadas sufren cambios fisiológicos que conllevan un agotamiento de las reservas energéticas (Cunjak, 1988). Es decir, dichos individuos deben crecer lo suficientemente rápido como para escapar de los depredadores piscívoros, así como para poder acceder a la captura de mayores presas; al mismo tiempo, sin embargo, deben acumular reservas energéticas suficientes para hacer frente a épocas climatológica y alimentariamente adversas, como las que plantea la época invernal. Por ello, los individuos que se encuentran en las primeras etapas del desarrollo deben distribuir la energía adquirida entre dos tareas alternativas: el crecimiento somático y la acumulación de reservas energéticas.

En el caso particular de la anchoa europea (*Engraulis encrasicolus*) en el Golfo de Bizkaia, todos estos procesos asociados al reclutamiento son de capital importancia, pues la biomasa de reclutas representa anualmente el 70-80 % de la biomasa total de la población (Uriarte *et al.*, 1996; ICES, 2010). Existen diversos trabajos que abordan distintos aspectos relacionados con el crecimiento y la supervivencia durante los primeros meses de vida (Aldanondo *et al.*, 2010, 2011, 2016a, b; Cotano *et al.*, 2008) y el primer invierno (Escribano *et al.*, 2019), así como la forma en la que en otras especies se efectúa la asignación energética al crecimiento somático y a la acumulación de energía ante periodos adversos como el invierno (Gardiner & Geddes, 1980; Henderson *et al.*, 1988; Martin *et al.*, 2017; Oliver *et al.*, 1979; Post & Parkinson, 2001; Sogard & Spencer, 2004). Sin embargo, existe una clara falta de estudios sobre esta materia en particular para el caso de la anchoa del Golfo de Bizkaia.

El objetivo de este capítulo es analizar la asignación alternativa de energía al crecimiento somático y al almacenamiento de las reservas de la anchoa juvenil, con el fin de conocer cuál es la estrategia fisiológica vigente a lo largo del crecimiento y durante la fase previa al periodo invernal.

## **1.2 Material y Métodos**

### *Procesamiento de las muestras*

Los materiales y la metodología utilizados para la disección y los análisis bioquímicos han sido detallados en la sección de “Material y Métodos generales” de esta tesis.

Un total de 1346 anchoas europeas juveniles (edad 0) (*Engraulis encrasicolus*) fueron capturadas en el área de estudio en las campañas oceanográficas JUVENA (ver estrategia y metodología de la campaña en el artículo de Boyra *et al.* (2013)) durante los meses de septiembre de los años 2007, 2008, 2015 y 2016. Dichos individuos fueron pesados para obtener el peso vivo (PV) y medidos para obtener la longitud estándar (SL). Posteriormente las anchoas fueron diseccionadas para separar el músculo y el hígado, que fueron pesados antes y después de ser liofilizados, con el fin de conocer, respectivamente, su peso húmedo y su peso seco. Finalmente, se analizaron mediante métodos bioquímicos las dos secciones corporales (músculo e hígado) correspondientes a 464 anchoas. El peso húmedo total (PH), el peso seco total (PS), el peso de las proteínas totales (Prot), peso de los lípidos totales (Lip) y peso de los carbohidratos totales (CH), se obtuvieron sumando los datos de los dos órganos o secciones corporales analizados. Así mismo, el peso de la materia orgánica libre de lípidos o materia orgánica magra (MOM) se obtuvo sumando los pesos de las proteínas y los carbohidratos totales de dichos órganos, mientras que el contenido hídrico (H2O) se calculó como la diferencia entre el peso húmedo y el peso seco.

### *Análisis estadístico*

Para determinar el comportamiento fisiológico de las anchoas juveniles, la alometría de la relación de PS vs PH (PS/PH) fue analizada mediante el método de regresión no paramétrica de Loess (<http://r-statistics.co>) en el software estadístico R. Mediante dicha regresión se obtuvo el punto de inflexión o BREAK de la relación analizada.

Una vez conseguido dicho punto, se aplicó la regresión no lineal segmentada de Piecewise en el programa estadístico SYSTAT 13.2 a todas las alometrías analizadas (PS/PH, Lip/MOM; PV, H2O, MOM y Lip frente a SL; y, Log PV, Log H2O, Log MOM y Log Lip frente a Log SL). Mediante dicho modelo se lograron las regresiones de cada segmento de las alometrías representadas. El modelo de la regresión no lineal segmentada de Piecewise fue:

$$Y = \begin{cases} b_0 + b_1X & X \leq BREAK \\ b_0 + b_1X + b_2(X - BREAK), & X > BREAK \end{cases}$$

donde Y es la masa o el logaritmo de la masa en mg (peso vivo o uno de los componentes), X es la longitud estándar o el logaritmo de la longitud estándar del pez (en cm),  $b_0$  es el intercepto del primer segmento (mg),  $b_1$  es la pendiente del primer segmento,  $b_2$  es la diferencia de la pendiente entre el primer y el segundo segmento y  $BREAK$  (cm) es el punto de inflexión. La pendiente del segundo segmento es calculada como  $b_1 + b_2$ .

### 1.3 Resultados

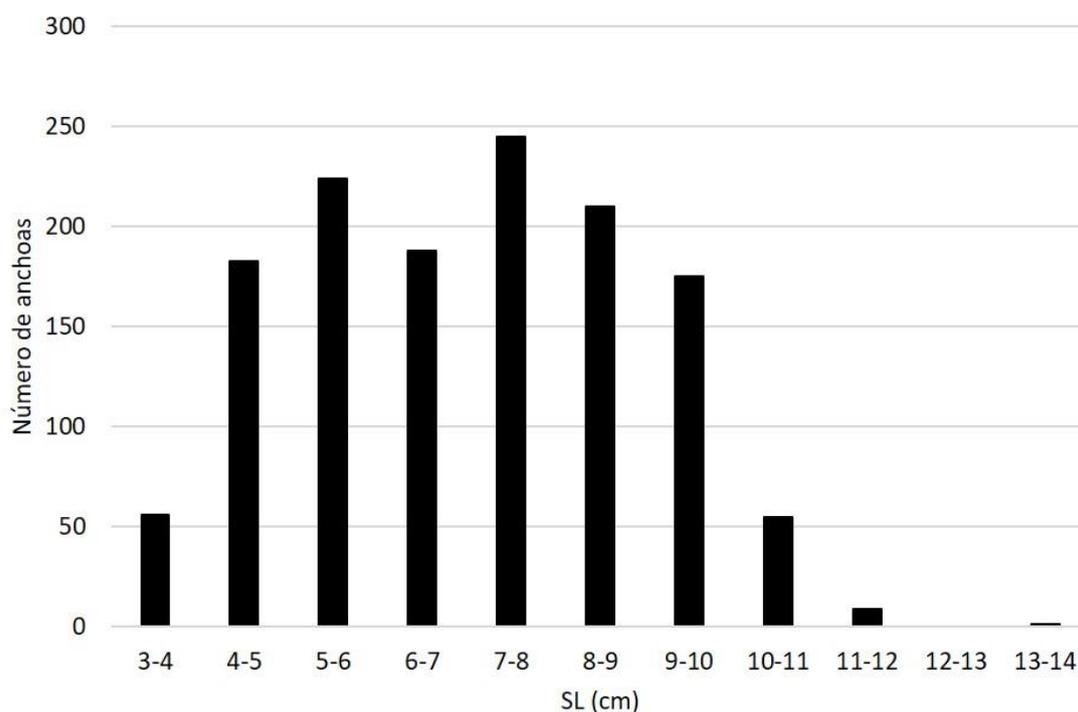


Figura 1: Distribución por intervalos de tamaño (longitud estándar = SL) del total de anchoas utilizadas en el estudio.

Las anchoas juveniles analizadas en este capítulo se situaron entre las tallas 3 y 15 cm, siendo las de talla 7-8 cm las más numerosas (Figura 1). En relación a los datos obtenidos para el músculo y el hígado, al comparar la razón de peso seco a peso húmedo (PS/PH) con respecto a la SL, el análisis de la regresión no paramétrica indicó la existencia de un punto de inflexión a 6.3 cm de SL (Figura 2). Hasta dicha longitud, la razón PS/PH fue incrementando su valor según la anchoa iba creciendo en longitud, mientras que, a partir de ese punto, PS y el PH mantuvieron inalterable dicha proporción durante el crecimiento, siendo a partir de ese punto la pendiente igual a cero (Figura 2 A). Por el contrario, el valor de la razón Lip/MOM decreció paulatinamente a medida que la anchoa creció, pero en las anchoas pequeñas ( $SL \leq 6.3$  cm) este descenso fue significativamente más rápido en las anchoas más grandes ( $SL > 6.3$  cm) (Figura 2B, Tabla 1).

Tabla 1: Ecuación:  $y = a + bx$  (y vs x). Relaciones entre la razón de peso seco a peso húmedo (PS/PH) y entre los lípidos y la materia orgánica magra (Razón Lip/MOM) con respecto a la longitud estándar (SL) para los dos intervalos: longitudes inferiores a 6.3 cm y longitudes superiores a 6.3 cm. Las regresiones de cada segmento fueron calculadas matemáticamente mediante la aplicación de Piecewise.

	SL < 6.3 cm			SL > 6.3 cm		
	a	b	r <sup>2</sup>	a	B	r <sup>2</sup>
PS/PH	0.144 ± 0.008	0.020 ± 0.002	0.253	0.257 ± 0.005	3.404*10 <sup>-6</sup> ± 0.001	3.505*10 <sup>-8</sup>
Razón Lip/MOM	0.073 ± 0.008	-0.003 ± 0.002	0.018	0.063 ± -0.001	-0.001 ± 0.001	0.008

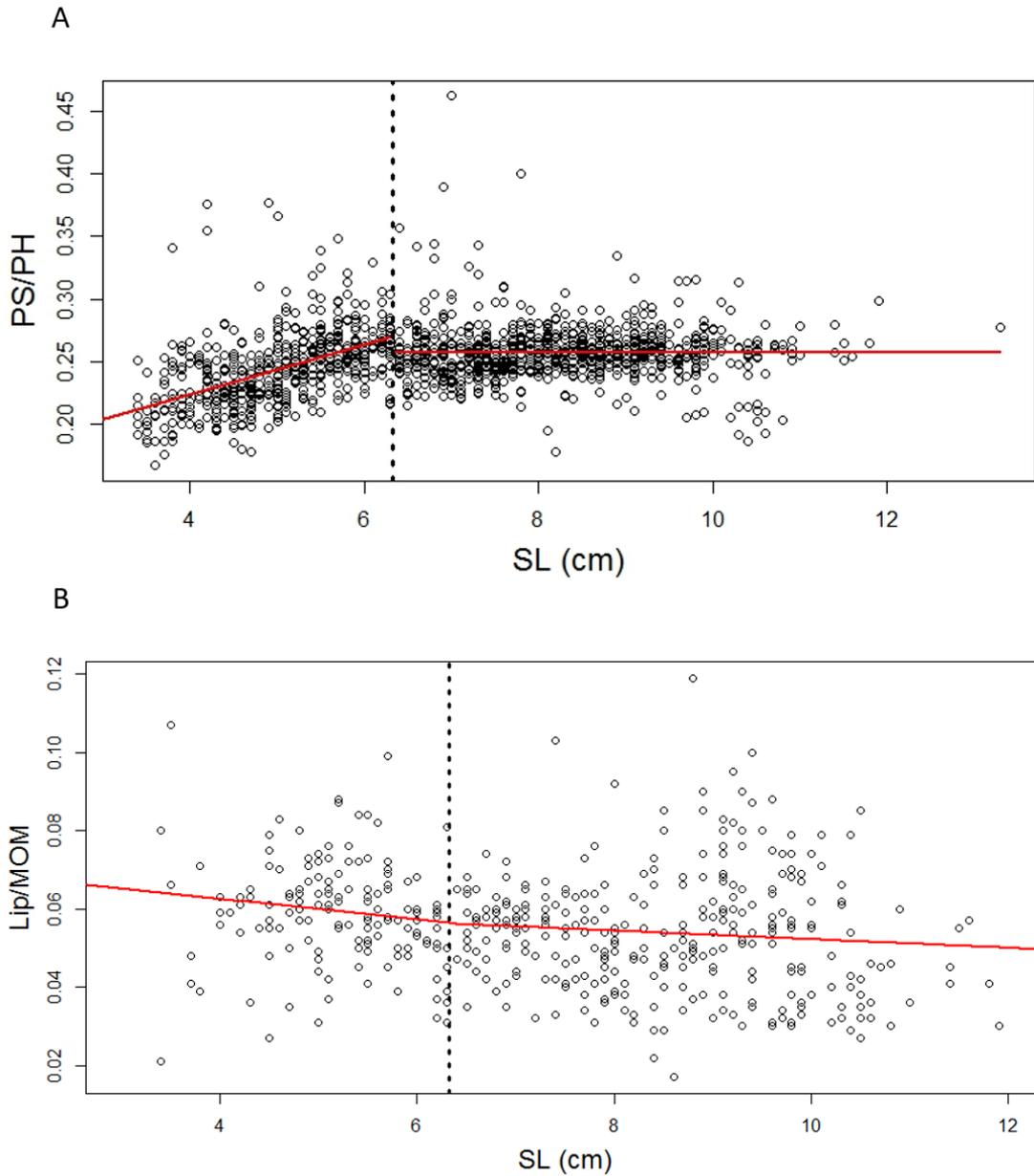


Figura 2: A: Razón de peso seco a peso húmedo (PS/PH) del conjunto de los órganos con respecto a la longitud estándar (SL); y B: Razón del Contenido lipídico total a MOM (Lip/MOM) con respecto a la longitud estándar (SL), para las anchoas juveniles. El punto de intersección de la línea discontinua paralela al eje de ordenadas con el eje de abscisas marca el punto de inflexión, a una SL de 6.3 cm.

Si analizamos la razón de PS/PH con respecto a la SL en cada año, el análisis de la regresión no paramétrica indicó que el punto de inflexión variaba entre los años, siendo el año 2008 con el punto de inflexión en la longitud más baja (5.5 cm) y el año 2007 la más alta (9.6 cm) (Figura 3).

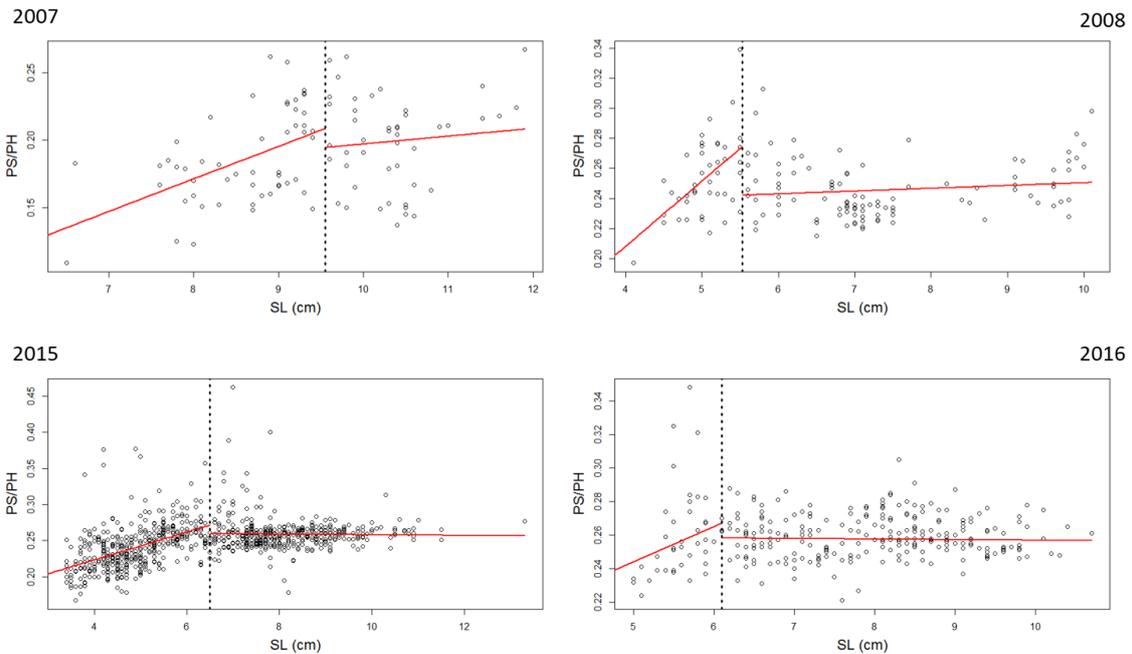


Figura 3: Razón de peso seco a peso húmedo (PS/PH) del conjunto de los órganos con respecto a la longitud estándar (SL) para cada año.

Las anchoas hasta 6.3 cm de talla, mostraron unas relaciones doble logarítmicas hiperalométricas entre la variación del PV y agua con respecto a la SL, y claramente hiperalométricas (pendiente ( $b$ )  $\approx 4$ ) entre la variación del MOM y los lípidos de una anchoa respecto a la SL (Figura 4). Por otro lado, el incremento con la longitud, tanto del peso de la MOM como del peso del contenido lipídico, ocurrió más rápidamente (las regresiones tuvieron mayor pendiente) que el incremento del peso del agua y del PV (Tabla 2).

A partir de esos 6.3 cm de longitud, las pendientes de las relaciones del PV frente a SL y del agua frente a SL disminuyeron levemente (Figura 4A y Tabla 2). En cambio, en el caso del peso de la MOM (Figura 4A) y el de los lípidos (Figura 4B), las pendientes disminuyeron claramente, pasando a ser solo ligeramente hiperalométrica en el caso de la MOM o isométrica en el caso del contenido en lípidos ( $b = 3$ ) (Tabla 2). Así mismo, a partir de esa talla, el descenso del valor de la  $b$  pasó a indicar que la tasa de incremento gravimétrico de MOM y Lip con respecto a la SL fue menor que la registrada en los individuos más pequeños, mientras que la del agua no mostró un cambio significativo en la pendiente, de tal manera que esta última pasó a ser la relación más hiperalométrica (mayor valor de  $b$ ) de las cuatro estudiadas en este apartado (Tabla 2).

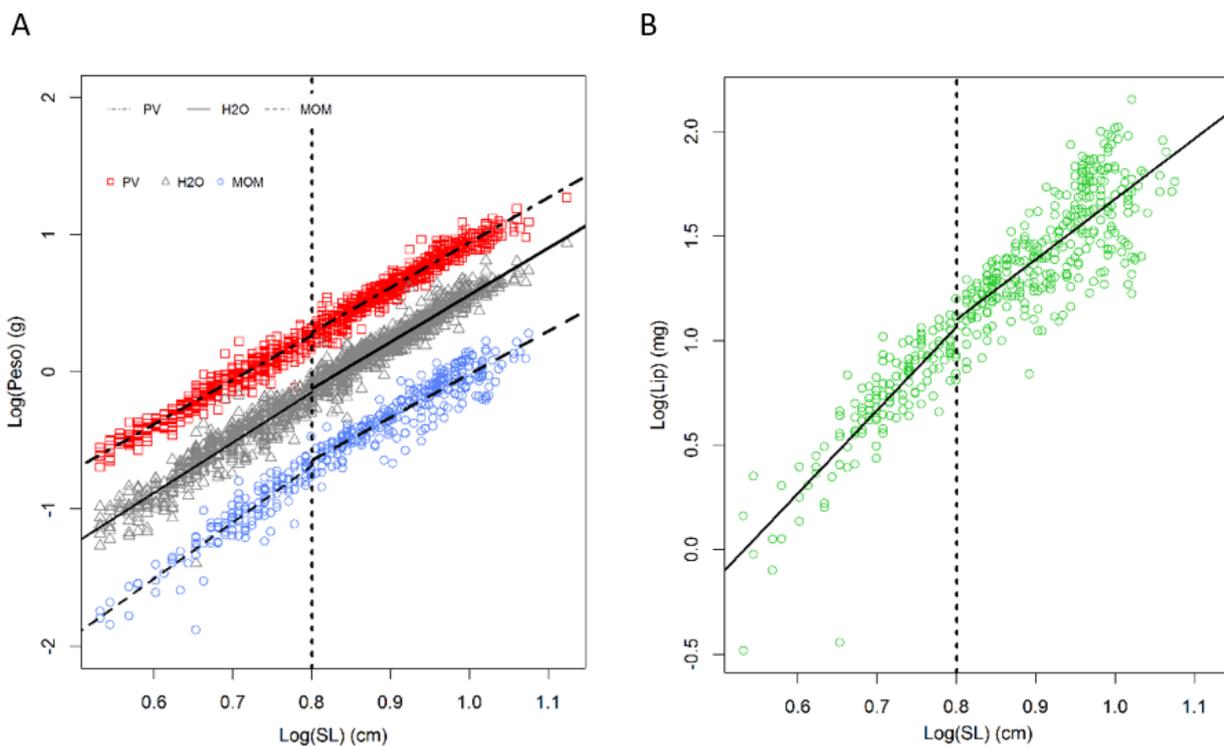


Figura 4: Relación logarítmica entre A) el peso vivo (PV), el peso hídrico (H2O), el peso de la materia orgánica magra (MOM) y B) el peso de los lípidos totales (Lip) con respecto a la longitud estándar (SL) para las anchoas juveniles. El punto de intersección de la línea discontinua paralela al eje de ordenadas con el eje de abscisas marca el punto de inflexión, a una SL de a 6.3 cm.

Tabla 2: Ecuación:  $y = a + bx$  (y vs x). Relaciones logarítmicas entre el peso vivo (PV), el peso hídrico (H2O), el peso de la materia orgánica magra (MOM) y el peso de los lípidos totales (Lip) con respecto a la longitud estándar (SL) para las dos clases de talla: longitudes inferiores a 6.3 cm y longitudes superiores a 6.3 cm. Las regresiones son las representadas en la Figura 4.

	SL < 6.3 cm			SL > 6.3 cm		
	a	b	r <sup>2</sup>	a	b	r <sup>2</sup>
Log PV vs Log SL	-2.324 ± 0.026	3.236 ± 0.037	0.935	-2.328 ± 0.026	3.270 ± 0.029	0.940
Log H2O vs Log SL	-3.077 ± 0.043	3.660 ± 0.062	0.868	-2.855 ± 0.034	3.414 ± 0.037	0.911
Log MOM vs Log SL	-3.971 ± 0.103	4.106 ± 0.145	0.847	-3.155 ± 0.078	3.137 ± 0.084	0.814
Log Lip vs Log SL	-2.124 ± 0.140	3.986 ± 0.196	0.738	-1.204 ± 0.140	2.880 ± 0.151	0.537

#### 1.4 Discusión

El rango de tallas habitual para los juveniles de la anchoa *Engraulis encrasicolus* en el mes de septiembre (Boyra *et al.*, 2013) en el Golfo de Bizkaia, varía entre los 3 y los 15 cm, aunque en la mayor parte de las veces no se alcanzan tallas superiores a 12-13 cm. Dado que las tallas de las anchoas analizadas en este capítulo se encuentran dentro de este rango, se considera, por tanto, que son representativas de los rangos de tallas habituales en esta época. Así mismo, dado que el pico de la puesta ocurre entre mayo y junio, las tallas encontradas muestran los rápidos crecimientos que durante sus fases tempranas caracterizan a esta especie en esta zona geográfica, tal y como han demostrado varios autores (Aldanondo *et al.*, 2010, 2011, 2016a, b; Cermeño *et al.*, 2008; Cotano *et al.*, 2008).

Al analizar la variación de la razón PS/PH con la SL, se observa que, cuando la anchoa alcanza los 6.3 cm de SL, se va a producir un cambio en el patrón de crecimiento, de tal manera que el incremento en peso seco (Materia Orgánica + Mineral) y el incremento en contenido hídrico van a ocurrir, a partir de ese momento, manteniendo una proporción constante.

Cuando el crecimiento de un animal se produce por simple incremento de su número de células, es decir por hiperplasia pura, la razón peso seco/peso húmedo (PS/PH) se suele mantener constante. En cambio, cuando el crecimiento por hiperplasia y la acumulación de reservas energéticas por hipertrofia (crecimiento por el incremento del tamaño de las células) están desacopladas, esa relación cambia. Cuando el valor de la razón PS/PH aumenta suele ser indicativo de "llenado" de las células con alguna sustancia que, por consiguiente, desplaza al agua (Dubreuil & Petitgas, 1997). Esta aparente "deshidratación" del animal nada tiene que ver con una pérdida de agua causada por un fallo en la osmoregulación (Conway *et al.*, 1998). En el caso de acumulación de reservas energéticas la sustancia de "llenado" suele ser Materia Orgánica: en la anchoa fundamentalmente, lípidos y proteínas (Díaz *et al.*, 2008, 2009).

Por otra parte, las anchoas pequeñas (SL < 6.3 cm) incrementaron su contenido lipídico a menor velocidad que a la que aumentaron su peso en MOM. Así, desde un valor teórico inicial (tras la eclosión) de  $\approx 7.3\%$  de contenido lipídico respecto a la MOM, dicho valor descendió  $\approx 0.3\%$  por cada cm de aumento de talla, decreciendo aproximadamente un uno por ciento desde ese valor inicial de  $\approx 7.3\%$  hasta situarse en un  $\approx 6.3\%$  de lípidos respecto a la MOM cuando la anchoa creció desde los 3 cm hasta que alcanzó una SL = 6.3 cm. A partir de esa talla, es decir, para SL > 6.3 cm la pendiente no fue tan negativa, disminuyendo solamente un 0.1 % el porcentaje lipídico por cada cm de alargamiento de la SL. La rápida disminución inicial del valor de la razón Lip/MOM parece indicar que en las primeras etapas de crecimiento (SL < 6.3 cm) la anchoa estaba priorizando la elaboración de estructuras funcionales, como por ejemplo el músculo, respecto a la acumulación de reservas energéticas basadas principalmente en lípidos. Post & Parkinson (2001) observaron un cambio similar de comportamiento bioquímico en el caso de los juveniles de la trucha arcoíris (*Oncorhynchus mykiss*) que se producía a los 10 cm. Así mismo, como a partir de esta longitud la anchoa empezaba a dirigir parte de los recursos energéticos a la acumulación de reservas y no tanto al crecimiento en longitud, el PV de la anchoa aumentó en mayor medida por cada cm de SL a lo que hace hasta los 6.3 cm.

En diferentes especies se ha observado la priorización del crecimiento en las primeras etapas de vida y, sobre todo, en los individuos de menor tamaño para una misma cohorte. Por ejemplo, en el salmón común (*Salmo salar*) (Gardiner & Geddes, 1980), en la anchoa japonesa (*Engraulis japonicus*) (Takasuka *et al.*, 2003), en el pejerrey mediterráneo (*Atherina boyeri*) (Henderson *et al.*, 1988), en la trucha común (*Salmo trutta*) (Jonsson & Jonsson, 1998), en la lubina de boca pequeña (*Micropterus dolomieu*) (Oliver *et al.*, 1979), en la trucha del manantial (*Salvelinus fontinalis*) (Hunt, 1969), en la perca amarilla (*Perca flavescens*) (Post & Evans, 1989), en la sardina atlántica (*Menidia menidia*) (Schultz & Conover, 1999) y en la anchoa europea (*Engraulis encrasicolus*) (Aldanondo *et al.*, 2016a; Díaz *et al.*, 2008; Huret *et al.*, 2018). Dado que la principal causa de mortalidad en peces es la depredación, un aumento rápido de tamaño no sólo reduce el tiempo y el espectro de predadores a los que los individuos son vulnerables, sino que también aumenta las capacidades natatorias y el desarrollo de estrategias defensivas. En el caso concreto de la anchoa se han reportado rápidos crecimientos durante sus primeras fases de desarrollo, alcanzando crecimientos diarios > 0.5 mm/día en sus primeras semanas de vida e incluso > 1mm/día pasado el primer mes de vida (Aldanondo *et al.*, 2011, Cotano *et al.*, 2008).

Igualmente se ha observado la adquisición de estrategias defensivas, como la formación de bancos de larvas y juveniles, desde las primeras semanas de vida (Cotano *et al.*, 2008).

A pesar de la contrastada importancia de aumentar rápidamente la talla, cualquier individuo de la población, especialmente si es un juvenil que se va a enfrentar por primera vez al invierno septentrional, tendrá que decidir el momento de su ciclo vital en el que deberá modificar su patrón de asignación de recursos excedentarios, empezando a priorizar la acumulación de reservas a costa del, hasta ese momento, preeminente aumento en longitud. El cambio de estrategia de crecimiento no puede ser sincrónico en toda la población toda vez que, a) por motivo de la estrategia reproductiva de las hembras repartiendo la oviposición en tandas, ha existido asincronía en la eclosión de los huevos, b) el efecto materno ha posibilitado el más rápido crecimiento de los individuos de determinados lotes, c) la mejor o peor fortuna en encontrar un área o “mancha” de zooplancton en el momento oportuno ha permitido maximizar el crecimiento, y d) el período de crecimiento se ha podido prolongar lo suficiente como para poder alcanzar una talla notable antes de que el fotoperíodo indique la necesidad del cambio de estrategia a la deposición de reservas. Todo ello induce a una variación en la talla en la que ocurre ese cambio fisiológico. De esta manera, a pesar de que utilizando el global de nuestra base de datos, la talla del cambio sea 6.3 cm, si profundizamos más en detalle, estudiando la razón PS/PH por años, se observa que en el año 2008 se dio a los 5.5 cm, en el año 2015 a los 6.5 cm y en el año 2016 a los 6.1 cm.

Huret *et al.* (2018) desarrollaron un modelo bioenergético latitudinal de la anchoa europea *Engraulis encascolus* según el cual se predecía que la variación fenotípica observada en el crecimiento de la anchoa a lo largo del gradiente latitudinal en las aguas del noreste de Europa estaba más relacionada con la alimentación que con la temperatura del agua. De hecho, la plasticidad fenotípica modelada del crecimiento tenía una correlación más fuerte con la comida que con la temperatura. La adaptación genética de las diferentes poblaciones para poder prosperar en esos ambientes septentrionales se habría producido mediante un parámetro relacionado con la comida (se habría variado la tasa máxima de asimilación) en lugar de hacerlo con uno relacionado con la temperatura (Huret *et al.*, 2018).

Algunos autores han mostrado cambios en el contenido lipídico de los individuos ante descensos de la temperatura ambiental (Nimii & Beamish (1974), Love, 1970). De la misma manera, en un estudio reciente realizado por Escribano *et al.* (2019) se mostró que la mortalidad invernal no solo dependía del tamaño para el caso de la anchoa europea, sino también de la cantidad de reservas que tenían acumuladas. Así, las anchoas que estaban en mejores condiciones alimentarias sufrieron una mortalidad invernal menor.

A pesar de esto, tal y como se ha mencionado anteriormente, en este estudio se ha observado que, una vez cubierto el gasto metabólico de rutina, las anchoas juveniles asignaban la mayor parte de la energía sobrante al crecimiento en longitud hasta llegar a los 6.3 cm de SL, priorizando de este modo un aumento rápido de talla frente a la deposición de reservas de energía en forma de lípidos. (Sogar & Spencer 2004). A partir de esta longitud, la anchoa mostró un cambio fisiológico y empezó a almacenar parte de esos recursos (lípidos fundamentalmente) como reservas energéticas para hacer frente a su primer invierno. Este resultado sería indicativo de que a partir de ese tamaño y tomando la anchoa en su conjunto (es decir, en lo referido a las dos estructuras anatómicas estudiadas) probablemente se estuviera acercando a una composición bioquímica optimizada a lo largo de la evolución y que le garantizaría el máximo éxito biológico posible alcanzable en unas circunstancias ambientales determinadas, tomado dicho éxito como la mejor conciliación entre los intereses parentales de supervivencia individual y los intereses en aumentar la supervivencia de la progenie, intereses que deberían en todo caso

salvaguardarse para la pervivencia de la especie. El individuo debe mantenerse vivo al menos hasta su primera reproducción, lo cual quiere decir que debe empeñarse en sobrevivir al menos a su primer invierno, porque, antes de esa estación, la energía en el compartimento genital es insignificante (Huret *et al.*, 2018).

Por último, Henderson *et al.* (1988) descubrieron que los juveniles del pejerrey mediterráneo (*Atherina boyeri*) nacidos después de mediados de junio no sobrevivían a su primer invierno, debido a que no alcanzaban la talla mínima necesaria que permitía ser lo suficientemente grande como para escapar de los depredadores, así como tener suficientes reservas para enfrentarse a la época de adversidad climatológica y alimentaria que es el invierno. Por tanto, se deduce que una talla mínima parece ser del todo punto necesaria. Teniendo en cuenta la publicación de Aldanondo *et al.* (2011), las anchoas juveniles alcanzan los 6 cm aproximadamente entre 50 y 80 días después de nacer. Es decir, las anchoas con crecimiento lento que nazcan después de mediados de agosto seguramente no alcanzarán esos 6.3 cm mínimos para finales de septiembre y podrían tener dificultades energéticas para hacer frente a su primer invierno. Por debajo de esa talla, dichos individuos estarán sometidos a grandes presiones selectivas debido a que, por una parte, son presa fácil para organismos de mayor tamaño (Díaz *et al.*, 2011; Garrido *et al.*, 2015; Newsome & Leduc, 1975; Oliver *et al.*, 1979) y, por otra parte, no tendrán suficientes reservas como para hacer frente a las demandas energéticas que requiere el invierno, si bien es cierto que también dependerá de las condiciones ambientales durante el mismo. La mayor priorización a la acumulación de reservas energéticas a partir de los 6.3 cm no quiere decir que esta sea una talla suficiente para sobrevivir. Probablemente, los juveniles que lleguen al principio del invierno con 6.3 cm, si sobreviven al invierno, estarán en condiciones muy críticas y necesitarán empezar a alimentarse rápidamente. Sin embargo, los juveniles que alcancen rápidamente esta longitud durante los primeros meses del verano, tendrán tiempo suficiente para seguir creciendo y almacenar reservas energéticas que les permitirán sobrevivir al invierno en buenas condiciones. Aldanondo *et al.* (2016a) ya observaron que las anchoas nacidas en el pico de la puesta (mayo-junio) podían optimizar su crecimiento durante el verano, alcanzando tallas importantes rápidamente. A la vista de los resultados aquí obtenidos esto les permitiría gozar del tiempo suficiente como para acumular también reservas energéticas. Así mismo, Shulman & Love (1999) encontraron en el mar de Azov que, aquellas anchoas que no acumulaban suficientes lípidos para almacenar como reservas energéticas, morían a lo largo del invierno por un déficit de lípidos.

Huret *et al.* (2018) comprobaron que, según su modelo bioenergético, la fracción de la energía máxima que podía ser acumulada por un individuo en un determinado lugar y que era efectivamente acumulada (lo que esos autores denominaron la *densidad de reserva escalada* (scaled reserve density)) disminuía progresivamente según avanzaba la temporada estival. Así, la anchoa en el Mar del Norte y en el Golfo de Bizkaia casi podía alcanzar su densidad máxima de reserva escalada durante su primer año (0.96 y 0.95, es decir entre un 96 y un 95 % del máximo de energía acumulable, respectivamente), mientras que solo llegaba a 0.74 para la anchoa en el Mar Egeo. Este índice sería un buen indicador de la condición de los individuos antes de su primer invierno. La disminución de las reservas efectivamente acumuladas según iba transcurriendo la temporada de crecimiento era lenta en todas las regiones para los individuos nacidos hasta julio, pero para los individuos nacidos en septiembre, la densidad de reserva escalada solo llegaba a 0.5 en el Golfo de Bizkaia, y en octubre nunca llegaba a 0.25 en ninguna de las regiones.

En la actualidad la campaña JUVENA (Boyra *et al.*, 2013) estima la biomasa de juveniles en el Golfo de Bizkaia a finales de verano, biomasa que es empleada para dar el consejo científico en

la evaluación y gestión de la especie. Aunque las condiciones ambientales cambiantes en invierno han de tenerse en cuenta, un análisis de la biomasa de anchoa juvenil que podría potencialmente alcanzar las tallas y el nivel de reservas necesarias para sobrevivir al invierno, podría dar una imagen más exacta de la biomasa de juveniles que eventualmente podrían sobrevivir al invierno e incorporarse a la puesta de la población adulta en la siguiente primavera, mejorando así la capacidad predictiva de esta campaña y la gestión de la especie.

### **1.5 Conclusiones**

- En las primeras etapas de crecimiento, hasta los 6.3 cm de SL en los juveniles de anchoa el crecimiento en longitud se produce fundamentalmente por hiperplasia, es decir, por multiplicación celular. Así, la anchoa prioriza el crecimiento somático, basado, sobre todo, en la incorporación de proteínas fibrosas poco solubles.
- Los juveniles de anchoa, hasta los 6.3 cm de SL, acumulan materia orgánica en las células, pero a partir de esa longitud se produce un cambio en el patrón de crecimiento, de tal manera que se mantiene constante el grado de hidratación.
- Este punto de inflexión podría cambiar entre años, adelantarse (por ejemplo, en el año 2008 fue a los 5.5 cm) o retrasarse (por ejemplo, en el año 2015 fue a los 6.5 cm).
- A partir de esa talla en la anchoa podría empezar a ganar preeminencia la acumulación de reservas energéticas, basadas principalmente en el almacenamiento de lípidos.
- Este cambio en la pauta de acumulación de las distintas biomoléculas parece relacionado con los patrones de desarrollo y con la estacionalidad. Tal y como muestran en este capítulo durante las primeras fases del ciclo vital sería más favorable desarrollar una estructura somática que favorezca la supervivencia a corto plazo que acumular reservas lipídicas que podrían ser necesarias en un futuro. Estas, sin embargo, parecen ganar en importancia en fases posteriores como medio de hacer frente a una eventual situación de balance energético negativo.

### **1.6 Bibliografía**

- Aldanondo, N., U. Cotano, M. Tiepolo, G. Boyra & X. Irigoien (2010). Growth and movement patterns of early juvenile European anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) in the Bay of Biscay based on otolith microstructure and chemistry. *Fisheries Oceanography*, **19**(3): 196–208.
- Aldanondo, N., U. Cotano & E. Etxebeste (2011). Growth of Young-of-the-year European anchovy (*Engraulis encrasicolus*, L.) in the Bay of Biscay. *Scientia Marina*, **75**(2): 227-235.
- Aldanondo, N., U. Cotano, N. Goikoetxea, G. Boyra, L. Ibaibarriaga, & X. Irigoien (2016a). Interannual differences in growth and hatch-date distributions of early juvenile European anchovy in the Bay of Biscay: implications for recruitment. *Fisheries Oceanography*, **25**(2): 147–163.
- Aldanondo, N., U. Cotano, P. Álvarez & A. Uriarte (2016b). Validation of the first annual increment deposition in the otoliths of European anchovy in the Bay of Biscay based on otolith microstructure analysis. *Marine and Fisheries Research*, **67**: 943–950.

- Anderson, J.T. (1988). A review of size dependent survival during prerecruit stages of fishes in relation to recruitment. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, **8**: 55–66.
- Arnold, L.M., W.D. Smith, P.D. Spencer, A.N. Evans, S.A. Heppell & S.S. Heppell (2018). The role of maternal age and context-dependent maternal effects in the offspring provisioning of a long-lived marine teleost. *Royal Society open science*, **3**: 170966.
- Benoît, H.P., P. Pepin & J.A. Brown (2000). Patterns of metamorphic age and length in marine fishes, from individuals to taxa. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **57**: 856–869.
- Borja, A., A. Fontan, J. Saenz & V. Valencia (2008). Climate, oceanography, and recruitment: the case of the Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus*). *Fisheries Oceanography*, **17**: 477–493.
- Boyra, G., U. Martinez, U. Cotano, M. Santos, X. Irigoien & A. Uriarte (2013). Acoustic surveys for juvenile anchovy in the Bay of Biscay: abundance estimate as an indicator of the next year's recruitment and spatial distribution patterns. *ICES Journal of Marine Science*, **70(7)**: 1354–1368.
- Cermeño, P., A. Uriarte, B. Morales Nin, U. Cotano & P. Alvarez (2008). Setting up interpretation criteria for ageing juvenile European anchovy otoliths. *Scientia Marina*, **72(4)**: 733–742.
- Conway, D.V.P., S.H. Coombs & C. Smith (1998). Feeding of anchovy *Engraulis encrasicolus* larvae in the northwestern Adriatic Sea in response to changing hydrobiological conditions. *Marine Ecology Progress Series*, **175**: 35–49.
- Cotano, U., X. Irigoien, E. Etxebeste, P. Álvarez, L. Zarauz, J. Mader & L. Ferrer (2008). Distribution, growth and survival of anchovy larvae (*Engraulis encrasicolus* L.) in relation to hydrodynamic and trophic environment in the Bay of Biscay. *Journal of Plankton Research*, **30**: 467–481.
- Cunjak, R.A. (1988). Physiological consequences of overwintering in streams: the cost of acclimatization? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **45**: 443–452.
- DeAngelis, D.I., K.A. Rose, L.B. Crowder, E.A. Marschall & D. Lika (1993). Fish cohort dynamics: application of complementary modeling approaches. *The American Naturalist*, **142(4)**: 604–622.
- Díaz, E., J.M. Txurruka & F. Villate (2008). Biochemical composition and condition in anchovy larvae *Engraulis encrasicolus* during growth. *Marine Ecology Progress Series*, **361**: 227–238.
- Díaz, E., J.M. Txurruka & F. Villate (2009). Biochemical composition and somatic growth of pelagic larvae of three fish species from the Bay of Biscay. *Marine Ecology Progress Series*, **382**: 173–183.
- Díaz, E., J.M. Txurruka & F. Villate (2011). Growth maximization in early sardine larvae: a metabolic approach. *Marine Biology*, **158**: 1135–1148.
- Dubreuil, J. & P. Petitgas (1997). Energy density of anchovy *Engraulis encrasicolus* in the Bay of Biscay. *Journal of Fish Biology*, **74**: 521–534.

- Escribano, A., N. Aldanondo, A. Urtizberea, G. Boyra & U. Cotano (2019). Size- and density-dependent overwinter mortality of anchovy juveniles in the Bay of Biscay. *Continental Shelf Research*, **189**: 28–37.
- Fernandes, J.A., X. Irigoien, N. Goikoetxea, J.A. Lozano, I. Inza, A. Pérez & A. Bode (2010). Fish recruitment prediction, using robust supervised classification methods. *Ecological Modelling*, **221**: 338–352.
- Fisher, R., S.M. Sogard & S.A. Berkeley (2007) Trade-offs between size and energy reserves reflect alternative strategies for optimizing larval survival potential in rockfish. *Marine Ecology Progress Series*, **344**: 257-270
- Foy, R.J. & A.J. Paul (1999). Winter feeding and changes in somatic energy content of age-0 pacific herring in Prince William Sound, Alaska. *Transactions of the American Fisheries Society*, **128**: 1193–1200.
- Gardiner, W.R. & P. Geddes (1979). The influence of body composition on the survival of juvenile salmon. *Hydrobiologia*, **69(1-2)**: 67–72.
- Garrido, S., R. Ben-Hamadou, A.M.P. Santos, S. Ferreira, M.A. Teodósio, U. Cotano, X. Irigoien, M.A. Peck, E. Saiz & P. Ré (2015). Born small, die young: Intrinsic, size-selective mortality in marine larval fish. *Scientific Reports*, **5**: 17065.
- Gutreuter, S.J. & R.O. Anderson (1985). Importance of body size to the recruitment process in largemouth bass populations. *Transactions of the American Fisheries Society*, **114**: 317–327.
- Henderson, P.A., H.A. Holmes & R.N. Bamber (1988). Size-selective overwintering mortality in the sand smelt, *Atherina boyeri* Risso, and its role in population regulation. *Journal of Fish Biology*, **33**: 221–233.
- Hjort, J. (1926). Fluctuations in the year classes of important food fishes. *Journal du Conseil / Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer*, **1**: 5–38.
- Houde, E.D. & R.C. Schekter (1980). Feeding by marine fish larvae: developmental and functional responses. *Environmental Biology of Fishes*, **5**: 315–334.
- Houde, E.D. (2008). Emerging from Hjort's Shadow. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, **41**: 53–70.
- Hunt, R.L. (1969). Overwinter survival of wild fingerling brook trout in Lawrence Creek, Wisconsin. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **26(6)**: 1473–1483.
- Huret, M., K. Tsiaras, U. Daewel, M.D. Skogen, P. Gatti, P. Petitgas & S. Somarakis (2018). Variation in life-history traits of European anchovy along a latitudinal gradient: a bioenergetics modelling approach. *Marine Ecology Progress Series*, **617**: 95–112.
- Hurst, T.P. & D.O. Conover (1998). Winter mortality of young-of-the-year Hudson River striped bass (*Morone saxatilis*): size-dependent pattern and effects on recruitment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **55**: 1122–1130.
- ICES (2010). Report of the Working Group on Anchovy and Sardine (WGANSAs), 24–28 June 2010, Lisbon, Portugal. ICES Document CM 2010/ACOM: 16. 290 pp.

- Jonsson, N. & B. Jonsson (1998). Body composition and energy allocation in life-history stages of brown trout. *Journal of Fish Biology*, **53**: 1306–1316.
- Kawasaki, T. (1992). Mechanisms governing fluctuations in pelagic fish populations. *South African Journal of Marine Science*, **12**: 873–879.
- Leggett, W.C. & E. Deblois (1994). Recruitment in marine fishes: is it regulated by starvation and predation in the egg and larval stages? *Netherlands Journal of Sea Research*, **32**: 119–134.
- Love, R.M. (1970). The influence of the environment, Chapter 4, pp. 169-221. *In: The chemical biology of fishes: With a key to the chemical literature*. 547 pp. Academic Press, New York, USA.
- Martin, B.T., R. Heintz, E.M. Danner & R.M. Nisbet (2017). Integrating lipid storage into general representations of fish energetics. *Journal of Animal Ecology*, **86**: 812–825.
- Newsome, G.E. & G. Leduc (1975). Seasonal Changes of Fat Content in the Yellow Perch (*Percaflavescens*) of Two Laurentian Lakes. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **32(11)**: 2214–2221.
- Niimi, A.J. & F.W. Beamish (1974). Bioenergetics and growth of largemouth bass (*Micropterus salmoides*) in relation to body weight and temperature. *Canadian Journal of Zoology*, **52(4)**: 447–56.
- Oliver, J.D., G.F. Holeton & K.E. Chua (1979). Overwinter Mortality of Fingerling Smallmouth Bass in Relation to Size, Relative Energy Stores and Environmental Temperature. *Transactions of the American Fisheries Society*, **108**: 130–136.
- Paul, A.J. & J.M. Paul (1999). Interannual and regional variations in body length, weight and energy content of age-0 Pacific herring from Prince William Sound, Alaska. *Journal of Fish Biology*, **54**: 996–1001.
- Post, J.R. & D.O. Evans (1989). Size-dependent overwinter mortality of young-of-the-year yellow perch (*Perca flavescens*): Laboratory, in situ enclosure, and field experiments. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **46(11)**: 1958–1968.
- Post, J.R. & E.A. Parkinson (2001). Energy allocation strategy in young fish: allometry and survival. *Ecology*, **82(4)**: 1040–1051.
- Schultz, E.T., D.O. Conover & A. Ehtisham (1998). The dead of winter: sizedependent variation and genetic differences in seasonal mortality among Atlantic silverside (Atherinidae: *Menidia menidia*) from different latitudes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **55**: 1149–1157.
- Schultz, E.T. & D.O. Conover (1999). The allometry of energy reserve depletion: test of a mechanism for size-dependent winter mortality. *Oecologia*, **119**: 474–483.
- Shulman, G.E. & R.M. Love (1999). Dynamics of Abundance, Behaviour and Distribution Pattern, Chapter 4, pp. 123-138. *In: Advances in Marine Biology*. 361 pp. A.J. Southward, P.A. Tyler & C.M. Young (Eds.). Academic Press, San Diego, USA.

- Shuter, B.J., J.A. MacLean, F.E.J. Fry & H.A. Reiger (1980). Stochastic simulation of temperature effects on first-year survival of smallmouth bass. *Transactions of the American Fisheries Society*, **109**: 1–34.
- Shuter, B.J. & J.R. Post (1990). Climate, population viability, and the zoogeography of temperate fishes. *Transactions of the American Fisheries Society*, **119**: 314–336.
- Sogard, S.M. (1997). Size-selective mortality in the juvenile stage of teleost fishes: a review. *Bulletin of Marine Sciences*, **60**: 1129–1157.
- Sogard, S.M. & M.L. Spencer (2004). Energy allocation in juvenile sablefish: effects of temperature, ration and body size. *Journal of Fish Biology*, **64**: 726–738.
- Takasuka, A., I. Aoki & I. Mitani (2003). Evidence of growth-selective predation on larval Japanese anchovy *Engraulis japonicas* in Sagami Bay. *Marine Ecology Progress Series*, **252**: 223–238.
- Toneys, M.L. & D.W. Coble (1980). Mortality, Hematocrit, Osmolality, Electrolyte Regulation, and fat depletion of young-of-the-year freshwater fishes under simulated winter conditions. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **37(2)**: 225–232.
- Uriarte, A., P. Prouzet & B. Villamor (1996). Bay of Biscay and Ibero Atlantic anchovy populations and their fisheries. *Scientia Marina*, **60(2)**: 237–255.

#### *Páginas web*

<http://r-statistics.co/Loess-Regression-With-R.html>

## Capítulo 2: Diferencias en la composición bioquímica de la anchoa adulta durante la maduración genital y la reproducción primaveral

### **2.1 Introducción**

Las estimaciones de la condición de los peces se derivan típicamente de datos de talla y peso (ej. Fulton, 1904), lo que supone que los peces más pesados para una determinada longitud están en mejores condiciones (Fitzhugh *et al.*, 2010; Lambert & Dutil, 1997a). Sin embargo, los métodos basados en el peso corporal total pueden ocultar complejos patrones estacionales de asignación de recursos (tanto de materia como de energía) a diferentes órganos y tejidos del cuerpo (por ejemplo, músculo, hígado y gónadas) que se producen en muchos peces (Koops *et al.*, 2004; Kennedy *et al.*, 2009) en función de las necesidades fisiológicas. Durante las últimas décadas, el interés sobre los recursos energéticos ha aumentado con el uso creciente de modelos bioenergéticos (por ejemplo, Gatti *et al.*, 2017; Kooijman, 2000; Pecquerie, 2007), los cuales vinculan la fisiología y el comportamiento básicos de los animales a las condiciones ambientales, y son utilizados en estudios sobre ecología piscícola y gestión de recursos pesqueros (Brandt & Hartman, 1993; Hartman & Brandt, 1995).

El análisis científicamente riguroso de la composición bioquímica de los peces consiste fundamentalmente en la cuantificación del contenido de agua, proteínas, lípidos, carbohidratos y cenizas (Elliott, 1976) en el total del pez o en sus órganos. Los lípidos son el compuesto principal de almacenamiento energético en peces (McCue, 2010; Sabatés *et al.*, 2003), la primera macromolécula en ser catabolizada (Lloret *et al.*, 2014) y el principal causante de la variabilidad de las reservas energéticas (Cejas *et al.*, 2003, 2004; Ferrer-Maza *et al.*, 2016; Hardy & Keay, 1972; Post & Parkinson, 2001; Rosa *et al.*, 2010; Spitz *et al.*, 2010), mientras que las proteínas son el principal componente de la estructura corporal (Gatti *et al.*, 2018), y junto a los carbohidratos permanecen bastante constantes en la mayoría de las especies (Lloret *et al.*, 2014).

Los peces asignan la energía asimilada a sus principales procesos fisiológicos, de crecimiento, almacenamiento de energía, desarrollo de gónadas y metabolismo (Calow, 1985; Hendry *et al.*, 2001; Kaspari *et al.*, 2000), dependiendo de diferentes factores, tales como la disponibilidad de presas (Cushing, 1975; Foltz & Norden, 1977; Kelso, 1973; MacKinnon, 1972; Medford & MacKay, 1978; Tyler & Dunn, 1976), sexo (Craig, 1977; Diana & McKay, 1979; Newsome & Leduc, 1975), ontogenia (Arrhenius, 1998; Paul *et al.*, 1998a), temperatura (Bulow *et al.*, 1978; Potapova & Titova, 1977), estación (Kelso, 1973; MacKinnon, 1972) y distribución geográfica (Ciannelli *et al.*, 2002; Paul *et al.*, 1998b; Paul & Paul, 1999). Varios estudios han mostrado diferencias estacionales en el contenido calórico y bioquímico de los peces (Arim *et al.*, 2007; Berg & Bremset, 1998; Pandian & Vivekanandan, 1985; Pedersen & Hislop, 2001), que tienden a ser más notables a medida que el individuo se hace más grande, alcanza la madurez sexual y se implica en la reproducción (Soofiani & Hawkins, 1985).

Los individuos que se encuentran en las primeras etapas del desarrollo deben decidir dónde invertir su excedente energético (en crecimiento somático para escapar de los depredadores o en acumulación de reservas energéticas para superar períodos de balance energético negativo, por ejemplo, durante el invierno). Según van superando sus etapas de desarrollo, los animales van a tener que implicarse en nuevas tareas, como la reproducción, que les van a plantear demandas energéticas muy exigentes. En peces adultos, sexualmente maduros, se han

observado conflictos muy dispares en la cuestión de la asignación de energía a la reproducción, porque la energía que se va a utilizar en ella lo será, en gran medida, a expensas del crecimiento somático y/o el almacenamiento de energía (Booth & Keast, 1986; Chellappa *et al.*, 1989; Meffe & Snelson, 1993; Jonsson & Jonsson, 1997). Evidentemente la casuística será muy rica, toda vez que las estrategias reproductivas son muy diversas variando desde la semelparidad (se reproducen una única vez en toda su vida) hasta la iteroparidad (se reproducen más de una vez a lo largo de su vida) y, en este último caso, dependiendo de si se trata del tipo de reproductores según capital (*capital breeders*) (utiliza la energía almacenada para la reproducción) o reproductores según ingresos (*income breeders*) (para la reproducción, utiliza la energía adquirida durante el período de desove en lugar de la energía almacenada), con todos los estadios intermedios (Ganias *et al.*, 2014; Kjesbu, 2009). Nuestra especie de estudio, la anchoa, es una especie iterópada que se reproduce según ingresos, es decir, es una iterópada *income breder*.

La importancia de mantener o acumular reservas de energía para proporcionar energía para la maduración de las gónadas y el desove durante los períodos de ayuno ha sido demostrada para muchas especies de peces (Craig, 1977; Dutil, 1986; Lambert & Dodson, 1990; Lambert & Dutil, 1997b; MacKinnon, 1972). Varios estudios sugieren que, en situaciones de menores reservas de energía disponibles, los peces reproductores pueden responder siguiendo varias estrategias. La inversión en reproducción podría mantenerse a expensas de la condición somática, en cuyo caso aumentaría el riesgo de mortalidad debido al agotamiento de las reservas de energía. Además, la inversión reproductiva podría reducirse disminuyendo la fecundidad, para así limitar la pérdida en la condición somática. Y finalmente, los peces podrían retrasar la reproducción en la medida de lo posible (Rijnsdorp, 1990; Roff, 1982; Tyler & Dunn, 1976) o, en situaciones extremas, simplemente saltársela en la actual estación reproductora (Skjæraasen *et al.*, 2012).

Por otro lado, los cambios reproductivos a menudo se han asociado con la translocación de algunos de los componentes bioquímicos entre el tejido somático y los órganos reproductivos (Dąbrowski, 1982; Giese, 1967; Merayo, 1996). Los lípidos, que se almacenan principalmente en el hígado y el músculo de los peces, se transportan junto con las proteínas a los ovarios durante la maduración de la gónada de las hembras (Cejas *et al.*, 2004). Así mismo, aunque la mayoría de la energía canalizada a la reproducción estacional en los machos no se asigna únicamente a las gónadas (Danylchuk & Fox, 1994), los efectos paternos (es decir, genéticos) también son importantes para determinar el tamaño de las larvas, p. ej. influyen significativamente en la longitud de las larvas y el volumen del saco vitelino en el arenque del Atlántico (*Clupea harengus*) (Garrido *et al.*, 2015).

Desde esta perspectiva, al determinar los ciclos reproductivos anuales se tiene en cuenta las variaciones en la composición bioquímica que ocurren durante las diferentes etapas del desarrollo y maduración de las gónadas, bien tomando en consideración todo el cuerpo del animal en su conjunto, bien considerando los sistemas de órganos individualmente. Obviamente, esta última aproximación aporta mucha más información sobre la dinámica de movilización y translocación de recursos a la reproducción en los individuos (Pradhan *et al.*, 2015). Igualmente, la cantidad de energía requerida para el desarrollo de las gónadas puede diferir sustancialmente entre sexos y tamaños o grupos de edad, y puede influir en los patrones de utilización de energía por parte del individuo (Diana & Mackay, 1979; Hirshfield, 1980; Jonsson *et al.*, 1991). Una mala condición final de los peces reproductores puede aumentar su riesgo de mortalidad después del desove (Lambert & Dutil, 2000; Skjæraasen *et al.*, 2012). En el

caso particular de la anchoa, existe una falta de información en la translocación de los componentes bioquímicos durante la maduración de los genitales.

El objetivo de este capítulo es describir los cambios ocurridos en la composición bioquímica en las anchoas europeas en el Golfo de Bizkaia durante el periodo de preparación a la puesta.

## **2.2 Material y Métodos**

### *Procesamiento de las muestras*

El lote de anchoas utilizado en este estudio estuvo constituido por un total de 843 individuos capturados a lo largo de los meses de marzo, abril y mayo del año 2017 por pesqueros de la flota comercial al cerco en el Golfo de Bizkaia. Dichos individuos fueron diferenciados por edades (anchoas de 1 y 2 años (no hubo anchoas de más edad)) y sexos (machos, hembras e indeterminados), pesados y medidos para obtener su distribución de tamaños en total y por meses. De todas las anchoas capturadas, 430 fueron diseccionadas para la extracción de 3 órganos: músculo, hígado y genital. Después de pesar y liofilizar cada órgano (obteniendo el peso húmedo y peso seco de cada órgano), los mencionados 3 órganos de 220 anchoas fueron analizados bioquímicamente.

El material y la metodología utilizados para la disección y los análisis bioquímicos han sido detallados en la sección de “Material y Métodos general” de esta Tesis.

### *Análisis estadístico*

Las diferencias entre sexos, edades y meses fueron testadas mediante análisis de la covarianza (ANCOVA) y t de Student o t-test.

Tanto el crecimiento de las anchoas como su composición bioquímica fue abordado mediante el análisis de la alometría de las regresiones Log – Log entre las diferentes variables estudiadas.

La energía total de cada órgano fue calculada mediante la suma de la energía de cada componente (proteínas, lípidos y carbohidratos) utilizando los equivalentes energéticos de cada componente bioquímico descrito en la sección M&M general de esta tesis. Por último, la densidad energética de cada órgano se calculó dividiendo la energía total de dicho órgano entre la materia orgánica que tiene ese órgano, ejem. la densidad energética del musculo es, la energía total del músculo dividida por la materia orgánica del músculo.

Como información adicional a los resultados mostrados a continuación, se modelaron las características de 5 anchoas con SL correspondientes a medidas  $\pm$  Sd, más el máximo y mínimo experimentales de cada muestreo, utilizando los parámetros de las regresiones de las tablas 1 y 2. Dichos resultados se muestran en los Anexo 2.1 para las anchoas de edad 1 y Anexo 2.2 para las de edad 2. Así mismo, se aplicaron los parámetros de todos los modelos al caso particular de una anchoa con una SL de 12.4 cm, correspondiente al peso medio de las anchoas muestreadas.

## 2.3 Resultados

En la distribución de las tallas según los meses se observó que las anchoas de marzo eran las más pequeñas. Así mismo, se observó que en marzo era el único mes donde había individuos de sexo indeterminado, sobre todo en las anchoas de edad 1, y que en mayo el tamaño de las hembras era mayor que el de los machos (Figura 1).

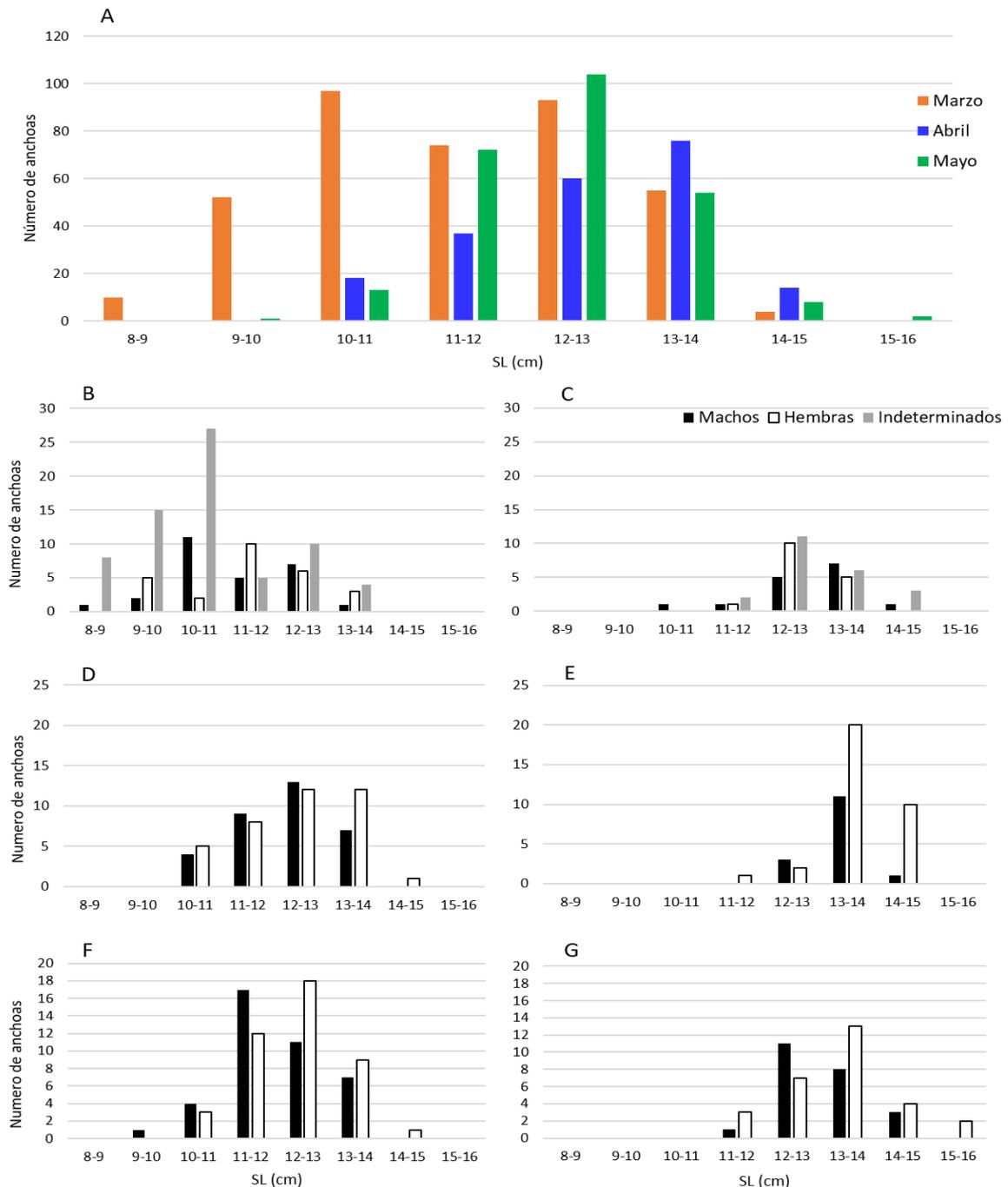


Figura 1: Distribución por intervalos de tamaño (longitud estándar = SL) del total de anchoas utilizadas en el estudio (A), y de machos, hembras e indeterminados diferenciados por edades y meses. Edades 1 (B) y 2 (C) en marzo, edades 1 (D) y 2 (E) en abril y edades 1 (F) y 2 (G) en mayo.

### 2.3.1 Crecimiento corporal y desarrollo de los órganos

#### 2.3.1.1. Crecimiento corporal

Las relaciones entre la longitud y las distintas variables gravimétricas se muestran en las Figuras 2-7 y Tablas 1-5 separados para las anchoas de 1 y 2 años de edad, ya que mostraron valores de los parámetros de las regresiones lineales significativamente diferentes ( $p < 0.05$ ). La única excepción se encontró en las regresiones doble logarítmicas de G-MO y de G-CH, ambas frente a MO tot. Por otra parte, cuando los parámetros de las regresiones presentaron diferencias significativas entre meses o sexos, los resultados se mostrarán también por separado para los meses o los sexos. En marzo, no existieron diferencias significativas entre los parámetros de ninguna de las variables analizadas en las anchoas que ya habían empezado a desarrollar el genital (podía diferenciarse el sexo) y los de las anchoas con genitales incipientes, por lo que las anchoas pescadas ese mes se trataron estadísticamente sin atender a la variable sexo.

En la Figura 2 y Tabla 1 puede observarse que el PV varió hiperalométricamente respecto a la longitud estándar ( $b > 3$ ), excepto en las anchoas de abril de edad 2, en las que la relación fue isométrica ( $b = 3$ ) y en las de marzo de edad 2, en las que la relación resultó ligeramente hipoalométrica ( $b < 3$ ). De igual manera, las regresiones doble logarítmicas de PH frente a PV y de PS frente a PH, mostraron en todos los casos relaciones no isométricas, con una pendiente mayor que 1 (hiperalométricas). Es decir, en el conjunto de los 3 órganos estudiados, el PH aumentó proporcionalmente más que el PV y el PS más que el PH al crecer las anchoas. Aunque la relación entre la MO del conjunto de los 3 órganos y su correspondiente PS tampoco fue isométrica en las anchoas de edad 1, en este caso la alometría resultó negativa o hipoalométrica, toda vez que la pendiente de la regresión mostró un valor inferior a 1. Por el contrario, esa misma relación resultó isométrica en las anchoas de 2 años de edad. Es decir, en las anchoas de un año de edad el incremento de materia orgánica fue proporcionalmente menor al incremento de peso seco en el conjunto de los 3 órganos al crecer las anchoas, mientras que en las anchoas de 2 años de edad la acreción de materia orgánica pareció darse en la misma proporción que el incremento en peso seco. Al ser la pendiente de la regresión de las anchoas de edad 2 mayor que la correspondiente a las de edad 1, se puede deducir que, para un mismo crecimiento en longitud, las anchoas de edad 2 acumularon proporcionalmente más materia orgánica que las más jóvenes.

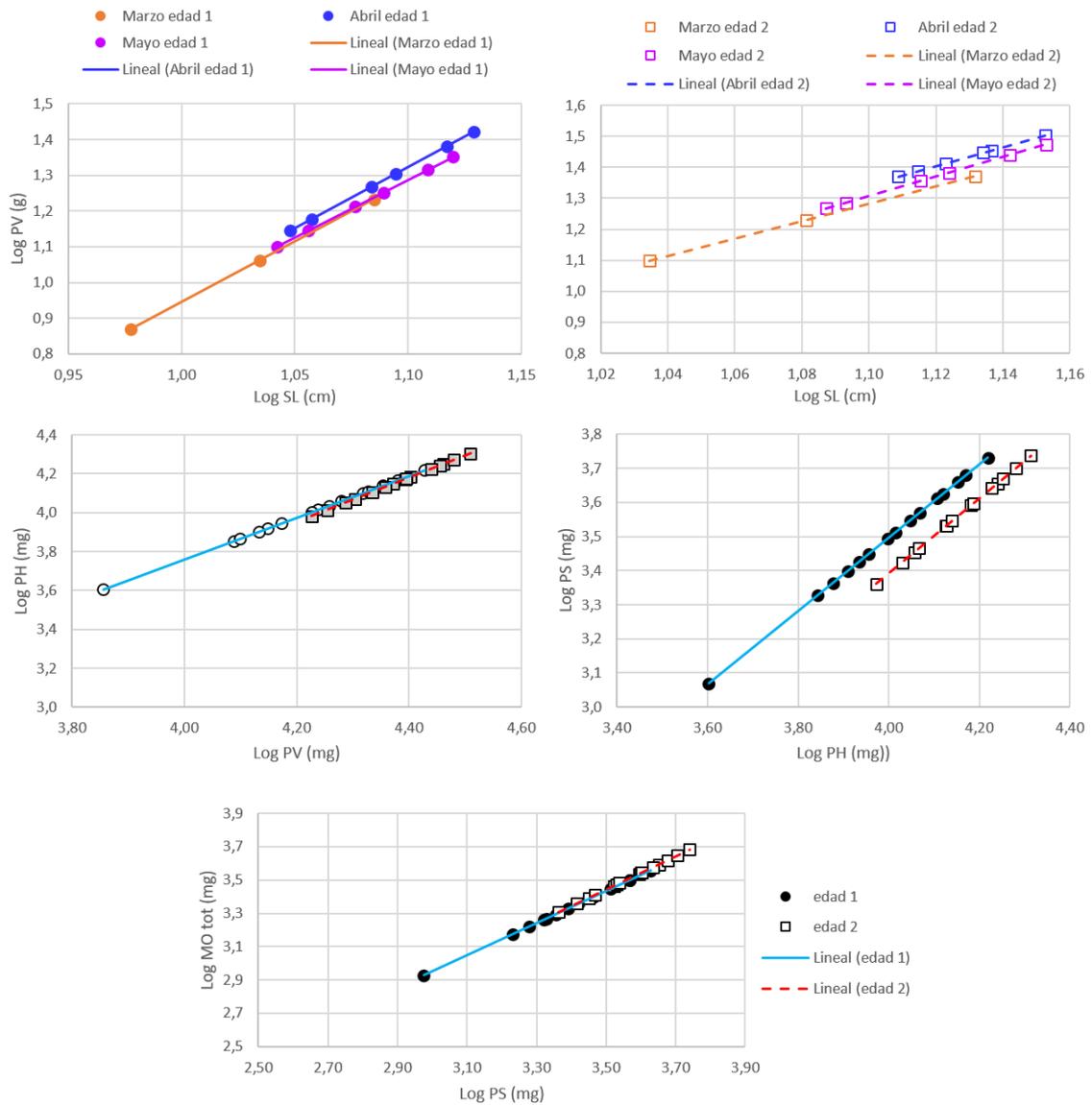


Figura 2: Relaciones logarítmicas entre longitud estándar (SL), peso vivo (PV), peso húmedo (PH), peso seco (PS) y materia orgánica total (MO tot) en las anchoas de edad 1 y edad 2 por meses en las dos primeras gráficas, y en total sin distinción de meses en las otras tres. Las ecuaciones de las regresiones aparecen en la Tabla 1. Los valores utilizados en las variables independientes para la realización de las gráficas corresponden a los promedios y desviaciones estándar de cada variable en los meses de marzo, abril y mayo y ambos sexos.

Tabla 1: Relaciones entre longitud estándar (SL), peso vivo (PV), peso húmedo (PH), peso seco (PS) y materia orgánica total (MO tot) en las anchoas de edad 1 y edad 2 por meses y sexos. n: número de individuos analizados. a y b: términos de la ecuación  $y = a + bx$  (y vs x) de la Figura 2.  $r^2$ : coeficiente de correlación. p: nivel de significación. Celda en gris: relación lineal hipoalométrica.

Anchoas de edad 1	Mes	n	a	b	$r^2$	P	Isometría (p)
Log PV (g) vs Log SL (cm)	Marzo	122	-2.425 ± 0.044	3.371 ± 0.042	0.981	<0.0001	No (<0.0001)
	Abril	71	-2.428 ± 0.016	3.410 ± 0.107	0.937	<0.0001	No (<0.0001)
	Mayo	83	-2.268 ± 0.125	3.232 ± 0.115	0.907	<0.0001	No (<0.05)
Log PH (mg) vs Log PV (mg)	Todos	276	-0.536 ± 0.031	1.074 ± 0.007	0.983	<0.0001	No (<0.0001)
Log PS (mg) vs Log PH (mg)	Todos	276	-0.800 ± 0.017	1.050 ± 0.004	0.995	<0.0001	No (<0.0001)
Log MO tot (mg) vs Log PS (mg)	Todos	129	0.053 ± 0.034	0.966 ± 0.010	0.986	<0.0001	No (<0.0001)
Anchoas de edad 2							
Log PV (g) vs Log SL (cm)	Marzo	50	-1.802 ± 0.187	2.803 ± 0.170	0.851	<0.0001	No (<0.0001)
	Abril	46	-1.993 ± 0.336	3.033 ± 0.297	0.703	<0.0001	Si (<0.0001)
	Mayo	52	-2.156 ± 0.145	3.148 ± 0.129	0.922	<0.0001	No (<0.0001)
Log PH (mg) vs Log PV (mg)	Todos	148	-0.836 ± 0.094	1.140 ± 0.021	0.951	<0.0001	No (<0.0001)
Log PS (mg) vs Log PH (mg)	Todos	148	-1.017 ± 0.050	1.102 ± 0.012	0.983	<0.0001	No (<0.0001)
Log MO tot (mg) vs Log PS (mg)	Todos	85	-0.051 ± 0.030	0.998 ± 0.008	0.994	<0.0001	Sí (0.2264)

### 2.3.1.2. Desarrollo de los órganos

Las relaciones entre el peso seco y el peso húmedo del músculo y del hígado fueron hiperalométricas y no mostraron ninguna diferencia entre sexos y meses; sin embargo, las del genital sí que mostraron diferencias (Figura 3 y Tabla 2). Estas últimas no siguieron un patrón claro, variando de las isométricas de las anchoas de las dos edades en el mes de marzo y de las hembras de edad 1, a las hipoalométricas de los machos de edad 1 y a las hiperalométricas de las hembras de edad 2.

En el músculo, las regresiones doble logarítmicas de M-PS frente a M-PH (Figura 3 y Tabla 2), indican relaciones hiperalométricas ( $b > 1$ ) en las anchoas de las dos edades. Es decir, que en ambas había mayor proporción de materia seca en los miocitos de las anchoas más grandes que en los de las anchoas más pequeñas, lo que trajo como resultado que el porcentaje de hidratación del músculo de las anchoas grandes fuese más bajo que el de las anchoas pequeñas.

En el hígado, al igual que ocurría en los miocitos del músculo, las hiperalometrías observadas en las relaciones entre peso seco y peso húmedo (Figura 3 y Tablas 2) permitieron deducir que en los hepatocitos de las anchoas grandes había mayor proporción de materia seca que en los hepatocitos de las anchoas pequeñas.

En cambio, para las gónadas la regresión (Figura 3 y Tabla 2) mostró que para los machos de edad 1 la relación era hipoalométrica. Esto indicaba que cuanto mayor era el individuo, el peso seco del genital explicó una fracción cada vez menor del PH de dicho órgano. En el caso de las anchoas de marzo y en el de las hembras, en cambio, la regresión fue isométrica. En el caso de las anchoas de edad 2, la relación pasó de ser isométrica en marzo a hiperalométrica en los demás meses, tanto en machos como en hembras.

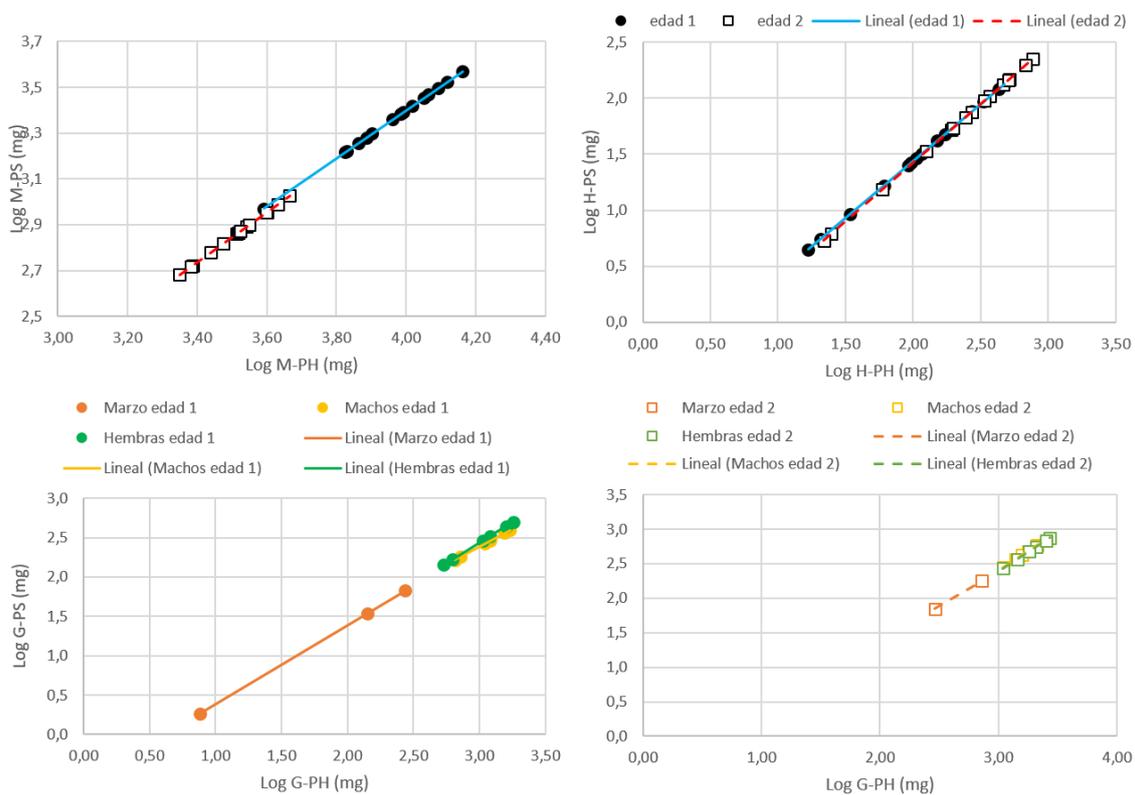


Figura 3: Relaciones logarítmicas entre peso seco (PS) y peso húmedo (PH) en músculo (M), hígado (H) y genital (G) de las anchoas de edad 1 y edad 2 sin distinción de sexos en las dos primeras gráficas, y distinguiendo el mes de marzo y ambos sexos en las otras dos. Las ecuaciones de las regresiones lineales se muestran en la Tabla 2. Los valores utilizados en las variables independientes corresponden a los promedios y desviaciones estándar de cada variable en los meses de marzo, abril y mayo y ambos sexos.

Tabla 2: Relaciones doble logarítmicas entre peso seco (PS) y peso húmedo (PH) en músculo (M), hígado (H) y genital (G) de las anchoas de edad 1 y edad 2 por meses y sexos. n: número de individuos analizados. a y b: términos de la ecuación  $y = a + bx$  (y vs x) de la Figura 3.  $r^2$ : coeficiente de correlación. p: nivel de significación. Celda en gris: relación lineal hipoalométrica.

Anchoas de edad 1		Mes / Sexo	n	a	b	$r^2$	p	Isometría (p)
Log M-PS (mg) vs Log M-PH (mg)		Todos	276	$-0.796 \pm 0.019$	$1.049 \pm 0.005$	0.997	<0.0001	No (<0.0001)
Log H-PS (mg) vs Log H-PH (mg)		Todos	276	$-0.593 \pm 0.013$	$1.016 \pm 0.006$	0.994	<0.0001	No (<0.0001)
Log G-PS (mg) vs Log G-PH (mg)		Marzo	122	$-0.626 \pm 0.015$	$1.005 \pm 0.008$	0.997	<0.0001	Sí (0.4715)
		Machos	71	$-0.325 \pm 0.039$	$0.904 \pm 0.013$	0.993	<0.0001	No (<0.0001)
		Hembras	83	$-0.660 \pm 0.056$	$1.032 \pm 0.019$	0.987	<0.0001	Sí (0.0905)
Anchoas de edad 2								
Log M-PS (mg) vs Log M-PH (mg)		Todos	148	$-0.980 \pm 0.056$	$1.093 \pm 0.014$	0.988	<0.0001	No (<0.0001)
Log H-PS (mg) vs Log H-PH (mg)		Todos	148	$-0.675 \pm 0.018$	$1.049 \pm 0.008$	0.996	<0.0001	No (<0.0001)
Log G-PS (mg) vs Log G-PH (mg)		Marzo	50	$-0.653 \pm 0.033$	$1.015 \pm 0.015$	0.995	<0.0001	Sí (0.3293)
		Machos	19	$-0.979 \pm 0.196$	$1.126 \pm 0.060$	0.943	<0.0001	No (<0.05)
		Hembras	28	$-0.999 \pm 0.120$	$1.128 \pm 0.037$	0.974	<0.0001	No (<0.0001)

Como se observa en la Figura 4 y Tabla 3, en el músculo la M-MO no varió isométricamente respecto a la MO total, siendo la relación hipoalométrica en las anchoas de las dos edades. Esto significa que el incremento en peso de la M-MO fue proporcionalmente menor al aumento en peso de la MO total. Dicha hipoalometría fue más acusada en las anchoas de 2 años de edad que en las de edad 1.

Respecto al hígado, la relación de la H-MO con la MO total de las anchoas varió dependiendo del mes de captura y del sexo del individuo (Figura 4 y Tablas 3). En las anchoas de edad 1 la relación fue siempre notablemente hiperalométrica ( $b > 1.3$ ). La relación hiperalométrica existente en marzo, cuando el genital de ambos sexos estaba aún en un estado rudimentario de desarrollo, se mantuvo inalterada en machos. De esta manera, en el conjunto formado por todos los individuos de marzo junto con los machos de abril y mayo, la pendiente de la recta de regresión doble logarítmica de H-MO frente a MO total adquirió el valor de  $b = 1.410 \pm 0.141$ . En las hembras, sin embargo, la pendiente disminuyó y se mantuvo durante los meses primaverales de abril y mayo. En las anchoas de 2 años de edad se observó la misma pendiente para todos los individuos de marzo y los machos de abril y mayo, así como una pendiente ligeramente menor en las hembras de abril y mayo, pero con la radical diferencia de que, en este caso, las relaciones fueron isométricas.

En el genital se observaron diferencias significativas entre el mes de marzo y los otros dos meses, así como entre los dos sexos (Figura 4 y Tabla 3). En el mes de marzo, la G-MO y la MO total variaron hipoalométricamente en anchoas de edad 1, pero la relación se volvió isométrica en los meses de abril y mayo. En las anchoas de edad 2, en cambio, la relación entre la G-MO y la MO total comenzó siendo isométrica en marzo para pasar a ser muy hiperalométrica en los meses de abril y mayo, con una pendiente de  $b = 1.4$ .

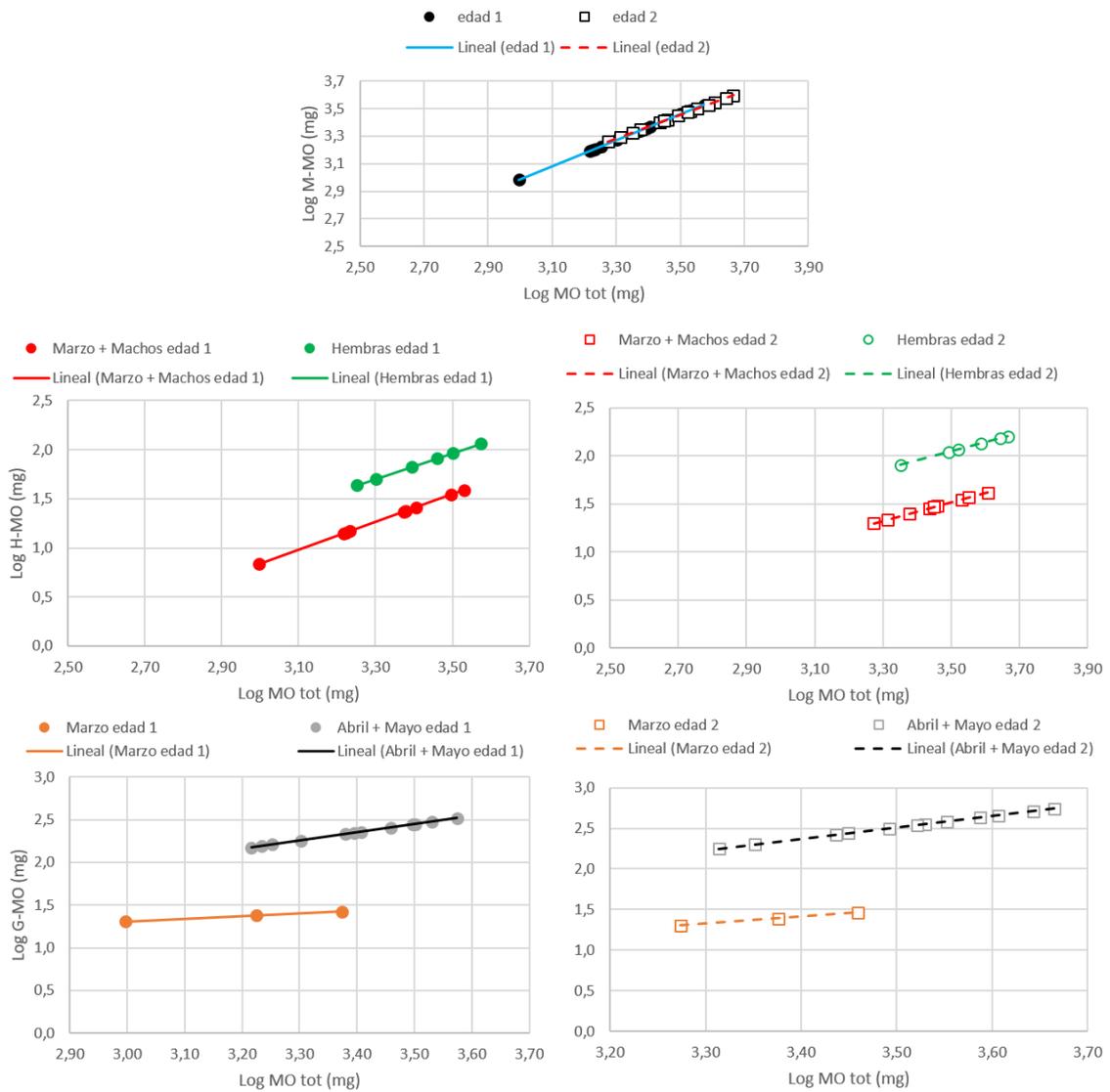


Figura 4: Relaciones logarítmicas entre la materia orgánica (MO) en músculo (M), hígado (H) y genital (G) y la materia orgánica total (MO tot) de las anchoas de edad 1 y edad 2 en su conjunto en la primera gráfica, y por meses y sexos en las demás. Las ecuaciones de las regresiones lineales se muestran en la Tabla 3. Los valores utilizados en las variables independientes corresponden a los promedios y desviaciones estándar de cada variable en los meses de marzo, abril y mayo y ambos sexos.

1

2 Tabla 3: Relaciones entre la materia orgánica (MO) en músculo (M), hígado (H) y gónadas (G) y la materia orgánica total (MO tot) de las anchoas de edad 1 y edad 2 por meses y sexos. n: número  
3 de individuos analizados. a y b: términos de la ecuación  $y = a + bx$  (y vs x) de la Figura 4. r<sup>2</sup>: coeficiente de correlación. p: nivel de significación. Celda en gris: relación lineal hipalométrica.

4

Anchoas de edad 1	Mes / Sexo	n	a	b	r <sup>2</sup>	P	Isometría (p)
Log M-MO (mg) vs Log MO tot (mg)	Todos	129	0.158 ± 0.036	0.943 ± 0.011	0.984	<0.0001	No (<0.0001)
Log H-MO (mg) vs Log MO tot (mg)	Marzo + Machos	74	-3.391 ± 0.461	1.410 ± 0.141	0.580	<0.0001	No (<0,05)
	Hembras	35	-2.673 ± 0.528	1.325 ± 0.155	0.689	<0.0001	No (<0.05)
Log G-MO (mg) vs Log MO tot (mg)	Marzo	34	0.361 ± 1.130	0.315 ± 0.352	0.024	0.3774	No (0.057)
	Abril + Mayo	61	-0.918 ± 0.349	0.961 ± 0.103	0.598	<0.0001	Sí (0.7066)

Anchoas de edad 2							
Log M-MO (mg) vs Log MO tot (mg)	Todos	85	0.469 ± 0.069	0.853 ± 0.020	0.957	<0.0001	No (<0.0001)
Log H-MO (mg) vs Log MO tot (mg)	Marzo + Machos	46	-1.831 ± 0.971	0.956 ± 0.284	0.204	<0.001	Sí (0.066)
	Hembras	28	-1.237 ± 0.716	0.938 ± 0.202	0.455	<0.0001	Sí (0.0959)
Log G-MO (mg) vs Log MO tot (mg)	Marzo	23	-1.486 ± 2.780	0.852 ± 0.826	0.048	0.3142	Sí (0.5987)
	Abril + Mayo	47	-2.400 ± 0.412	1.403 ± 0.117	0.763	<0.0001	No (<0.0001)

5

6

### 2.3.2. Composición bioquímica en la maduración

#### Músculo

Analizando las relaciones de los componentes bioquímicos del músculo con respecto a la M-MO (Figura 5 y Tabla 4), solo los carbohidratos musculares (M-CH) de las anchoas de edad 1 variaron en la misma proporción (isométricamente) que las respectivas materias orgánicas musculares.

La clara hipoalometría de las proteínas musculares de las anchoas de las dos edades, fue compensada por el segundo componente más abundante del músculo, los lípidos. Cabe decir que en el caso de las hembras de edad 2, los lípidos también compensaron la hipoalometría de los carbohidratos.

#### Hígado

La relación entre el contenido de los diferentes componentes bioquímicos del hígado y H-MO fue hipoalométrica para los lípidos e hiperalométrica para los otros dos componentes (Figura 6 y Tabla 5). El cambio de proporcionalidad en el contenido de cada componente bioquímico con respecto al contenido en H-MO parecía depender, casi exclusivamente, de la naturaleza química del componente y fue independiente tanto del sexo de la anchoa como del momento de su captura, aunque dicha proporcionalidad fue ligeramente diferente a tenor de la edad de la anchoa.

Así, aunque el contenido en lípidos del hígado de las anchoas de ambas edades mostró una relación claramente hipoalométrica con respecto a H-MO, ésta fue más marcada en las de edad 2. Los contenidos de proteínas y carbohidratos mostraron relaciones ligeramente hiperalométricas, sin un claro patrón de dependencia de la edad de la anchoa.

#### Genital

Como puede observarse en la Figura 7 y Tabla 6, la única relación isométrica en los genitales se dio en el caso de los carbohidratos de las anchoas de edad 1. En el caso de las proteínas, debido a su pendiente, se observó que las anchoas más grandes se enriquecían más en proteínas que los demás componentes. Esas hiperalometrías estuvieron compensadas con los lípidos tanto en las anchoas de edad 1 como en las de edad 2.

Cabe decir que el enriquecimiento en proteínas en el genital fue, parcial o totalmente, compensado con un empobrecimiento del contenido lipídico. Las relaciones de los carbohidratos, el componente bioquímico minoritario del genital, con sus respectivas G-MO no siguieron un patrón claro, variando de isométricas en las anchoas de edad 1, tanto en machos como en hembras de abril y mayo, a hiperalométricas en las anchoas de edad 2.

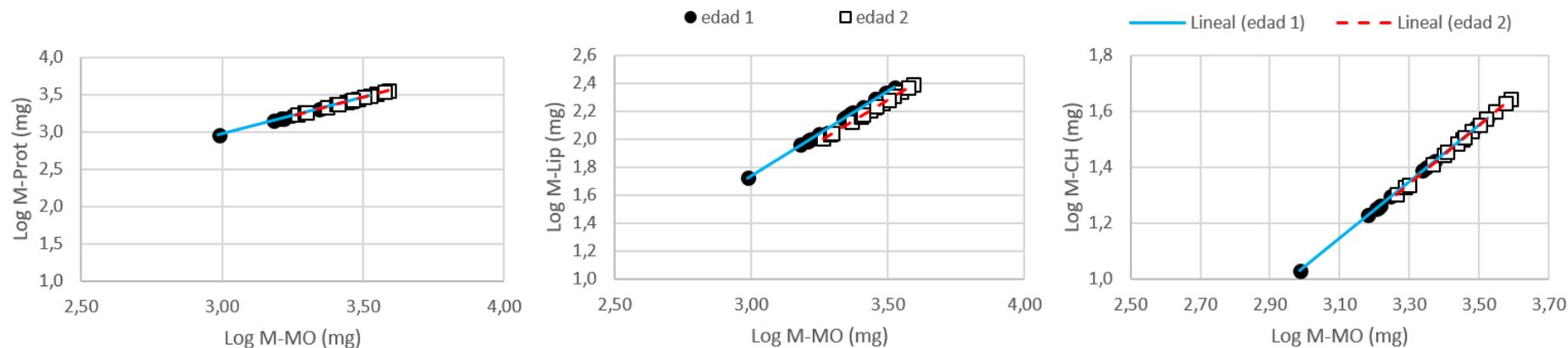


Figura 5: Relaciones logarítmicas entre los componentes bioquímicos del músculo (Prot: Proteínas, Lip: Lípidos, CH: Carbohidratos) y la materia orgánica del músculo (M-MO) para las anchoas de edad 1 y 2. Prot: Proteínas; Lip: Lípidos; CH: Carbohidratos. Las ecuaciones de las regresiones lineales se muestran en la Tabla 4. Los valores utilizados en las variables independientes corresponden a los promedios y desviaciones estándar de cada variable en los meses de marzo, abril y mayo y ambos sexos.

Tabla 4: Relación de los componentes bioquímicos con la materia orgánica en el músculo de las anchoas de edad 1 y 2 por mes y sexo. M-MO: Materia Orgánica del músculo; Prot: Proteínas; Lip: Lípidos; CH: Carbohidratos. n: número de individuos analizados. a y b: términos de la ecuación  $y = a + bx$  (y vs x) de la Figura 5.  $r^2$ : coeficiente de correlación. p: nivel de significación. Celda en gris: relación lineal hipoalométrica.

Anchoas de edad 1	Mes / Sexo	n	a	b	$r^2$	p	Isometría (p)
Log M-Prot (mg) vs Log M-MO (mg)	Todos	129	0.014 ± 0.012	0.985 ± 0.004	0.998	<0.0001	No (<0.0001)
Log M-Lip (mg) vs Log M-MO (mg)	Todos	129	-1.884 ± 0.166	1.208 ± 0.051	0.817	<0.0001	No (<0.0001)
Log M-CH (mg) vs Log M-MO (mg)	Todos	129	-1.998 ± 0.178	1.014 ± 0.054	0.733	<0.0001	Sí (0.7987)
Anchoas de edad 2							
Log M-Prot (mg) vs Log M-MO (mg)	Todos	85	0.019 ± 0.022	0.984 ± 0.006	0.997	<0.0001	No (<0.0001)
Log M-Lip (mg) vs Log M-MO (mg)	Todos	85	-1.816 ± 0.204	1.171 ± 0.059	0.826	<0.0001	No (<0.0001)
Log M-CH (mg) vs Log M-MO (mg)	Todos	85	-2.118 ± 0.421	1.048 ± 0.123	0.467	<0.0001	Sí (<0.0001)

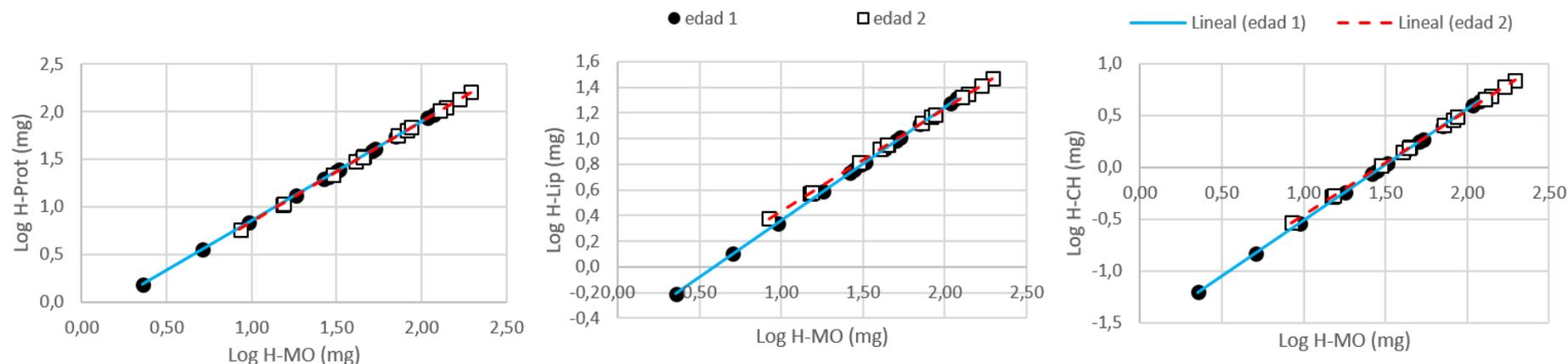


Figura 6: Relaciones logarítmicas entre los componentes bioquímicos del hígado (Prot: Proteínas, Lip: Lípidos, CH: Carbohidratos) y la materia orgánica del hígado (H-MO) para las anchoas de edad 1 y 2. Prot: Proteínas; Lip: Lípidos; CH: Carbohidratos. Las ecuaciones de las regresiones lineales se muestran en la Tabla 5. Los valores utilizados en las variables independientes corresponden a los promedios y desviaciones estándar de cada variable en los meses de marzo, abril y mayo y ambos sexos.

Tabla 5: Relación de los componentes bioquímicos con la materia orgánica en los tres órganos analizados de las anchoas de edad 1 y 2 por mes y sexo. MO: Materia Orgánica; M: Músculo; H: Hígado; G: Genital; Prot: Proteínas; Lip: Lípidos; CH: Carbohidratos. n: número de individuos analizados. a y b: términos de la ecuación  $y = a + bx$  (y vs x) de la Figura 6.  $r^2$ : coeficiente de correlación. p: nivel de significación. Celda en gris: relación lineal hipoalométrica.

Anchoas de edad 1	Mes / Sexo	N	a	b	$r^2$	p	Isometría (p)
Log H-Prot (mg) vs Log H-MO (mg)	Todos	109	-0.188 ± 0.016	1.041 ± 0.011	0.988	<0.0001	No (<0.0001)
Log H-Lip (mg) vs Log H-MO (mg)	Todos	109	-0.525 ± 0.045	0.886 ± 0.031	0.886	<0.0001	No (<0.0001)
Log H-CH (mg) vs Log H-MO	Todos	109	-1.589 ± 0.036	1.075 ± 0.025	0.946	<0.0001	No (<0.05)
Anchoas de edad 2							
Log H-Prot (mg) vs Log H-MO (mg)	Todos	74	-0.219 ± 0.023	1.057 ± 0.013	0.968	<0.0001	No (<0.0001)
Log H-Lip (mg) vs Log H-MO (mg)	Todos	74	-0.367 ± 0.073	0.801 ± 0.042	0.832	<0.0001	No (<0.0001)
Log H-CH (mg) vs Log H-MO	Todos	74	-1.470 ± 0.072	1.009 ± 0.042	0.890	<0.0001	Si (<0.0001)

a

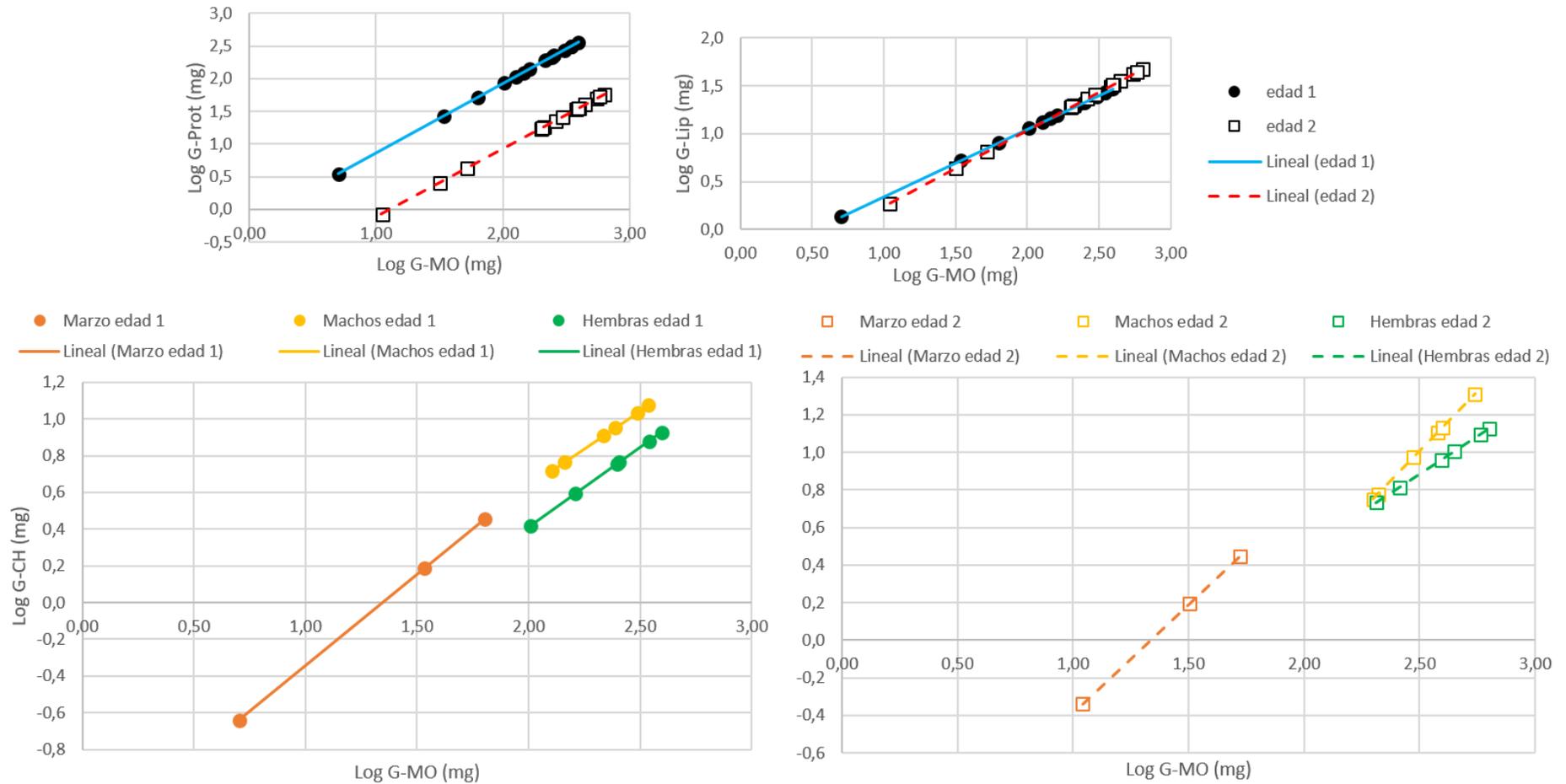


Figura 7: Relaciones logarítmicas entre los componentes bioquímicos del genital (Prot: Proteínas, Lip: Lípidos, CH: Carbohidratos) y la materia orgánica del genital (G-MO) para las anchoas de edad 1 y 2. Prot: Proteínas; Lip: Lípidos; CH: Carbohidratos. Las ecuaciones de las regresiones lineales se muestran en la Tabla 6. Los valores utilizados en las variables independientes corresponden a los promedios y desviaciones estándar de cada variable en los meses de marzo, abril y mayo y ambos sexos.

Tabla 6: Relación de los componentes bioquímicos con la materia orgánica en los tres órganos analizados de las anchoas de edad 1 y 2 por mes y sexo. MO: Materia Orgánica; M: Músculo; H: Hígado; G: Genital; Prot: Proteínas; Lip: Lípidos; CH: Carbohidratos. n: número de individuos analizados. a y b: términos de la ecuación  $y = a + bx$  (y vs x) de la Figura 7. r<sup>2</sup>: coeficiente de correlación. p: nivel de significación. Celda en gris: relación lineal hipoalométrica.

Anchoas de edad 1	Mes / Sexo	n	a	b	r <sup>2</sup>	p	Isometría (p)
Log G-Prot (mg) vs Log G-MO (mg)	Todos	96	-0.199 ± 0.010	1.061 ± 0.005	0.995	<0.0001	No (<0.0001)
Log G-Lip (mg) vs Log G-MO (mg)	Todos	96	-0.361 ± 0.043	0.705 ± 0.021	0.923	<0.0001	No (<0.0001)
Log G-CH (mg) vs Log G-MO (mg)	Marzo	35	-1.337 ± 0.060	0.995 ± 0.041	0.946	<0.0001	Sí (0.2221)
	Machos	27	-1.011 ± 0.284	0.822 ± 0.122	0.646	<0.0001	Sí (0.1561)
	Hembras	34	-1.327 ± 0.159	0.869 ± 0.067	0.842	<0.0001	Sí (0.0609)
Anchoas de edad 2							
Log G-Prot (mg) vs Log G-MO (mg)	Todos	70	-0.162 ± 0.009	1.043 ± 0.004	0.999	<0.0001	No (<0.0001)
Log G-Lip (mg) vs Log G-MO (mg)	Todos	70	-0.550 ± 0.052	0.793 ± 0.023	0.945	<0.0001	No (<0.0001)
Log G-CH (mg) vs Log G-MO (mg)	Marzo	23	-1.539 ± 0.071	1.153 ± 0.050	0.963	<0.0001	No (<0.0001)
	Machos	19	-2.175 ± 0.438	1.272 ± 0.175	0.756	<0.0001	No (<0.0001)
	Hembras	28	-1.132 ± 0.186	0.806 ± 0.072	0.830	<0.0001	No (<0.0001)

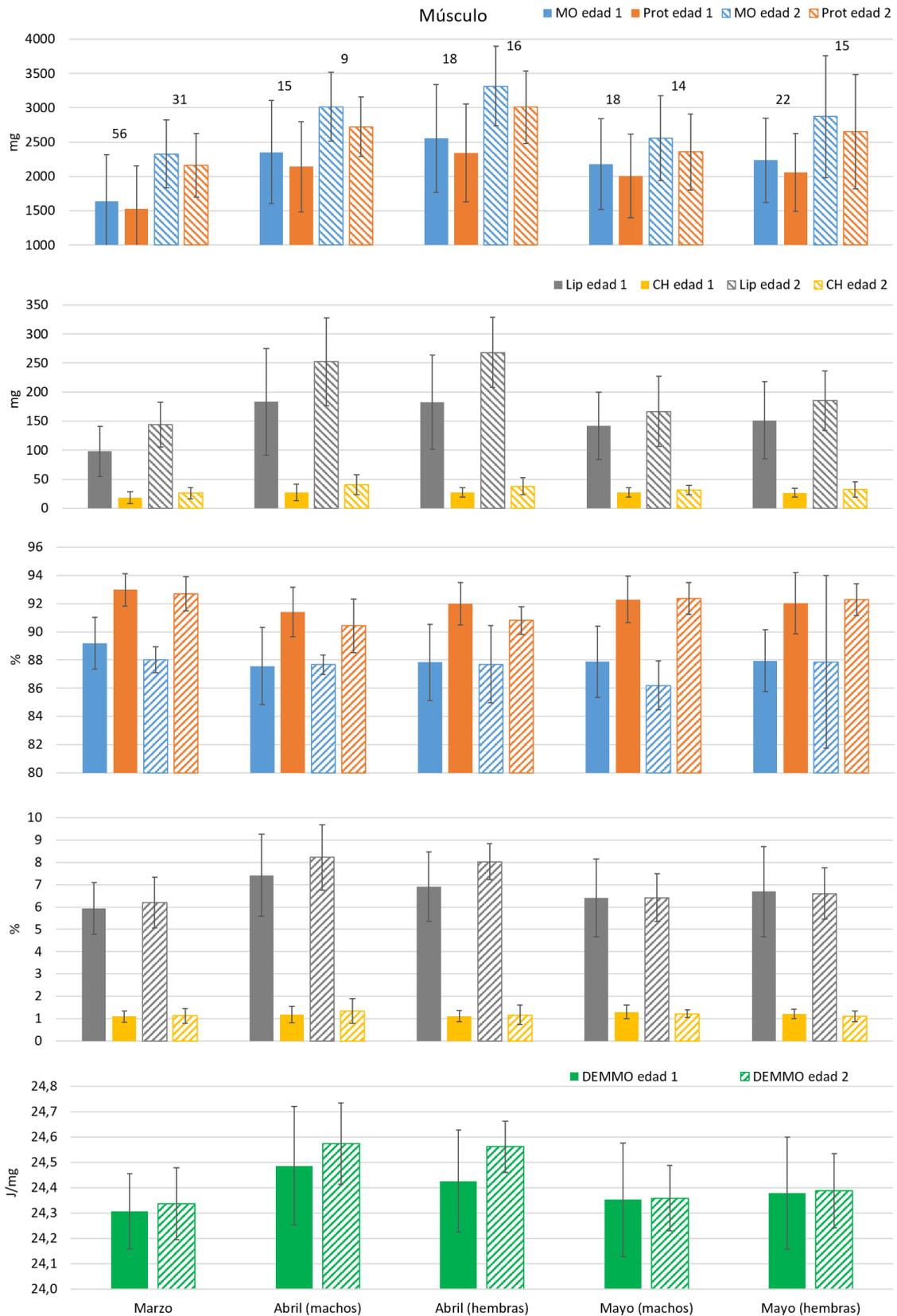


Figura 8: Promedios, desviaciones estándar y porcentajes de la materia orgánica (MO), proteínas (Prot), lípidos (Lip), carbohidratos (CH) y densidad energética del músculo referida a la materia orgánica (DEMMO) del músculo en las anchoas de edad 1 y 2, según mes y sexo. El porcentaje de la MO es con respecto a la MO tot, pero el porcentaje de Prot, Lip y CH lo es con respecto a la MO correspondiente a cada órgano. Los números mostrados sobre las barras indican el número de anchoas analizadas.

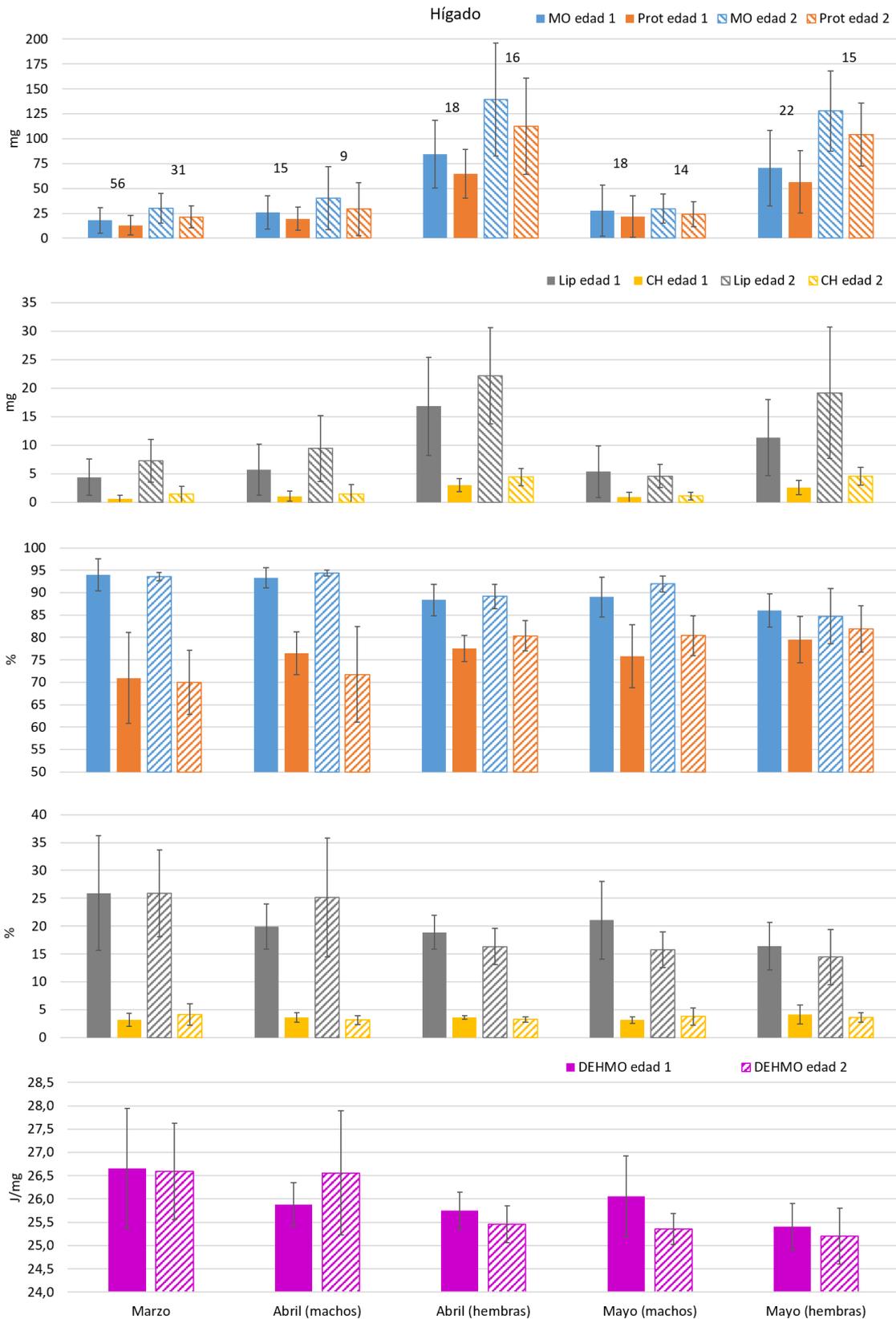


Figura 9: Promedios, desviaciones estándar y porcentajes de la materia orgánica (MO), proteínas (Prot), lípidos (Lip), carbohidratos (CH) y densidad energética del hígado referida a la materia orgánica (DEHMO) del hígado en las anchoas de edad 1 y 2 según mes y sexo. El porcentaje de la MO es con respecto a la MO tot, pero el porcentaje de Prot, Lip y CH lo es con respecto a la MO correspondiente a cada órgano. Los números mostrados sobre las barras indican el número de anchoas analizadas.

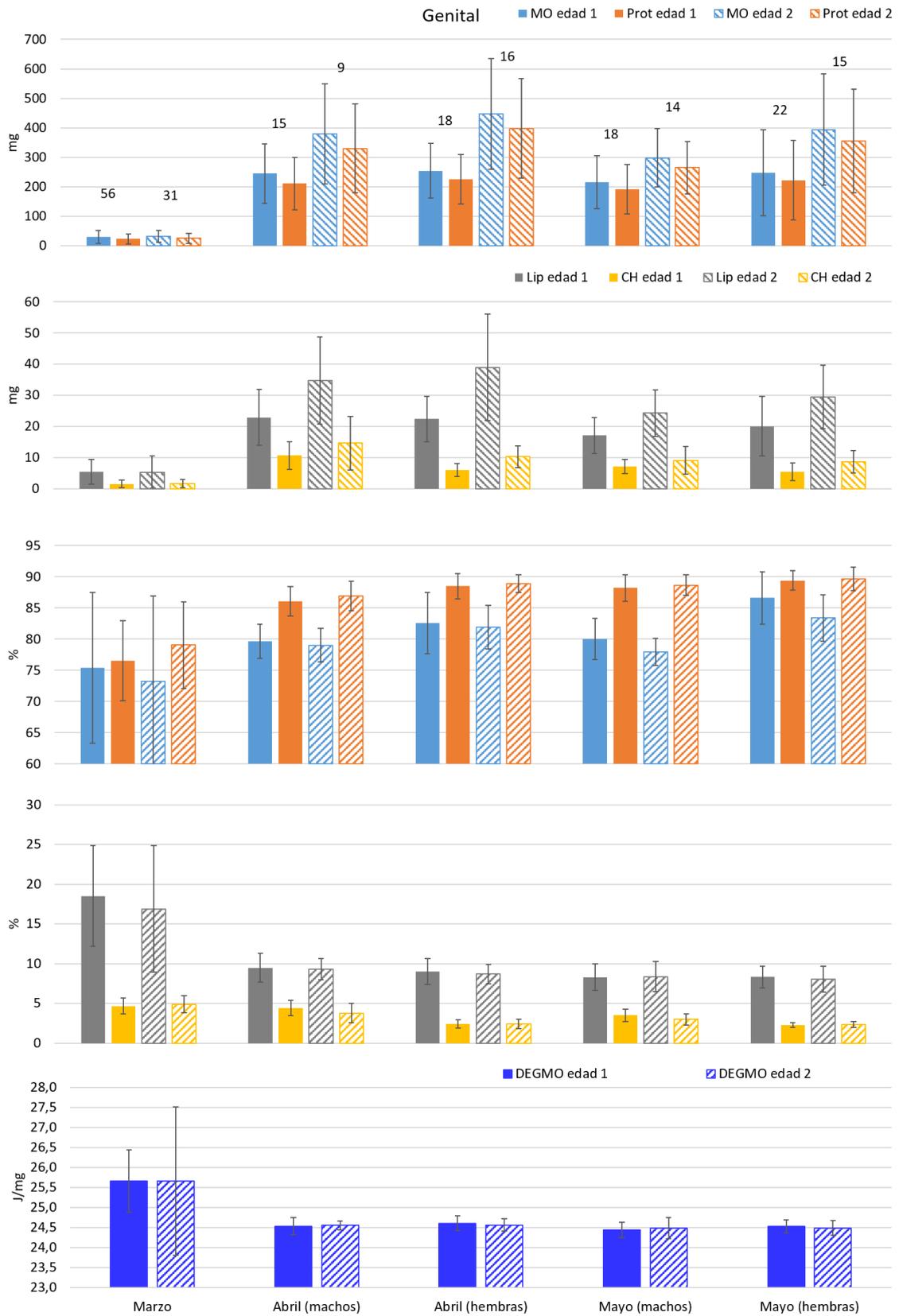


Figura 10: Promedios, desviaciones estándar y porcentajes de la materia orgánica (MO), proteínas (Prot), lípidos (Lip), carbohidratos (CH) y densidad energética del genital referida a la materia orgánica (DEGMO) del genital en las anchoas de edad 1 y 2 según mes y sexo. El porcentaje de la MO es con respecto a la MO tot, pero el porcentaje de Prot, Lip y CH lo es con respecto a la MO correspondiente a cada órgano. Los números mostrados sobre las barras indican el número de anchoas analizadas.

### 2.3.3 Variación temporal en la composición bioquímica asociada a la edad y sexo

#### Músculo

Como se observa en la Figura 8, en el mes de marzo no hubo diferencias entre las dos edades en los porcentajes de los componentes bioquímicos. El 98 % de la MO total se encontró en el músculo. Así mismo, el 93 % de la MO de este órgano fueron proteínas, el 6 % lípidos y el 1 % CH. En abril y mayo, esos porcentajes variaron dependiendo del sexo y la edad, representando en el músculo el 86 - 92.5 % de la MO total en los machos y el 88 - 92 % en las hembras. La contribución de las proteínas varió a lo largo de estos dos meses entre el 90 % y el 92 % en los dos sexos, la de los lípidos entre el 6.4 y el 8.2 % en los machos y entre el 6.6 y el 8 % en las hembras, y la de los CH entre el 1.2 y el 1.3 % en los machos y el 1.1 y el 1.2 % en las hembras. Así, mientras que la contribución de M-Prot bajó ligeramente de marzo a abril y subió otra vez en mayo en las dos edades y sexos, la de M-Lip mostró la tendencia contraria (aumento de marzo a abril y disminución en mayo), y la de M-CH se mantuvo estable.

Por último, cabe mencionar que los valores más altos de la DEMMO se encontraron en el mes de abril, siendo la de los machos más alta que la de las hembras. Así mismo, no hubo diferencias entre las dos edades salvo en abril, donde las anchoas de edad 2 tuvieron una densidad energética mayor que las de edad 1 (Figura 8).

#### Hígado

La H-MO representó alrededor del 1 % de la MO total de las anchoas de ambos sexos en marzo y se mantuvo en porcentajes similares en los machos de las dos edades, mientras que en las hembras dicha proporción sí varió con la edad. En las anchoas de edad 1 la H-MO explicó algo menos del 3 % de la MO total, en tanto que en las anchoas de edad 2 dicho porcentaje superó el 3.5 %. Sin embargo, lo más destacable es que la MO de los hígados de las hembras de 1 año de edad fue, comparándola con la de los machos capturadas en el mismo mes, entre 2.5 y 2.8 veces mayor, en tanto que en las hembras de edad 2 dicha diferencia se elevó hasta 3.5 y 4 veces en el mes de mayo en comparación con los hígados de machos de la misma edad (Figura 9). En efecto, el índice hepatosomático (IHS) (definido como Peso Húmedo del hígado x 100/Peso Vivo) fue de 1.431 para hembras de 1 año y de 0.538 para machos de la misma edad y de, respectivamente, 2.103 y 0.605 para las anchoas de 2 años de edad. En el primero de los casos el IHS de las hembras fue  $\approx 2.7$  veces mayor que el de machos y en las anchoas de 2 años de 3.5 veces.

Por lo que respecta a los componentes bioquímicos, como consecuencia del crecimiento hiperalométrico de las proteínas hepáticas (Tabla 5) se observó un enriquecimiento en proteínas hepáticas, probablemente en su mayoría vitelogenina, desde marzo hasta mayo, pasando del 71 % al 80 % en anchoas de edad 1 y del 70% al 82 % en las de edad 2 (Figura 9). Por su parte, los lípidos hepáticos mostraron una notable reducción de su porcentaje según avanzó la primavera, pasando de un 26 % de la H-MO en marzo a un 14 % en mayo. En referencia a los carbohidratos hepáticos, el resultado neto fue que el porcentaje de azúcares hepáticos apenas varió ni con el mes de captura, ni con el sexo, ni con la edad de la anchoa, fluctuando entre el 3.1 y el 4.1 % de la H-MO (Figura 9).

Los valores máximos de DEHMO se encontraron en marzo para ambas edades, y los machos en el mes de abril de edad 2. Así mismo, las hembras tuvieron menor densidad energética que los machos, siendo esa diferencia más notoria en el mes de mayo (Figura 9).

## Genital

En el mes de marzo, tras el período invernal, se observó que el desarrollo del genital aún estaba en un estado incipiente, con un valor del índice gonadal ( $100 \cdot G\text{-MO}/\text{MO tot}$ ) que apenas llegaba al 2 %. Pero el aparato reproductor de las anchoas de edad 1 experimentó un rapidísimo crecimiento de marzo a abril, incrementándose el peso medio de la G-MO en algo más de 7 veces, pasando de pesar una media de unos 34 mg a unos 245 mg en machos (índice gonadal 9.4 %) o 255 mg en hembras (índice gonadal 9 %). En anchoas de edad 2, el crecimiento del genital siguió el mismo patrón que el observado en las anchoas de edad 1, aunque de forma más exagerada. En efecto, en anchoas de edad 2 se pasó de un peso de la G-MO en marzo de unos 32 mg de media a unos 380 mg en machos (índice gonadal 10.7 %) o a unos 447 mg en hembras (índice gonadal 11.1 %) en abril. Los valores se mantuvieron relativamente constantes de abril a mayo. En todo caso, los valores variaron con el PV de los individuos, de tal manera que los índices gonadales, se movieron entre un 9 y un 10 % en anchoas de un año, y entre un 10 y un 11 % en las anchoas de edad 2 (Figura 10).

En lo que respecta a la composición bioquímica (Figura 10), el incremento que se observó tanto en los dos sexos como en las dos edades entre los meses de marzo a abril, fue debido al desarrollo de este órgano como preparación para el inmediato evento reproductor. Así mismo, el porcentaje de proteínas y carbohidratos apenas varió entre abril y mayo en los dos sexos y las dos edades (85-90 % en las proteínas y 5 % en los carbohidratos). Sin embargo, los lípidos variaron tanto entre las dos edades como entre los meses. Aunque en valores absolutos los lípidos aumentaron de marzo a abril debido al desarrollo genital (de menos de 10mg a cerca de 20-40 mg), por efecto de la puesta descendieron porcentualmente entre estos dos meses (de 15-20 % a 10 %), manteniéndose a continuación relativamente constante en las dos edades y sexos. Así mismo, en términos gravimétricos absolutos las dos edades mostraron valores más elevados en el mes de abril que en el mes de mayo, siendo los valores de las hembras superiores a los de los machos en los dos meses y las dos edades.

La DEGMO fue máxima en el mes de marzo, para disminuir en el mes de abril y mantenerse constante hasta mayo. No hubo diferencias entre ambos sexos ni edades, pero, sin embargo, las hembras mostraron unos valores ligeramente más altos que los machos, tanto en abril como en mayo.

Por último, en el caso particular de una anchoa con una SL de 12.4 cm, se observó que las anchoas de edad 2 tenían siempre (excepto en marzo) más contenido energético total (CET) y componentes bioquímicos (excepto los lípidos) que las de edad 1. Así mismo, las hembras tenían más Prot, Lip y CH que los machos tanto en abril como en mayo. Ambos sexos tenían más CET y componentes bioquímicos en abril que en mayo (Tabla 7). Finalmente, respecto a las diferencias o proporciones, mencionar que en ambos sexos las anchoas de edad 2 tenían un 9.49 % más de G-MO que las de edad 1, pero solo el 1 % más en mayor.

Tabla 7: Diferencias (Proporciones), expresadas en porcentajes, entre la relación (edad 2/edad 1 \* 100) de los contenidos de las materias orgánicas (MO) de los tres órganos (músculo (M), hígado (H) y genital (G)) y total (MO tot), así como los contenidos totales del contenido energético total (CET) y de los contenidos bioquímicos (proteínas (Prot), lípidos (Lip) y carbohidratos (CH)) de una anchoa estandarizada (SL=12.4 cm) de edad 2 y edad 1 en primavera y en ambos sexos.

Mes	Sexo	SL (cm)	M-MO	H-MO	G-MO	MO tot
Marzo		12,4	-0,87	13,59	-11,36	-4,02
Abril	Machos	12,4	3,82	12,38	9,49	3,20
	Hembras	12,4	3,82	35,66	9,49	3,20
Mayo	Machos	12,4	3,18	17,06	1,07	1,09
	Hembras	12,4	3,18	35,40	1,07	1,09

Mes	Sexo	Edad	Contenido total (mg)			Proporciones (%)				
			CET (KJ)	Prot	Lip	CH	CET	Prot	Lip	CH
Marzo		1	54.83	2068,0	152,2	26,66	-1.32	-0,23	-11,36	3,12
		2	54.11	2063,1	135,0	27,49				
Abril	Macho	1	65.34	2453,4	186,0	36,72	3.69	4,80	-5,74	2,44
		2	67.75	2571,1	175,4	37,61				
	Hembra	1	66.44	2489,3	193,8	35,13	4.52	5,54	-4,57	9,43
		2	69.44	2627,3	184,9	38,45				
Mayo	Macho	1	60.13	2260,8	169,2	33,87	2.56	3,67	-6,81	-1,32
		2	61.67	2343,9	157,7	33,42				
	Hembra	1	61.11	2292,8	176,2	32,29	3.35	4,37	-5,77	8,40
		2	63.16	2393,1	166,1	35,00				

## 2.4 Discusión

Respecto al desarrollo corporal y de los órganos en las anchoas, la mayor ganancia de peso en relación al tamaño observado en las anchoas de edad 1 es un proceso reportado en la literatura para otras especies de clupeiformes, particularmente durante el proceso de maduración (Abad & Giraldez, 1992; Lambert, 1987; Ware & Tanasichuk, 1989). La época de puesta de las anchoas es fuertemente dependiente de la temperatura del agua (Motos *et al.*, 1996), de tal manera que las primeras apariciones en gran abundancia de huevos y larvas de anchoa comienzan cuando los valores de la temperatura superficial supera un umbral de temperatura de 14 °C. Así mismo, el rápido y fuerte calentamiento primaveral favorece el desove masivo de esta especie durante mayo y junio. El aumento de la temperatura del agua puede que sea una condición necesaria, pero no es suficiente como para desencadenar la freza. Las anchoas deben superar también un cierto umbral bioenergético, es decir, deben poseer un mínimo de reservas energéticas para iniciar los procesos de espermatogénesis en machos y ovogénesis en hembras. En el caso contrario, de falta de reservas suficientes para desarrollar gónadas, provocará la demora de su crecimiento hasta que el aporte de energía alimentaria sea de la suficiente entidad como para comprometerse en un nuevo ciclo reproductor (Maddock *et al.*, 1994). En este contexto, tampoco debe olvidarse la contribución del fotoperíodo, toda vez que el aumento de la longitud del día tendrá consecuencias en el incremento de la abundancia de fitoplancton, con su corolario en el tamaño de las poblaciones de zooplancton y sus positivas secuelas en la disponibilidad de alimento y ganancia energética para las anchoas.

La superación del umbral térmico y la del umbral bioenergético deben ser sincrónicas. En consecuencia, las anchoas más grandes y de más edad, a las que aún les quede algún remanente energético después de superar el invierno, serán las que puedan empezar a utilizar una gran proporción de esas reservas para sustentar el desarrollo gonadal y, en consecuencia, serán estas anchoas las más tempranas y las responsables del inicio del ciclo reproductor anual de toda la población. En todo caso, en esas anchoas grandes también se estará evaluando el aporte nutricional actual a las reservas de energía anteriores, de tal manera que, si es el adecuado, se inducirá el desarrollo gonadal. Si, por el contrario, los indicadores fisiológicos están advirtiendo de un estado nutricional en general deficiente en una etapa crítica de la gametogénesis, se podría dar un retraso, o incluso la interrupción en el desarrollo de las gónadas (Maddock *et al.*, 1994). Podría ocurrir, por otra parte, que la mala temporada de alimentación se prolongara en el tiempo lo suficiente como para que las anchoas de la cohorte de ese año, o incluso las más pequeñas de años anteriores, tuvieran que enfrentarse tempranamente al dilema de sacrificar el desarrollo gonadal con el fin de mantener la condición corporal, entendida esta fundamentalmente como tamaño de la reserva lipídica, por encima de un mínimo que les garantizaría la supervivencia invernal. En tal tesitura de deficiencia alimentaria, una parte de la población, podría omitir el desove (el término inglés es “to skip”) ese año, es decir, podrían “escaquearse” de reproducirse ese año, entendiendo por “escaquearse” la definición del DRAE: *Eludir una tarea u obligación en común*, es decir, serían “anchoas dadas al escaqueo reproductor” (Skjæraasen *et al.*, 2012). Este “escaqueo” puntual, ha sido evolutivamente seleccionado porque tal comportamiento de omisión reproductora de los teleósteos iteróparos pequeños en momentos de penuria energética, podría ser compensado con creces en un futuro de mayor bondad alimentaria. Se estaría apostando por garantizar la supervivencia del individuo frente al riesgo de apostar por exponerse a un desgaste energético. Se maximizaría así la *fitness* o adecuación global, a lo largo de todo el período vital del individuo “eventualmente escaqueador”.

En nuestro caso particular, mientras que en marzo las anchoas más grandes de edad 1 todavía seguían creciendo por hiperplasia, las de edad 2 ya estaban empezando a prepararse para la época de puesta. Dicho de otra manera, mientras que las anchoas de más edad ganaban relativamente poco peso somático en relación a su crecimiento en longitud debido a que empezaban a prepararse para la reproducción, las anchoas de edad 1 aún seguían creciendo somáticamente a principios de la primavera, con el objetivo de alcanzar un tamaño mínimamente adecuado para superar la época reproductora. Por lo tanto, las anchoas de edad 1 alcanzarían la madurez sexual más tarde que las anchoas de más edad, y, en consecuencia, en el momento de su captura todavía no habrían comenzado a prepararse para la puesta.

Estas observaciones coinciden con lo reportado para esta especie en el Golfo de Bizkaia, la actividad reproductora máxima de estas anchoas “tempranas” de más edad ocurre a mediados/finales de primavera (mayo-junio) (Motos *et al.*, 1996; Sanz & Uriarte, 1989), en tanto que las anchoas más pequeñas, por su parte, alcanzan la madurez sexual más tarde y tienen una etapa reproductora más corta, teniendo el pico de desove entre finales de la primavera y mediados del verano (Bacha *et al.*, 2010; Bas & Morales, 1954; Lucio & Uriarte, 1990; Millan, 1999).

La finalización de la temporada de desove probablemente tenga más que ver con la capacidad, evolutivamente testada a lo largo de sucesivas generaciones, de los juveniles de acumular las reservas suficientes para sobrevivir a su primer invierno (Huret *et al.*, 2018) que con el agotamiento energético de los progenitores.

El hecho de que en las dos edades las regresiones de M-PS frente a M-PH fueran hiperalométricas indicaba que las células musculares estaban creciendo por hipertrofia, incrementando durante el crecimiento el porcentaje de materia celular a costa de disminuir su contenido en agua. Se estaba produciendo el “llenado” de las células.

Al igual que ocurría en el músculo, el incremento más acusado de la materia seca de los hepatocitos (crecimiento hipertrófico) de las anchoas de edad 2 con respecto a las de edad 1, indica que esta dinámica de crecimiento está más acentuada en las anchoas de mayor edad.

En el caso del genital, las dinámicas de crecimiento fueron diferentes. Así, en el caso de los machos de edad 1, a medida que el genital crecía, en las células que lo componían se estaba produciendo una pérdida porcentual del contenido en materia seca. Por otra parte, en el caso de las anchoas de marzo de las dos edades y en el de las hembras de edad 1, al ser isométrica puede deducirse que el genital creció por hiperplasia y, por tanto, se mantuvo constante el porcentaje de hidratación. En cambio, en los machos y hembras de edad 2, los genitales crecieron por hipertrofia, es decir, por acumulación de materia orgánica en el tejido gonadal, de manera semejante a lo que había ocurrido en el músculo.

Los valores mínimos de materia orgánica y densidad energética del músculo se obtuvieron en el mes de marzo, finalizando el invierno. Muchos estudios han demostrado la importancia de los lípidos y su relación con la fase de reproducción y la supervivencia durante la temporada de invierno en los peces (Booth & Keast, 1986; Hay *et al.*, 1988; Henderson & Almatar, 1989; Svedäng, 1991; Thompson *et al.*, 1991). Wang & Houde (1994) por ejemplo, observaron que en *Anchoa mitchilli* el porcentaje más alto de lípidos en los órganos somáticos y vísceras se alcanzaba en diciembre, como preparación para el invierno. Así, aproximadamente el 35 % de la energía que estas anchoas tenían en diciembre ya se había perdido para el mes de febrero. Los valores mínimos de materia orgánica del músculo en el mes de marzo que se observaron en nuestro trabajo indicaban que, en el caso de la anchoa europea, también ocurría lo mismo y que parte de la energía requerida para la supervivencia del invierno provenía del músculo, en parte, probablemente, como resultado del catabolismo de los aminoácidos proteicos. Lo más factible es que los lípidos sean la principal reserva de energía y que probablemente se utilicen antes de que se catabolicen las proteínas, aunque no tenemos información de que las reservas de lípidos se agoten antes de que comience el catabolismo de proteínas (Maddock *et al.*, 1994).

Tal y como se ha mostrado en los resultados de esta Tesis, los componentes bioquímicos mayoritarios en el músculo fueron las proteínas y los lípidos (más del 98 % de la MO del músculo). Sin embargo, componentes bioquímicos minoritarios como carbohidratos (en torno al 1 % en esta Tesis), vitaminas y minerales, juegan un papel muy importante en la dinámica bioquímica de los peces (Flath & Diana, 1985; Shulman, 1974; Thompson, 1966; Travis, 1966; Venugopal & Shahidi, 1996). Los aminoácidos necesarios para la síntesis de las proteínas requeridas para el desarrollo gonadal van a ser extraídos de un pool de aminoácidos de origen mixto: exógeno (derivados del alimento) y endógeno (provenientes del catabolismo de las propias proteínas de la anchoa, fundamentalmente las procedentes del músculo). Por ello, la disminución del contenido en proteínas en el músculo (y con ello la densidad energética de este órgano) puede atribuirse a que son transferidas, a través del pool de aminoácidos, desde ese órgano al genital, sin olvidar que en peces las proteínas son frecuentemente usadas como fuente de energía (Brett & Groves, 1979; Love, 1970), ya que el crecimiento y maduración del genital son uno de los procesos de mayor demanda energética (Flath & Diana, 1985).

Es sabido que el hígado de las hembras de los peces es el lugar de síntesis de proteínas, principalmente de una proteína precursora de la yema del huevo, la vitelogenina (Shulman & Love, 1999). Este hecho explicaría la hiperalometría del incremento de las H-Prot en las anchoas

de 1 año ( $b= 1.041$ ) y de manera un poco más prominente en las anchoas de 2 años ( $b= 1.057$ ). La teoría evolutiva también predice que las hembras de mayor edad invierten más en la actual oportunidad reproductiva, dado su limitado número de oportunidades reproductivas futuras en comparación con las hembras más jóvenes, que pueden aumentar su éxito reproductivo de por vida invirtiendo en el momento actual en el crecimiento y garantizándose su supervivencia (Skjæraasen *et al.*, 2012).

Por otro lado, tal y como mostró la alometría negativa de H-Lip frente a H-MO, las anchoas grandes estaban acumulando proporcionalmente menos lípidos en el hígado que las pequeñas debido a que, seguramente, estarían exportando lípidos al genital. Aunque la dinámica o pauta de crecimiento de las 2 edades era la misma, esa menor ganancia lipídica en el hígado era más notoria en las anchoas de edad 2 que en las de edad 1: la pendiente en el caso de las anchoas de edad 1 era  $b= 0.89$  mientras que en las de edad 2 era de  $b= 0.80$ . Es decir, parece que el hígado de las anchoas de edad 2 tenía mayor capacidad metabólica para procesar los lípidos derivados bien de reservas endógenas, bien del alimento y canalizarlos al genital.

En el caso de las anchoas de edad 1, la notable hipoalometría de los lípidos del genital, indicaría que su genital estaba perdiendo, vía producción y posterior liberación de gametos, proporcionalmente más lípidos que otros componentes y que, por tanto, las fuentes endógenas, es decir, los lípidos importados de las reservas de los tejidos somáticos, no serían suficientes para satisfacer las demandas lipídicas del genital. Dado su tamaño, probablemente el músculo desempeñase un papel importante como fuente de los lípidos que, en última instancia, acabarían depositándose en los huevos, resultados similares a los observados por Garrido *et al.* (2007). Sin embargo, a la vista de la clara hipoalometría de los lípidos hepáticos que muestran nuestros resultados, parece que también el hígado desempeñaría un destacado papel en el aporte de lípidos al genital. Sin embargo, no parece que ni siquiera con el recurso a fuentes exógenas de lípidos, con la eventual adición de las grasas derivadas del alimento, las anchoas puedan compensar el drenaje de lípidos genitales que supone la puesta. De ahí la ya citada hipoalometría. Esta misma idea es apoyada por Garrido *et al.* (2008), que mostrando que en el caso de las sardinas en el mediterráneo transferían los nutrientes obtenidos mediante la dieta, una vez metabolizados, directamente a los genitales, sin que se acumularan en el músculo. Pero, la contribución de la fuente exógena (alimento) tendrá una variación tanto inter- como intra-anual y dependerá de las condiciones tróficas de cada momento.

Por otro lado, en este estudio se ha observado que en la época de formación del genital y de la puesta, el hígado de las hembras fue entre 3 y 4 veces mayor que el de los machos, en tanto que en la época previa a la puesta (marzo) no se obtuvieron diferencias significativas en los tamaños hepáticos en función del sexo, representando en ambos sexos en torno al 1 % de la MO total. Noguchi & Bito (1953) observaron esa misma característica de discrepancia de los tamaños hepáticos de hembras y machos en el caso de la caballa, Takahashi *et al.* (1991) en el pez de roca *Sebastes taczanowski*, así como Brosset *et al.* (2016b) que también observaron resultados similares en anchoas de nuestra especie capturadas en el Mediterráneo (Golfo de León). De esa particularidad anatómica de las hembras cabe deducir que sus hígados estarían de alguna manera, diferente a la de los machos, tomando parte activa en los procesos fisiológicos relacionados con la reproducción, tanto en la formación del genital como en la posterior puesta de huevos. La síntesis de vitelogenina en los hígados de las hembras sería la responsable de que, no solamente el índice hepatosomático de las hembras adquiera un valor más alto que el de los machos sino que, además, crezca con la edad a tenor de una mayor implicación de las hembras en el evento reproductor, como ya se ha señalado más arriba.

Se ha demostrado, al menos en el caso del carpín, *Carassius auratus*, que el ovario actúa sobre

los hepatocitos de las hembras maduras mediante alguna hormona ovárica (Ishii & Yamamoto, 1970). Por el contrario, en el caso de los machos no se observó relación entre el tamaño del hígado y la formación del genital y la freza. Los huevos de los peces marinos contienen un vitelo rico en nutrientes que proveen a los embriones y los recién nacidos de todos los lípidos (como lipoproteínas, y en algunas especies como una gota de lípido) (Adams, 1999; Wiegand, 1996), proteínas y carbohidratos que necesitan antes de que comiencen a alimentarse independientemente (Sargent *et al.*, 1995). Los gametos arrojados al mar y, especialmente los óvulos liberados por las hembras, distan mucho de ser homogéneos desde el punto de vista de sus posibilidades de supervivencia. Longhurst (2002) así como Berkeley *et al.* (2004) sugirieron que las larvas producidas por adultos de mayor tamaño tendrían mayor vitalidad que las larvas provenientes de huevos puestos por adultos más pequeños, ya que los peces mayores tendrían más reservas metabólicas. De tal manera podrían invertir, por una parte, más energía en cada gameto y, por otra parte, en la producción de más gametos alargando el período de puesta.

Los componentes bioquímicos utilizados para la vitelogénesis pueden provenir de diferentes fuentes: pueden provenir directamente de la alimentación o pueden haber estado temporalmente acumulados en estructuras somáticas como el hígado o el músculo, como reservas antes de ser utilizados para la reproducción (Garrido *et al.*, 2008; Mommsen & Korsgaard, 2008; Somarakis *et al.*, 2012). La transferencia de los materiales no se realiza directamente a los huevos desde los depósitos somáticos, sino que requieren cierto procesamiento metabólico (Kaitaranta & Ackman, 1981); procesos estos que, a la vista de las habilidades bioquímicas del hígado de vertebrados, bien pudieran ser realizados en este órgano (Mommsen & Korsgaard, 2008; Tocher, 2003). Puede ser esa la explicación de que el hígado de las hembras necesariamente tenga que ser mayor que el de los machos. Pérez *et al.* (2007) observaron la misma tendencia en el sargo común (*Diplodus sargus*), donde el hígado de las hembras aumentaba tanto en tamaño como en cantidad de lípidos en la época de puesta, mientras que el de los machos no registraba ningún cambio. Por otro lado, el exiguo porcentaje de carbohidratos hepáticos encontrado en la anchoa, sugiere que el componente glucídico del hígado juega un papel fundamentalmente estructural en esta especie. Sin embargo, Takahashi *et al.* (1991) encontraron que en el pez de roca *Sebastes taczanowskii* (un pez vivíparo) el glicógeno hepático sufrió un destacado agotamiento en la última fase de la gestación.

El peso del genital de las anchoas del mes de marzo fue el 10 % del de las de abril y mayo y no guardó ninguna correlación con el tamaño de la anchoa. Sin embargo, en los meses de abril y mayo sí se obtuvo una buena correlación entre el tamaño de la anchoa y el de su genital. Nuestros resultados concuerdan con los obtenidos por Zastrow *et al.* (1991) para la anchoa *A. mitchilli* en la Bahía de Chesapeake. La anchoa es una especie que desova siguiendo la estrategia de producción de múltiples lotes de huevos (Pecquerie *et al.*, 2009). La liberación de multitud de lotes puede considerarse como una forma de reproducción originariamente de *capital breeder* complementada con una estrategia de *income breeder*. Por otra parte, la distribución en lotes es una forma de “cubrir las apuestas”, siendo cada puesta una apuesta por reproducirse exitosamente. Sería la estrategia contraria a “poner todos los huevos en la misma cesta”. Cuando nos referimos a “cubrir las apuestas” nos estamos refiriendo a elegir un comportamiento reproductivo que “minimice las potenciales pérdidas”. Se puede perder toda la puesta por haber liberado los gametos en el sitio o el lugar inapropiado. Repartiendo la oviposición en diversas fracciones, el siguiente lote puede correr mejor suerte y llegar a término. Mezedjri *et al.* (2013) sugirieron 4 fases consecutivas en la reproducción de la anchoa: 1) una maduración lenta de los genitales que se da entre marzo y junio; 2) una intensa actividad sexual que se da en los meses más cálidos (junio-septiembre); 3) fase de declive que empieza en el mes de septiembre, durante la cual los genitales van decreciendo; y 4) fase de descanso, en la que los peces están sexualmente inactivos y que coincide con los meses más fríos (entre diciembre y febrero). Los datos obtenidos en este trabajo concuerdan con la primera fase citada por

Mezedjri *et al.* (2013), toda vez que en marzo el genital mostró un desarrollo rudimentario y su pequeño tamaño no guardó relación con el tamaño de la anchoa en ninguna de las dos edades estudiadas.

Por otra parte, el genital fue mayor en las hembras que en los machos. Así, en abril el genital de las hembras fue un 18 % más grande que el de los machos, y en mayo un 32 %, pero al ser la desviación estándar también mayor, no se obtuvieron diferencias estadísticamente significativas. Takahashi *et al.* (2001) mostraron que los genitales de las hembras de la anchoa *Engraulis japonicus* eran 14 veces más grandes que los de los machos. A la vista de genitales más grandes por parte de las hembras, se deduce que la inversión energética gonadal fue superior en las hembras que en los machos (Birkeland & Dayton, 2005; Domínguez-Petit & Saborido-Rey, 2010; Espínola *et al.*, 2014; Flath & Diana, 1985; Kaçar & Başhan, 2015; Nunes *et al.*, 2011; Tirelli *et al.*, 2006). Esta inversión energética es cerca del doble según Berg & Finstand (2008).

En los meses de abril y mayo la relación entre la MO total y la G-MO fue, sin distinción de sexo, isométrica en anchoas de edad 1 y fuertemente hiperalométrica en anchoas de edad 2, lo que vendría a indicar una mayor implicación en la reproducción de las anchoas más grandes de esa edad. Probablemente también contribuiría al elevado valor de esa pendiente, un menor esfuerzo reproductor que el que les correspondería por su tamaño en las anchoas más pequeñas, quizás porque aún debían derivar parte de la energía asimilada al crecimiento somático (Bromley, 2003; Flath & Diana, 1985; Kjesbu *et al.*, 1998; Kjesbu, 2009; Lambert & Dutil, 2000; Ramsay & Withames, 1996; Ware & Tanisichuk, 1989). Así mismo, los individuos más pequeños tienen menor cantidad de reservas de energía y pueden morir más fácilmente debido al estrés de la reproducción (Adams *et al.*, 1982; Albo-Puigserver *et al.*, 2017; Baali *et al.*, 2018; Flath & Diana, 1985; Lambert & Dutil, 2000; Oliver *et al.*, 1979; Saraux *et al.*, 2018) que los individuos más grandes de la misma edad; es decir, para las anchoas más jóvenes la época reproductiva, comporta más riesgos que para las anchoas de más edad o más grandes de la misma cohorte.

Por último, los datos estimados para una anchoa del mismo tamaño (SL=12.4 cm) revelaron que las anchoas de edad 2 tenían más MO tot que las de edad 1. Es decir, las células de las anchoas de más edad estaban más llenas de materia orgánica que las anchoas más jóvenes. Una vez tenido eso en cuenta, se vio que en marzo, cuando aún no había comenzado el rápido desarrollo del genital, las anchoas de edad 2 tenían menos M-MO pero más H-MO. Esa correlación negativa entre la M-MO y la H-MO podría estar indicando que, en el viaje de los componentes bioquímicos desde el músculo hasta el genital, el hígado podría estar actuando como estación intermedia, con funciones de transformación bioquímica de compuestos provenientes del músculo y transbordo metabólico de los productos transformados hacia rutas anabólicas del genital. Por otro lado, las de edad 2 tenían un 9.5 % más de G-MO en abril y un 1 % más en mayo que las de edad 1. La razón de esa diferencia de abril sería el hecho de que las anchoas de más edad habían empezado la época de reproducción antes que las más jóvenes y, por lo tanto, iban más adelantadas en el proceso de maduración del genital (Motos *et al.*, 1996; Sanz & Uriarte, 1989; Uriarte *et al.*, 1996). Sin embargo, para mayo, el genital de las anchoas de edad 1 ya habría llegado, o estaría próximo a alcanzar, el tamaño máximo alcanzable en las condiciones ambientales y tróficas de ese año, junto al hecho de que casi todas las anchoas adultas, excepto las escaqueadoras (*Escaquear: Eludir una tarea u obligación en común*), estarían en plena reproducción, lo que provocaría la práctica desaparición de la diferencia en las G-MO de las dos edades.

Las mayores cantidades de CH totales de las anchoas hembras en comparación con las de los

machos probablemente sería indicativa de que los machos están derivando más carbohidratos que las hembras a la fabricación de gametos, seguramente por la diferencia en la composición bioquímica de los gametos masculinos y femeninos. Parece que los carbohidratos son fundamentales para la motilidad de los espermatozoides (Atse *et al.*, 2002), por lo que su presencia en el esperma supondría el drenaje de este componente bioquímico desde las estructuras somáticas internas de la anchoa y su posterior exportación al medio externo. En consecuencia, era esperable una menor concentración de carbohidratos en los machos que en las hembras, dedicadas a la fabricación de inmóviles óvulos ricos en lípidos que, en un primer momento, ayudarán a flotar al óvulo y al cigoto y, más tarde, aportarán energía al embrión en desarrollo.

Una anchoa de la misma longitud 12.4 cm modelada para las cinco situaciones estudiadas, vale decir: anchoas de marzo de sexo indeterminado, anchoas de abril (machos y hembras), y anchoas de mayo (machos y hembras), y dos edades para cada una de ellas, en total 10 situaciones cuyos valores están tabuladas en la Tabla 7. Del análisis de esa Tabla cabe extraer una serie de patrones generales.

Las anchoas menos energéticas correspondieron al mes de marzo y las más energéticas al mes de abril, dándose en mayo la situación intermedia. Puede avanzarse como explicación que las condiciones alimentarias de marzo probablemente aún no eran lo suficientemente buenas como para posibilitar la completa recuperación de los perjuicios biológicos causados en los individuos por las condiciones adversas del invierno. En abril quizá las condiciones tróficas aún no fueran las óptimas, pero, en contrapartida, la reproducción, aún en el caso de que ya hubiera empezado a producirse en los individuos de mayor talla o edad, a nivel de población todavía no habría llegado a su apogeo, por lo que aún no se estaba produciendo el drenaje masivo de recursos orgánicos para su exportación fuera del individuo con motivo de la fecundación externa de las anchoas. En mayo las condiciones alimentarias probablemente ya eran, al menos, buenas, si no subóptimas, pero probablemente eran insuficientes para compensar las pérdidas ocasionadas por la freza, de tal manera que el estado de condición de las anchoas sería peor que en el mes anterior.

Los contenidos proteicos totales siguen fielmente el patrón antedicho. Mínimo contenido proteico en las anchoas de marzo y máximo en las de abril. En abril aún se seguiría en balance proteico positivo reuniendo recursos para el desarrollo somático y genital de la anchoa y en mayo ya se estarían liberando al medio externo. Excepto en marzo, en el resto de situaciones, las anchoas de edad 2 tenían más energía, proteínas, lípidos y carbohidratos que las anchoas jóvenes de edad 1. Por lo tanto, el contenido energético y proximal totales de las anchoas, al menos desde finales del invierno hasta pasada la primera mitad de la primavera, eran dependientes del mes en el que había sido pescada la anchoa. En lípidos, por el contrario, las anchoas de edad 2 siempre tenían menor contenido lipídico que las más jóvenes de edad 1, incluso en las pescadas en marzo. Una posible explicación sería que a esas alturas del año las anchoas estaban implicadas en una dinámica de crecimiento fundamentalmente por hiperplasia, con lo que sería la síntesis de tejido nuevo, rico en proteínas, y no la acumulación de lípidos por hipertrofia, la que tendría la prioridad metabólica.

Otro patrón bioquímico que se cumple en todas las situaciones es que para el mismo mes y edad, las anchoas hembras siempre tenían mayor contenido energético, de proteína y de carbohidratos que los correspondientes machos. Contrariamente, en idéntica situación de mismo mes y edad, las anchoas hembras siempre tenían un menor contenido lipídico total que los correspondientes machos, aunque ese descenso no era de la suficiente magnitud como para provocar que las hembras dejaran de ser siempre más energéticas que los machos. La mayor riqueza lipídica de los gametos femeninos, óvulos ricos en reservas lipídicas, frente a los

espermatozoides desprovistos de ellas, provocaría que el drenaje de lípidos de las hembras fuera mayor que el de los machos. La pérdida de lípidos como consecuencia de la reproducción sería más patente según aumentara la intensidad reproductiva. De ahí el descenso observado en el contenido lipídico total de las anchoas entre los meses de abril y mayo. En todo caso es digno de reseña el hecho de que, cualquiera que fuera el valor del contenido lipídico total de las anchoas modeladas, en todos los casos las hembras tenían unos 10 mg menos de lípidos.

Falk-Peterson *et al.* (1986) y Evans *et al.* (1996) observaron el hecho de que las hembras fuesen o no primerizas en la puesta influía en la cantidad de lípidos de los huevos de la platija atlántica (*Hippoglossus hippoglossus*). Así, la cantidad de lípidos que invertían en los huevos aumentaba con la edad, es decir, en las platijas más jóvenes la translocación de lípidos a los huevos se producía en menor grado que en las más viejas. Dado que la cantidad de lípido del huevo está directamente correlacionada con su calidad, si en la anchoa ocurriera lo mismo que en la platija, cabría deducir que los huevos procedentes de puestas de hembras de más edad serían de una calidad superior a los de las puestas de las anchoas que se reproducen por primera vez. De lo cual podría inferirse que, en circunstancias ambientales equivalentes, las larvas eclosionadas de los huevos de las hembras más maduras tendrían una tasa de supervivencia superior a la de las larvas originadas de huevos de anchoas primerizas (Adams, 1999; Barneche *et al.*, 2018; Birkeland & Dayton, 2005; Domínguez-Petit & Saborito-Rey, 2010; Nunes *et al.*, 2011). Finalmente, la menor cantidad de lípidos de los machos de edad 2 estaría relacionada con un mayor esfuerzo reproductor de las más viejas, es decir, el gasto interno generado por la necesidad de producir energía en la reproducción junto con la inversión de los lípidos en la producción de espermatozoides serían la razón de esa menor cantidad de lípidos de los machos de edad 2 en comparación con los machos de edad 1.

## **2.5 Conclusiones**

- Al comienzo de la época de reproducción las anchoas más pequeñas de una misma cohorte y que aun son sexualmente inmaduras, todavía siguen dedicando recursos al crecimiento somático, mientras que las más grandes ya están empezando a prepararse para la época de puesta, asignando energía al desarrollo de los genitales a expensas del crecimiento somático y el almacenamiento de energía.
- Durante este mismo período, las proteínas musculares y los lípidos hepáticos están siendo exportados, seguramente al genital, ya que el crecimiento y la maduración del aparato reproductor son unos de los procesos de mayor demanda energética. Las cantidades exportadas son mayores en las anchoas de edad 2, lo que sugiere que el hígado de las anchoas de más edad tiene mayor capacidad metabólica para procesar los lípidos.
- La pérdida de los lípidos del genital de las anchoas de edad 1 indicaría que, ni los lípidos importados de las reservas de los tejidos somáticos, ni los adquiridos a través del alimento, son suficientes para satisfacer las demandas lipídicas de dicho órgano.
- La inversión en la reproducción es mínima y similar en ambos sexos al finalizar el invierno; sin embargo, las diferencias se hacen notorias en la época de formación del genital y la freza, observándose que el hígado de las hembras es entre 3 y 4 veces mayor y el genital entre un 18 % (en abril) y un 32 % (en mayo) mayor que el de los machos.
- La diferencia, sin distinción de sexo, entre ambas edades de la relación entre la materia orgánica total y la materia orgánica del genital en los meses de abril y mayo, indican diferencias en la implicación reproductiva. Así, las anchoas de más edad y más grandes hacen un mayor esfuerzo que las anchoas más pequeñas, quizás porque las pequeñas aún deben invertir parte de la energía asimilada en el crecimiento somático.

- En los datos estimados para una anchoa del mismo tamaño (SL=12.4 cm), de los tres meses analizados, los contenidos energético, proteico y glucídico totales más bajos se encontraron en el mes de marzo y los más elevados en abril.
- Exceptuando el mes de marzo, en condiciones idénticas de mes y edad, las anchoas (SL=12.4 cm) de edad 2 siempre mostraron valores más altos de contenidos energético, proteico y glucídico totales que las anchoas de edad 1.
- En todas las situaciones los datos estimados para una anchoa del mismo tamaño (SL=12.4 cm), en condiciones idénticas de mes y edad, los contenidos lipídicos de las hembras siempre fueron más bajos que los correspondientes a los machos.

## **2.6 Bibliografía**

- Abad, R. & A. Giráldez (1992). Reproducción, factor de condición y talla de primera madurez de la sardina, *Sardina pilchardus* (Walb.), del litoral de Málaga, mar de Alborán (1989 a 1992). *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, **8(2)**: 145–155.
- Adams, S.M., R. B. McLean & J.A. Parrott (1982). Energy Partitioning in Largemouth Bass under Conditions of Seasonally Fluctuating Prey Availability. *Transactions of the American Fisheries Society*, **11**: 549–558.
- Adams, S.M. (1999). Ecological Role of Lipids in the Health and Success of Fish Populations, Chapter 7, pp. 132-160. *In: Lipids in Freshwater Ecosystems*. 319 pp. M. T. Arts & B. C. Wainman (Eds.) Springer Science+ Business Media New York, USA.
- Albo-Puigserver, M., A. Muñoz, J. Navarro, M. Coll, H. Pethybridge, S. Sánchez & I. Palomera (2017). Ecological energetics of forage fish from the Mediterranean Sea: Seasonal dynamics and interspecific differences. *Deep-Sea Research II*, **140**: 74–82.
- Arim, M., F. Bozinovic & P. A. Marquet (2007). On the relationship between trophic position, body mass and temperature: reformulating the energy limitation hypothesis. *Oikos*, **116**: 1524–1530.
- Arrhenius, F. (1998). Food intake and seasonal changes in energy content of young Baltic Sea sprat (*Sprattus sprattus* L.). *ICES Journal of Marine Science*, **55**: 319–324.
- Baali, A., H. Bourassi, S. Falah, W. Abderrazik, I. El Qoraychy, K. Amenzoui & A. Yahyaoui (2017). Study of reproduction of anchovy *Engraulis encrasicolus* (Actionpterygii, Engraulidae) in the central area of the Moroccan Atlantic coast. *Journal of Materials and Environmental Sciences*, **8(12)**: 4467–4474.
- Bacha, M., A. Moali, N.E. Benmansour, J.M. Brylinski, K. Mahé & R. Amara (2010). Relationships between age, growth, diet and environmental parameters for anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) in the Bay of Bénisaf (SW Mediterranean, west Algerian coast). *Cybium*, **34(1)**: 47–57.
- Bas, C. & E. Morales (1954). Algunos datos para el estudio de la biología de la anchoa *Engraulis encrasicolus* L., de la Costa Brava. *Publicaciones del Instituto de Biología Aplicada*, **XVI**: 53–68.
- Barneche, D.R., D.R. Robertson, C.R. White & D.J. Marshall (2018). Fish reproductive-energy output increases disproportionately with body size. *Science*, **360**: 642–645.

- Berkeley, S.A., M.A. Hixon, R. Larson & M.S. Love (2004) Fisheries sustainability via protection of age structure and spatial distribution of fish populations. *Fisheries*, **29**:23–32.
- Berg, O.K. & A.G. Finstad (2008). Energetic trade-offs in reproduction: Cost-Benefit considerations and plasticity, Chapter 10, pp. 351-375. *In: Fish Reproduction*. 629 pp. M.J. Rocha, A. Arukwe & B.G. Kapoor (Eds.) Science Publishers, Enfield, USA.
- Birkeland, C. & P.K. Dayton (2005). The importance in fishery management of leaving the big ones. *Trends in Ecology & Evolution*, **20(7)**: 356–358.
- Booth, D.J. & J.A. Keast (1986). Growth energy partitioning by juvenile bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus* Rafinesque. *Journal of Fish Biology*, **28**: 37-45.
- Brandt, S.B. & K.J. Hartman (1993). Innovative approaches with bioenergetics models: future applications to fish ecology and management. *Transactions of the American Fisheries Society*, **122**: 731–735.
- Brett, J.R. & T.D.D. Groves (1979). Physiological energetics, Chapter 6, 279-352 pp. *In: Fish Physiology Vol VIII. Bioenergetics and Growth*. 786 pp. W.S. Hoar, D.J. Randall & J.R. Brett (Eds.) Academic Press, New York, USA.
- Bromley, P.J. (2003). The use of market sampling to generate maturity ogives and to investigate growth, sexual dimorphism and reproductive strategy in central and south-western North Sea sole (*Solea solea* L.). *ICES Journal of Marine Sciences*, **60**: 52–65.
- Brosset, P., B. Le Bourg, D. Costalago, D. Bănar, E. Van Beveren, J.-H. Bourdeix, J.-M. Fromentin, F. Ménard & C. Sarau (2016a). Linking small pelagic dietary shifts with ecosystem changes in the Gulf of Lions. *Marine Ecology Progress Series*, **554**: 157–171.
- Brosset, P., J. Lloret, M. Muñoz, C. Fauvel, E. Van Beveren, V. Marques, J.M. Fromentin, F. Ménard & C. Sarau (2016b). Body reserves mediate trade-offs between life-history traits: new insights from small pelagic fish reproduction. *Royal Society Open Science*, **3(10)**: 160202.
- Bulow, F.J., C.B. Coburn Jr. & C.S. Cobb (1978). Comparison of two bluegill populations by means of the RNA-DNA ratio and liver-somatic index. *Transactions of the American Fisheries Society*, **107**: 799–803.
- Calow, P. (1985). Adaptive aspects of energy allocation, Chapter 1, pp. 1-31. *In: Fish Energetics: new perspectives*. 349 pp. P. Tytler & P. Calow (Eds.) Croom Helm, Sydney.
- Cejas, J.R., E. Almansa, J.E. Villamandos, P. Badía, A. Bolaños & A. Lorenzo (2003). Lipid and fatty acid composition of ovaries from wild fish and ovaries and eggs from captive fish of white sea bream (*Diplodus sargus*). *Aquaculture*, **216**: 299–313.
- Cejas, J.R., E. Almansa, S. Jerez, A. Bolaños, M. Samper & A. Lorenzo (2004). Lipid and fatty acid composition of muscle and liver from wild and captive mature female broodstocks of white sea bream, *Diplodus sargus*. *Comparative Biochemistry and Physiology - Part B*, **138**: 91–102.
- Chambers, R.C. & W.C. Leggett (1996). Maternal influences on variation in egg sizes in temperate marine fishes. *American Zoologist*, **36**: 180–196.

- Chellappa, S., E.A. Huntingford, R.H.C. Strang, & R. Y. Thompson (1989). Annual variation in energy reserves in male three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. (Pisces, Gasterosteidae). *Journal of Fish Biology*, **35**: 275–286.
- Ciannelli, L., A.J. Paul & R. D. Brodeur (2002). Regional, interannual and size-related variation of age 0 year walleye pollock whole body energy content around the Pribilof Islands, Bering Sea. *Journal of Fish Biology*, **60**: 1267–1279.
- Craig, J.F. (1977). The body composition of adult perch, *Perca fluviatilis*, in Windermere, with reference to seasonal changes and reproduction. *Journal of Animal Ecology*, **46**: 617–632.
- Cushing, D.H. (1975). *Marine ecology and fisheries*. Cambridge University Press. Londres, UK.
- Dąbrowski, K.R. (1982). Seasonal changes in the chemical composition of fish body and nutritional value of the muscle of the pollan (*Coregonus pollan*) from Lough Neagh, Northern Ireland. *Hydrobiologia*, **87**: 121–141.
- Danylchuk, A.J. & M.G. Fox (1994). Age and size-dependent variation in the seasonal timing and probability of reproduction among mature female pumpkinseed, *Lepomis gibbosus*. *Environmental Biology of Fishes*, **39**: 119–127.
- Diana, J.S. & W.C. McKay (1979). Timing and magnitude of energy deposition and loss in the body, liver, and gonads of northern pike (*Esox lucius*). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **36**: 481–487.
- Dutil, J.D. (1986). Energetic constraints and spawning interval in the anadromous Arctic charr (*Salvelinus alpinus*). *Copeia*, **1986(4)**: 945–955.
- Elliott, J. (1976). Body composition of brown trout (*Salmo trutta* L.) in relation to temperature and ration size. *Journal of Animal Ecology*, **45(1)**: 273–289.
- Domínguez-Petit, R. & F. Saborido-Rey (2010). New bioenergetic perspective of European hake (*Merluccius merluccius* L.) reproductive ecology. *Fisheries Research*, **104**: 83–88.
- Espínola, L.A., E.C. dos Santos Dourado & E. Benedito (2014). Difference in reproduction energy content in muscles on fish from reservoirs in Paraná State, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, **12(4)**: 783–794.
- Evans, R.P., C.C. Parrish, J.A. Brown & P.J. Davis (1996). Biochemical composition of eggs from repeat and first-time spawning captive Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*). *Aquaculture*, **139**: 139–149.
- Falk-Petersen, S., I.B. Falk-Petersen, J.R. Sargent & T. Haug (1986). Lipid class and fatty acid composition of eggs from the Atlantic Halibut (*Hippoglossus hippoglossus*). *Aquaculture*, **52**: 207–211.
- Ferrer-Maza, D., J. Lloret, M. Muñoz, E. Faliex, S. Vila & P. Sasal (2016). Links between parasitism, energy reserves and fecundity of European anchovy, *Engraulis encrasicolus*, in the northwestern Mediterranean Sea. *Conservation Physiology*, **4(1)**: cov069

- Fitzhugh, G.R., M.J. Wuenschel & R.S. McBride (2010). Evaluation of bioelectrical impedance analysis (BIA) to measure condition and energy allocated to reproduction in marine fishes. *Journal of Physics: Conference Series*, **224**: 012137.
- Flath, L.E. & J.S. Diana (1985). Seasonal Energy Dynamics of the Alewife in Southeastern Lake Michigan. *Transaction of the American Fisheries Society*, **114**: 328–337.
- Foltz, J.W. & C.R. Norden. (1977). Seasonal Changes in Food Consumption and Energy Content of Smelt (*Osmerus mordax*) in Lake Michigan. *Transaction of the American Fisheries Society*, **106**(3): 230–234.
- Fulton, T.W. (1904). The rate of growth of fishes. *20th Annual Report of the Fishery Board for Scotland*, **3**: 141-241.
- Ganias, K., S. Somarakis & C. Nunes (2014). Reproductive potential, Chapter 3, pp 79-121. *In: Biology and Ecology of Sardines and Anchovies*. 382 pp. K. Ganias (Ed.) CRC Press, Taylor & Francis Group. Boca Raton, FL, USA
- Garrido, S., R. Rosa, R. Ben-Hamadou, M.E. Cunha, M.A. Chícharo & C.D. van der Lingen (2007). Effect of maternal fat reserves on the fatty acid composition of sardine (*Sardina pilchardus*) oocytes. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part B*, **148**: 398–409.
- Garrido, S., R. Rossa, R. Ben-Hamadou, M.E. Cunha, M.A. Chícharo & C.D. van der Lingen (2008). Spatio-temporal variability in fatty acid trophic biomarkers in stomach contents and muscle of Iberian sardine (*Sardina pilchardusk*) and its relationship with spawning. *Marine Biology*, **154**: 1053–1065.
- Garrido, S., R. Ben-Hamadou, A.M.P. Santos, S. Ferreira, M.A. Teodósio, U. Cotano, X. Irigoien, M.A. Peck, E. Saiz & P. Ré (2015). Born small, die young: Intrinsic, size-selective mortality in marine larval fish. *Scientific Reports*, **5**: 17065.
- Gatti, P., P. Petitgas & M. Huret (2017). Comparing biological traits of anchovy and sardine in the Bay of Biscay: a modelling approach with the Dynamic Energy Budget. *Ecological Modelling*, **348**: 93–109.
- Gatti, P., L. Cominassi, E. Duhamel, P. Grellier, H. Le Delliou, S. Le Mestre, P. Petitgas, M. Rabiller, J. Spitz, M. Huret (2018). Bioenergetic condition of anchovy and sardine in the Bay of Biscay and English Channel. *Progress in Oceanography*, **166**: 129–138.
- Giese, A.C. (1967). Some methods for the study of the biochemical constitutions of marine invertebrates. *Oceanography and Marine Biology - An Annual Review*, **5**: 159–186.
- Guevara Fletcher, C.E. (2011). Variación del tamaño de los huevos en la anchoa Europea (*Engraulis encrasicolus* Linnaeus, 1758) en el Golfo de Vizcaya. Trabajo de Fin de Master, UPV/EHU.
- Hardy, R. & J. Keay (1972). Seasonal variations in the chemical composition of Cornish mackerel, *Scomber scombrus* (L.), with detailed reference to lipids. *Journal of Food Technology*, **7**: 125–137.
- Hartman, K.J. & S.B. Brant (1995). Estimating Energy Density of Fish. *Transaction of the American Fisheries Society*, **124**: 347–155.

- Hay, D.E., J.R. Brett, E. Bilinski, D.T. Smith, E.M. Donaldson, G.A. Hunter & A.V. Sslmie (1988). Experiments Impoundments of Prespawning Pacific Herring (*Clupea harengus pallasfi*) Effects of Feeding and Density on Maturation, Growth, and Proximate Analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **45**: 388–398.
- Henderson, R.J. & S.M. Almatar (1989). Seasonal changes in the lipid composition of herring (*clupea harengus*) in relation to gonad maturation. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **69**: 323–334.
- Hendry, A.P., O.K. Berg & T.P. Quinn (2001). Breeding location choice in salmon: causes (habitat, competition, body size, energy stores) and consequences (life span, energy stores). *Oikos*, **93**: 407–418.
- Hirshfield, M.F. (1980). An experimental analysis of reproductive effort and cost in Japanese medaka, *Oryzias latipes*. *Ecology*, **61**: 282–292.
- Huret, M., K. Tsiaras, U. Daewel, M.D. Skogen, P. Gatti, P. Petitgas & S. Somarakis (2018). Variation in life-history traits of European anchovy along a latitudinal gradient: a bioenergetics modelling approach. *Marine Ecology Progress series*, **617**: 95–112.
- Ishii, K. & K. Yamamoto (1970). Sexual differences of the liver cells in the goldfish, *Carassius auratus* L. *Bulletin of the Faculty of Fisheries Hokkaido University*, **21(3)**: 161–167.
- Jonsson, N, B. Jonsson & L.P. Hansen (1991). Energetic cost of spawning in male and female Atlantic salmon *Salmo salar* (L.). *Journal of Fish Biology*, **39**: 739–744.
- Jonsson, N. & B. Jonsson (1997). Energy allocation in polymorphic Brown Trout. *Functional Ecology*, **11**: 310–317.
- Kaçar, S. & M. Bashan (2015). Seasonal Variations in the Fatty Acid Composition of Phospholipid and Triacylglycerol in Gonad and Liver of Mastacembelus simack. *Journal of the American Oil Chemists' Society*, **92**: 1313–1320.
- Kaitaranta, J.K. & R.G. Ackman (1981). Total lipids and lipid classes of fish roe. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **69(4)**: 725–729.
- Kaspari, M., L. Alonso & S. O'Donnell (2000). Three energy variables predict ant abundance at a geographical scale. *Proceedings of the Royal Society*, **267**: 485–489.
- Kelso, J.R.M. (1973). Seasonal energy change in walleye and their diet in West Blue Lake, Manitoba. *Transactions of the American Fisheries Society*, **102**: 363–368.
- Kennedy, J., A.C. Gundersen & J. Boje (2009). When to count your eggs: Is fecundity in Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides* W.) down-regulated? *Fisheries Research*, **100**: 260–265.
- Kjesbu, O.S., P.R. Witthames, P. Solemdal & M. Greer Walker (1998). Temporal variations in the fecundity of Arcto-Norwegian con (*Gadus morhua*) in response to natural changes in food and temperature. *Journal of Sea Research*, **40**: 303–321.
- Kjesbu, O.S. (2009). Applied fish reproductive biology: contribution of individual reproductive potential to recruitment and fisheries managemen, Chapter 8, pp. 293-332. *In: Fish*

- reproductive biology. 429 pp. T. Jakobsen, M.J. Fogarty, B.A. Megrey & E. Moksness (Eds.). Blackwell Publishing Ltd, West Sussex, United Kingdom.
- Kooijman, S.A.L.M. (2000). Energetics and models, Chapter 1, pp. 1-18. *In: Dynamic Energy and Mass Budgets in Biological Systems*, 2nd edn. 426 pp. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Koops, M.A., J.A. Hutchings & T.M. McIntyre (2004). Testing hypotheses about fecundity, body size and maternal condition in fishes. *Fish and Fisheries*, **5**: 120–130.
- Lambert, T.C. (1987). Duration and intensity of spawning in herring as related to the age structure of the mature population. *Marine Ecology Progress Series*, **39**: 209–220.
- Lambert, Y. & J.J. Dodson (1990). Freshwater migration as a determinant factor in the somatic cost of reproduction of two anadromous coregonines of James Bay. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, **47**: 318–334.
- Lambert, Y. & J.-D. Dutil (1997a). Can simple condition indices be used to monitor and quantify seasonal changes in the energy reserves of Atlantic cod (*Gadus morhua*)? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, **54**(1): 104–112.
- Lambert, Y. & J.-D. Dutil (1997b). Condition and energy reserves of Atlantic cod (*Gadus morhua*) during the collapse of the northern Gulf of St. Lawrence stock. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, **54**: 2388–2400.
- Lambert, Y. & J.-D. Dutil (2000). Energetic consequences of reproduction in Atlantic cod (*Gadus morhua*) in relation to spawning level of somatic energy reserves. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **57**: 815–825.
- Lloret, J., G. Shulman & R.M. Love (2014). Physiological and biochemical condition indicators: their relevance in fish metabolism, Chapter 2, pp. 17-41. *In: Condition and Health Indicators of Exploited Marine Fishes*. 262 pp. Wiley-Blackwell, Chichester, UK.
- Longhurst, A. (2002) Murphy's law revisited: Longevity as a factor in recruitment to fish populations. *Fisheries Research*, **56**:125–131.
- Love, R.M. (1970). The life cycle, Chapter 2, pp. 60-129. *In: The chemical biology of fishes: With a key to the chemical literature*. 547 pp. Academic Press, New York.
- Lucio, P. & A. Uriarte (1990). Aspects of the reproductive biology of the anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.1758) during 1987 and 1988 in the Bay of Biscay. ICES: C.M. 1990/H:27, 18p.
- Mackinnon, J.C. (1972). Summer storage of energy and its use for winter metabolism and gonad maturation in American plaice (*Hippoglossoides platessoides* Iso). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **29**: 1749–1759.
- Maddock, D.M. & M.P.M. Burton (1994): Some effects of starvation on the lipid and skeletal muscle layers of the winter flounder, *Pleuronectes americanus*. *Canadian Journal of Zoology*, **72**: 1672–1679.
- McCue, M.D. (2010). Starvation physiology: reviewing the different strategies animals use to survive a common challenge. *Comparative Biochemistry and Physiology - Part A: Molecular & Integrative Physiology*, **156**: 1–18.

- Medford, B.A. & W.C. Mackay (1978). Protein and lipid content of gonads, liver and muscle of northern pike (*Esox lucius*) in relation to gonad growth. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **35**: 213–219.
- Meffe, G.K. & F.F. Snelson Jr. (1993). Annual lipid cycle in eastern mosquitofish (*Gambusia holbrooki*: Poeciliidae) from South Carolina. *Copeia*, **1993**: 596–604.
- Merayo, C.R. (1996) Seasonal changes in the biochemical composition of the muscle and liver of bib (*Trisopterus luscus* L.) (Pisces, Gadidae) from the Cantabrian Sea (N Spain). *Scientia Marina*, **60(4)**: 489–495.
- Mezedjri, L., A. Kerfouf & A. Tahar (2013). Reproductive cycle of the European anchovy *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758) (Clupeiformes Engraulidae) in the gulf of Skikda (Algerian East coasts). *Biodiversity Journal*, **4(2)**: 269–274.
- Millan, M. (1999). Reproductive characteristics and condition status of anchovy *Engraulis encrasicolus* L. from the Bay of Cadiz (SW Spain). *Fisheries Research*, **41**: 73–86.
- Mommsen, T.P. & B. Korsgaard (2008). Vitellogenesis, Chapter 4, pp. 113-170. *In*: Fish Reproduction. 629 pp. M.J. Rocha, A. Arukwe & B.G. Kapoor (Eds.) Science Publishers, Enfield, USA.
- Motos, L., A. Uriarte & V. Valencia (1996). The spawning environment of the Bay of Biskay anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.). *Scientia Marina*, **60(2)**: 117–140.
- Newsome, G.E. & G. Leduc (1975). Seasonal Changes of Fat Content in the Yellow Perch (*Percaflavescens*) of Two Laurentian Lakes. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **32 (11)**: 2214–2221.
- Noguchi, E. & M. Bito (1953). On the Seasonal Variations of the Liver Weight and Oil Content of the Mackerel. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, **19(4)**: 525–529.
- Nunes, C., A. Silva, V. Marques & K. Ganias (2011). Integración de la talla, condición y demografía poblacional en la estimación de la fecundidad anual de la sardina iberoatlántica. *Ciencias Marinas*, **37(4B)**: 565–584.
- Oliver, J.D., G.F. Holeton & K.E. Chua (1979). Overwinter Mortality of Fingerling Smallmouth Bass in Relation to Size, Relative Energy Stores and Environmental Temperature. *Transactions of the American Fisheries Society*, **108**: 130–136.
- Pandian, T.J. & E. Vivekanandan (1985). Energetics of feeding and digestion, Chapter 4, 99-124 pp. *In*: Fish Energetics: news perspectives. 349 pp. Tytler P. & P. Calow (Eds.) Croom Helm, Sydney Berg & Bremset.
- Paul, A.J., J.M. Paul & E. D. Brown (1998a). Fall and spring somatic energy content for Alaskan Pacific herring (*Clupea pallasii* Valenciennes 1847) relative to age, size and sex. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **223**: 133–142.
- Paul, A.J., J.M. Paul & Smith, R. L. (1998b). Seasonal changes in whole-body energy content and estimated consumption rates of age 0 walleye pollock from Prince William Sound, Alaska. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **47**: 251–259.

- Paul, A.J. & J.M. Paul (1999). Interannual and regional variations in body length, weight and energy content of age-0 Pacific herring from Prince William Sound, Alaska. *Journal of Fish Biology*, **54**: 996–1001.
- Pecquerie, L. (2007). Bioenergetic modelling of the growth, development and reproduction of a small pelagic fish: the Bay of Biscay anchovy. Tesis Doctoral, Agrocampus Ouest (Francia)
- Pecquerie, L., P. Petitgas & S.A.L.M. Kooijman (2009). Modeling fish growth and reproduction in the context of the Dynamic Energy Budget theory to predict environmental impact on anchovy spawning duration. *Journal of Sea Research*, **62**: 93–105.
- Pedersen, J. & J.R.G. Hislop (2001). Seasonal variations in the energy density of fishes in the North Sea. *Journal of Fish Biology*, **59**: 380–389.
- Pérez, M.J., C. Rodríguez, J.R. Cejas, M.V. Martín, S. Jerez & A. Lorenzo (2007). Lipid and fatty acid content in wild White seabream (*Diplodus sargus*) broodstock at different stages of the reproductive cycle. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **146**: 187–196.
- Post, J.R. & E.A. Parkinson (2001). Energy allocation strategy in young fish: allometry and survival. *Ecology*, **82**(4): 1040–1051.
- Potapova, O. I. & V.F. Titova (1977). Data of fat content in whitefish in some Karelia lakes, pp. 187–192. In: Metabolism and biochemistry of fishes. 515 pp. G.S. Karzinkin (Eds.) Indian National Scientific Documentation Centre, New Delhi, India.
- Pradhan, S.C., A.K. Patra & A. Pal (2015). Seasonal analysis of the biochemical composition of muscle and liver of *Catla catla* in a tropical climate of India. *Comparative Clinical Pathology*, **24**(3): 593–603.
- Ramsay, K. & P. Withames (1996). Using oocyte size to assess seasonal ovarian development in *Solea solea* (L.). *Journal of Sea Research*, **34**(3/4): 275–283.
- Rijnsdorp, A.D. (1990). The mechanism of energy allocation over reproduction and somatic growth in female North Sea plaice, *Pleuronectes platessa* L. *Netherlands Journal of Sea Research*, **25**: 279–290.
- Roff, D.A. (1982). Reproductive strategies in flatfish: a first synthesis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **39**: 1686–1698.
- Rosa, R., L. Gonzalez, B.R. Broitman, S. Garrido, A.M.P. Santos & M.L. Nunes (2010). Bioenergetics of small pelagic fishes in upwelling systems: relationship between fish condition, coastal ecosystem dynamics and fisheries. *Marine Ecology Progress Series*, **410**: 205–218.
- Sabatés, A., S. Rossi & E. Reyes (2003). Lipid content in the early life stages of three mesopelagic fishes. *Journal of Fish Biology*, **63**: 881–891.
- Sanz, A. & A. Uriarte (1989). Reproductive cycle and batch fecundity of the bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in 1987. *CalCOFI Report*, **30**: 127–135.
- Saraux, C., E. Van Beveren, P. Brosset, Q. Queiros, J.H. Bourdeix, G. Dutto, E. Gasset, C. Jac, S. Bonhommeau & J.M. Fromentin (2019). Small pelagic fish dynamics: A review of mechanisms in the Gulf of Lions. *Deep-Sea Research Part II*, **159**: 52–61.

- Sargent, J.R., J.G. Bell, M.V. Bell, R.J. Henderson & D.R. Tocher (1995). Requirement criteria for essential fatty acids. *Journal of Applied Ichthyology*, **11(3-4)**: 183–198.
- Skjæraasen, J.E., R.D.M. Nash, K. Korsbrekke, M. Fonn, T. Nilsen, J. Kennedy, K.H. Nedreaas, A. Thorsen, P.R. Witthames, A.J. Geffen, H. Høie & O.S. Kjesbu (2012). Frequent skipped spawning in the world's largest cod population. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **109**: 8995–8999
- Shulman, G.E. (1974). *Life cycles of fish: Physiology and Biochemistry*. 266 pp. John Wiley and Sons (Eds.), New York, USA.
- Shulman, G.E. & R.M. Love (1999). The Metabolic Basis of Productivity and the Balance of Substance and Energy, Chapter 5, pp. 139-204. *In: Advances in Marine Biology*, Vol. 36. pp. 351. A.J. Southward, P.A. Tyler & C.M. Young (Eds.), London, UK.
- Soofiani, N.M. & A.D. Hawkins (1985). Field Studies of Energy Budgets, Chapter 11, pp. 283-308. *In: Fish Energetics: new perspectives*. 349 pp. P. Tytler & P. Calow (Eds.). Croom Helm, Sydney
- Somarakis, S., E. Schismenou, A. Siapatis, M. Giannoulaki, A. Kallianiotis & A. Machias (2012). High variability in the Daily Egg Production Method parameters of an eastern Mediterranean anchovy stock: Influence of environmental factors, fish condition and population density. *Fisheries Research*, **117–118**: 12–21.
- Spitz, J., E. Mouroucq, V. Schoen & V. Ridoux (2010). Proximate composition and energy content of forage species from the Bay of Biscay: high- or low-quality food? *ICES Journal of Marine Science*, **67**: 909–915.
- Svedäng, H. (1991). Effects of food quality on maturation rate in Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.). *Journal of Fish Biology*, **39**: 495–504.
- Takahashi, H., K. Takano & A. Takemura (1991). Reproductive cycles of *Sebastes taczanowskii*, compared with those of other rockfishes of the genus *Sebastes*. *Environmental Biology of Fishes*, **30**: 23-29.
- Takahashi, A., M. Kuroki, Y. Niizuma, A. Kato, S. Saitoh & Y. Watanuki (2001). Importance of the Japanese anchovy (*Engraulis japonicus*) to breeding rhinoceros auklets (*Cerorhinca monocerata*) on Teuri Island, Sea of Japan. *Marine Biology*, **139**: 361-371.
- Thompson, M.H. (1966). Proximate composition of Gulf of Mexico industrial fish, pp. 29-67. *In: Fishery industrial research*. 68 pp. F.B. Sanford, L. Baldwin & M.S. Fukuyama (Eds.) United States Department of the Interior, Seattle, Washington.
- Thompson, J.M., E.P. Bergersen, C.A. Carlson & L.R. Kaeding (1991). Role of Size, Condition, and Lipid Content in the Overwinter Survival of Age -0 Colorado Squawfish. *Transactions of the American Fisheries Society*, **120**: 346–353.
- Tocher, D.R. (2003). Metabolism and functions of lipids and fatty acids in teleost fish. *Reviews in Fisheries Science*, **11**: 107–184.

- Tirelli, V., D. Borme, F. Tulli, M. Cigar, S. Fonda Umani & S.B. Brandt (2006). Energy density of anchovy *Engraulis encrasicolus* L. in the Adriatic Sea. *Journal of Fish Biology*, **68**: 982–989.
- Travis, D.R. (1966). Proximate composition of Lake Michigan alewife (*Alosa pseudoharengus*), pp. 1-4. *In*: Fishery industrial research. 68 pp. F.B. Sanford, L. Baldwin & M.S. Fukuyama (Eds.) United States Department of the Interior, Seattle, Washington.
- Tyler, A.V. & R.W. Dunn (1976). Ration, growth, and measures of somatic and organ condition in relation to meal frequency in winter flounder, *Pseudopleuronectes americanus*, with hypotheses regarding population homeostasis. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **33**: 63–75.
- Venugopal, V. & F. Shahidi (1996). Structure and composition of fish muscle. *Food Reviews International*, **12(2)**: 175–197.
- Wang, S.B. & E.D. Houde (1994). Energy storage and dynamics in bay anchovy *Anchoa mitchilli*. *Marine Biology*, **121**: 219–227.
- Ware, D.M. & R.W. Tanasichuk (1989). Biological Basis of Maturation and Spawning Waves in Pacific Herring (*Clupea harengus pallasii*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **46**: 1776–1784.
- Wiegand, M.D. (1996). Composition, accumulation and utilization of yolk lipids in teleost fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **6**: 259–286.
- Zastrow, E., E.D. Houde & L. G. (1991).Morin. Spawning, fecundity, hatch-date frequency and young-of-the-year growth of bay anchovy *Anchoa mitchilli* in mid-Chesapeake Bay. *Marine Ecology Progress Series*, **73**: 161–171.

## Capítulo 3: Variabilidad interanual preinvernal de la composición bioquímica en la población de anchoa del Golfo de Bizkaia

### 3.1 Introducción

El conocimiento de la dinámica de las poblaciones de una especie explotada, como es el caso de la anchoa europea (*Engraulis encrasicolus*), es clave para comprender su funcionamiento y, así, poder diseñar una adecuada política de gestión científica del recurso pesquero.

Los peces pelágicos pequeños, como es el caso de la especie que nos ocupa, son ampliamente conocidos por su papel en la transferencia de energía de los productores primarios y secundarios a los principales depredadores de la red trófica (Bănaru *et al.*, 2013; Cury *et al.*, 2000; Saraux *et al.*, 2019), así como por sus rápidas e importantes fluctuaciones en el tamaño de sus poblaciones, variaciones estas que se dan muy rápidamente, es decir, en un lapso temporal de unos pocos años. En consecuencia, los desembarques de estos peces pueden caer de miles o millones de toneladas a casi nada en cuestión de pocos años (Lluch-Belda *et al.*, 1989). Esa variación poblacional es en gran medida el resultado de los cambios en el reclutamiento (Rose & Cowan, 2003), definido como la cantidad de ejemplares de una cohorte anual que se añaden cada año al grupo de los adultos (Cowan & Shaw, 2002), siendo particularmente importante en las especies de vida corta como la anchoa. La variabilidad en el reclutamiento se debe a la variabilidad de los numerosos factores que operan en las etapas iniciales y de reclutamiento de los peces. La “Hipótesis del Período Crítico o trofodinámica” y la subsiguiente denominada “Hipótesis de la Deriva Aberrante” fueron propuestas por el investigador noruego Johan Hjort en el primer cuarto del siglo XX para explicar la variabilidad del reclutamiento. Posteriormente se fueron añadiendo multitud de variables: hidrografía, retención zonal de larvas, tasas de crecimiento larvario, depredación natural y explotación humana del recurso, temperatura del agua, viento y agitación de las aguas, tamaño de la población y amplitud de su estructura de edades, efecto materno, etc (Berkeley *et al.*, 2004; Ohlberger & Langangen, 2015; Stige *et al.*, 2017).

Numerosos modelos estadísticos y descriptivos basados en datos aportados por todos estos factores han permitido explicar correctamente el reclutamiento observado. Sin embargo, entender o explicar a posteriori un acontecimiento biológico es una cosa y otra bien diferente efectuar predicciones sobre el éxito reproductor de una especie determinada en una temporada dada. Con mucha frecuencia, las predicciones yerran, lo cual es debido a que las correlaciones entre las variables ambientales no se mantienen a lo largo del tiempo y, en consecuencia, las fuerzas que controlan el reclutamiento también.

Según afirmó Houde (2008) “Resolver el *Problema del Reclutamiento* fue el Santo Grial de la ciencia pesquera a finales del siglo XX, pero, visto en retrospectiva, considerar la variabilidad en el reclutamiento como un problema a resolver fue erróneo”. Hoy en día, tratar de “comprender las causas de la variabilidad del reclutamiento es un objetivo deseable; *resolver el problema* puede ser un objetivo poco realista”.

En el caso de la anchoa del Golfo de Bizkaia el reclutamiento es un proceso crucial, puesto que se sabe que las anchoas reclutadas anualmente representan un 70-80% de la biomasa total y por tanto regula casi totalmente la dinámica de la población.

A finales de la primavera y el verano, los vientos predominantes cambian, siendo predominantes los vientos de componente este, que provocan un afloramiento de agua fría y un flujo hacia el oeste cerca de la superficie del mar al sur del Golfo de Bizkaia. Se ha demostrado que estas variaciones interanuales en el régimen de vientos afectan el reclutamiento de distintas especies y tienen una marcada influencia en el reclutamiento de anchoa (Aldanondo *et al.*, 2010; Allain *et al.*, 2001; Borja *et al.*, 1998, 2008; Cotano *et al.*, 2008; Irigoien *et al.*, 2007, 2008). Así mismo, debido a la interacción entre la circulación general y la topografía, la formación de remolinos anticiclónicos (llamados Slope Water Oceanic eDDIES (SWODDIES) por Pingree & Le Cann (1992)) es bastante regular en los cañones de Capbreton y de Cap Ferret (Caballero *et al.*, 2007). Estos remolinos tardan entre 8 y 12 días en formarse, rotan cerca de 15 días y se mueven hacia el oeste (Pingree & Le Cann, 1992).

Las larvas de anchoa, que se desarrollan en este ambiente, tardan alrededor de 25 días en alcanzar 20 mm, momento en el que ya comienzan a agregarse (lo que implica natación direccional) (Bradbury *et al.*, 2003; Cotano, 2003; Cotano *et al.*, 2008; Williams *et al.*, 1996) y cerca de 35 días en alcanzar la etapa juvenil con capacidad de natación avanzada (Aldanondo *et al.*, 2011). Durante el periodo de transporte hacia el oeste suroeste (Koutsikopoulos & Le Cann, 1996) los procesos de formación de remolinos proporcionan un mecanismo de retención alrededor de la plataforma durante el tiempo suficiente para permitir que las larvas desarrollen capacidades de natación que permitan su regreso a la plataforma (Cotano *et al.*, 2008; Irigoien *et al.*, 2007, 2008).

Estos procesos dan lugar a una distribución de juveniles a finales de verano muy heterogénea en cuanto a los tamaños a lo largo de toda la plataforma cantábrica y francesa. Así, los juveniles pequeños (de 3 a 11 cm de longitud) muestran un desplazamiento gradual desde las áreas del talud de la plataforma en el centro del Golfo de Bizkaia en dirección norte-noreste hacia la plataforma francesa; mientras, los juveniles más grandes ya se encuentran en la plataforma francesa, algunos unidos ya a bancos de anchoas adultas (Boyra *et al.*, 2013). Aldanondo *et al.* (2010), observaron este proceso, mostrando como las anchoas nacidas en zonas bajo la influencia de aguas de baja salinidad, como son aquellas donde se encuentran los centros de la puesta de la anchoa, se desplazan posteriormente hacia aguas de mayor salinidad y regresan a la plataforma después de desarrollar sus capacidades motrices. Sin embargo, a pesar del conocimiento existente sobre esta fase del proceso de reclutamiento, hay un gran desconocimiento en cuanto al estado de condición de estos juveniles para afrontar su primer invierno.

Por otra parte, el reclutamiento también está influenciado por el comportamiento o estado de los adultos en relación a la freza. Los huevos de los peces marinos contienen una yema rica en nutrientes que proporciona al embrión en desarrollo y a la larva recién nacida todos los nutrientes que necesita antes de que comience a alimentarse de manera exógena (Sargent, 1995). Por todo ello, en el caso de los individuos adultos, superar el invierno con un gasto mínimo de las reservas energéticas influirá en la cantidad de energía que podrá derivar la hembra al crecimiento y a la reproducción en época de puesta. Así, el estado energético en el que los adultos llegan a la puesta puede variar dependiendo de cómo las distintas cohortes llegan a este periodo una vez superado el invierno, lo cual, a su vez, influirá en el tamaño y composición de los huevos (Guevara Fletcher, 2011) y a las condiciones con las que la larva recién eclosionada se enfrenta al medio externo y, por tanto, en última instancia, al reclutamiento de la siguiente generación.

Los objetivos de este capítulo son: 1) Analizar las características bioquímicas preinvernales de los juveniles durante su desarrollo y observar si dichas características varían interanualmente, 2) Cuantificar los componentes bioquímicos de los adultos en el periodo preinvernal y estudiar su dinámica de acumulación de reservas previa al invierno. 3) Determinar si las diferencias interanuales en la composición bioquímica preinvernal influyen en la mortalidad invernal de los juveniles.

### **3.2 Material y Métodos**

#### *Procedencia de muestras y datos*

Las 2282 anchoas europeas (*Engraulis encrasicolus*) de edad 0 y 1+ (edad >1 año) utilizadas en este estudio fueron capturadas en el Golfo de Bizkaia en las campañas oceanográficas JUVENA (representadas en la Figura 2 de la sección “Material y Métodos general” de esta Tesis) (ver estrategia y metodología de la campaña, Boyra *et al.*, 2013) durante los meses de septiembre de los años 2007, 2008, 2015 y 2016.

Los datos de mortalidad de juveniles durante los inviernos consecutivos a los años mencionados, y del número de juveniles utilizados en la estima de la mortalidad invernal, fueron extraídos de los informes de las campañas de ICES.

#### *Condiciones ambientales*

Los promedios y desviaciones estándar de las condiciones ambientales de los años estudiados se muestran en la Tabla 1.

Tabla 1: Promedios y desviaciones estándar de la temperatura superficial del mar (SST), los caudales del Adur y del Garona-Dordoña del Golfo de Bizkaia y el porcentaje del peso estomacal de las anchoas en el mes de septiembre de los años 2007, 2008, 2015 y 2016.

	SST (°C)	Caudal Adur (m <sup>3</sup> /s)	Caudal Garona (m <sup>3</sup> /s)	% peso estómago
<b>2007</b>	19.2 ± 1.5	106.826 ± 21.206	274.220 ± 67.195	7.97 ± 0.86
<b>2008</b>	18.8 ± 1.3	96.479 ± 15.294	263.742 ± 34.410	7.20 ± 1.46
<b>2015</b>	19.5 ± 0.8	117.229 ± 28.977	334.273 ± 80.560	7.51 ± 2.86
<b>2016</b>	20.2 ± 1.0	79.240 ± 12.634	235.100 ± 62.942	10.48 ± 2.60

Los datos de la temperatura superficial del mar fueron obtenidos en las campañas oceanográficas mediante un termosalinómetro CTD RBR-XR420; los caudales de los ríos se descargaron de la página oficial (<http://www.hydro.eaufrance.fr/>); por último, los datos del peso estomacal fueron facilitados por AZTI.

#### *Procesamiento de las muestras*

Al igual que se ha mencionado en los dos capítulos anteriores, el material y la metodología utilizados para la disección y los análisis bioquímicos ya han sido detallados en la sección de “Material y Métodos general” de esta Tesis.

Los 2282 ejemplares de anchoa fueron pesados para obtener el peso vivo (PV) y medidos para obtener la longitud estándar (SL). Posteriormente las anchoas fueron diseccionadas para separar el músculo y el hígado, los cuales fueron pesados antes y después de ser liofilizados para la

obtención de su peso húmedo y peso seco respectivamente. Finalmente, se analizaron mediante métodos bioquímicos las dos secciones corporales (músculo e hígado) correspondientes a 875 anchoas, para la cuantificación del contenido (mg) en proteínas, lípidos y carbohidratos. Por último, para conocer la densidad energética total (DET), primero se calculó el contenido energético total (los componentes bioquímicos primero fueron multiplicados cada uno por su equivalente energético (23.640 J/mg para las proteínas, 36.067 J/mg para los lípidos y, 17.155 J/mg para los carbohidratos) y, a continuación, sumados), que a continuación, se dividió por el PV.

### Análisis estadísticos

Teniendo en cuenta los resultados del Capítulo 1, donde se observó que las anchoas juveniles mostraban comportamientos fisiológicos diferentes antes y después de alcanzar una SL de 6.3 cm, las anchoas juveniles analizadas en el apartado de “juveniles” se dividieron en dos tamaños: las denominadas “grandes”, las anchoas de SL > 6.3 cm y, “pequeñas”, las anchoas de SL < 6.3 cm.

Para eliminar la variable tamaño, las anchoas fueron modeladas a una misma longitud, es decir, se aplicó una SL promedio y una desviación estándar correspondientes a cada uno de los agrupamientos (“grandes”, “pequeñas” y adultas (edad 1+)) de los individuos analizados.

Las diferencias de todas las regresiones doble logarítmicas de las variables frente a SL para el estudio de la variabilidad temporal, fueron testadas mediante el análisis de la covarianza o ANCOVA y el análisis multifactorial HSD de Tukey.

Así mismo, en nuestro caso se realizó una ANOVA y un test HDS de Tukey (Dubreuil & Petitgas, 2009; Schloesser & Fabrizio, 2015) para ver si la variable año ejercía alguna influencia significativa sobre la densidad energética de la anchoa (Rand *et al.*, 1994).

Por último, las diferencias anuales de los componentes bioquímicos del músculo se estudiaron con el análisis de la varianza o ANOVA.

### 3.3 Resultados

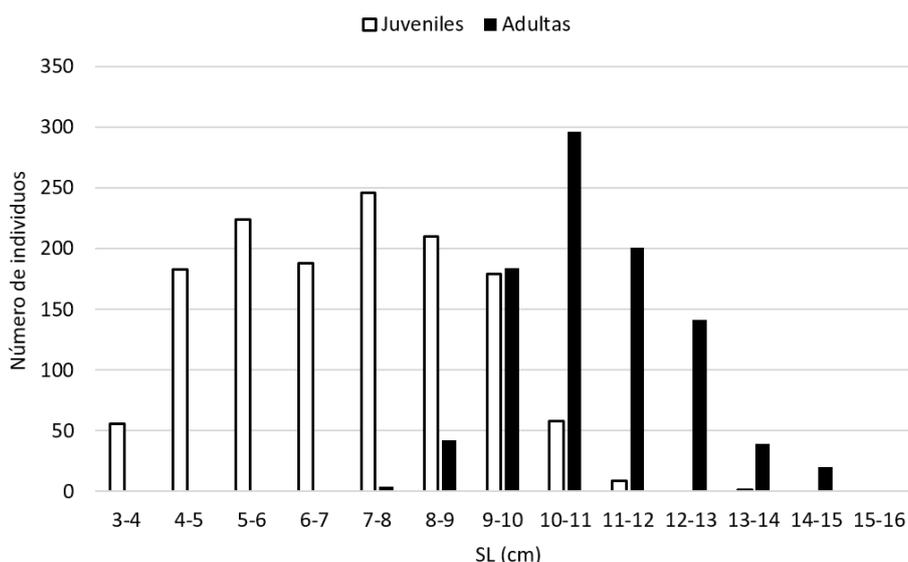


Figura 1: Distribución por intervalos de tamaño (longitud estándar = SL) del total de anchoas juveniles (edad 0) y adultas (edad 1+) utilizadas en el estudio.

Las tallas tanto de los juveniles como de los adultos (Figura 1), mostraron una distribución normal para el conjunto de la muestra, pero analizando la distribución de las tallas por años (Tabla 2), se observa que las anchoas más pequeñas fueron las de los años 2008 y 2015, tanto en los juveniles como en los adultos. Sin embargo, mientras que los juveniles del año 2007 fueron las más grandes, en los adultos fueron las anchoas del año 2016 las más grandes.

Tabla 2: Distribución anual de tamaño (longitud estándar = SL) del total de anchoas juveniles (edad 0) y adultas (edad 1+) utilizadas en el estudio. También se muestran los resultados de HSD de Tukey. Las diferencias no significativas aparecen en cursiva.

	Juveniles SL ± Sd (cm)	Adultos SL ± Sd (cm)
<b>2007</b>	9.328 ± 0.907	11.445 ± 1.525
<b>2008</b>	6.673 ± 1.571	10.621 ± 0.801
<b>2015</b>	6.604 ± 1.982	10.496 ± 1.145
<b>2016</b>	7.671 ± 1.322	12.076 ± 1.211

	Juveniles				Adultos		
	2008	2015	2016		2008	2015	2016
<b>2007</b>	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<b>2007</b>	<0.0001	<0.0001	<0.001
<b>2008</b>		<i>0.569</i>	<0.0001	<b>2008</b>		<i>0.790</i>	<0.0001
<b>2015</b>			<0.0001	<b>2015</b>			<0.0001

En las siguientes dos secciones (juveniles y adultos), los resultados de cada una de las variables analizadas se han representado mediante figuras compuestas cada una de ellas de 3 gráficas. En la primera gráfica (a), se han representado las regresiones doble logarítmicas de los datos originales de la variable dependiente estudiada en cada momento frente a la longitud estándar (SL) en los diferentes años estudiados (2007, 2008, 2015 y 2016). En la segunda gráfica (b), aparecen las rectas de regresión doble logarítmicas de los valores de la variable dependiente resultantes tras aplicar las ecuaciones obtenidas en los análisis de la ANCOVA a las SL promedio ± las desviaciones estándar de las anchoas modeladas. Por último, en la tercera gráfica (c), aparecen los histogramas representando los valores de la variable dependiente correspondientes a las anchoas modeladas y que han sido obtenidos tras aplicar para cada año las ecuaciones resultantes de la ANCOVA a una SL y a una desviación estándar común a todos los años.

### 3.3.1 Juveniles

#### 3.3.1.1.- Pequeñas

Debido a que la talla mínima de las anchoas pescadas el año 2007 para ser analizadas en esta Tesis fue de  $SL_{min}=6.60$  cm y el criterio fijado para ser calificadas de “pequeñas” era tener una  $SL < 6.3$  cm, no había anchoas “pequeñas” para este año.

La ANCOVA determinó que las regresiones doble logarítmicas del PV frente a la SL de los años 2008 y 2016 eran paralelas, por lo que cuando se modelaron las anchoas, se observó que en esos dos años las anchoas multiplicaron por 2.4 veces su PV inicial. Sin embargo, por el mayor valor del intercepto de las anchoas del año 2016, fueron las de ese año las más pesadas en el mismo rango de tallas. De la misma manera, aunque las anchoas más pequeñas ( $SL=4.16$  cm) del año 2015 fueron las más delgadas, es decir las de menor peso vivo para su talla, debido al alto valor de su pendiente (la única de las tres que fue hiperalométrica,  $b=3.196$ ), su incremento

en peso en el rango de tallas modelado fue porcentualmente mayor (x2.8) que el de los otros dos años (Figura 2 y Tabla 3).

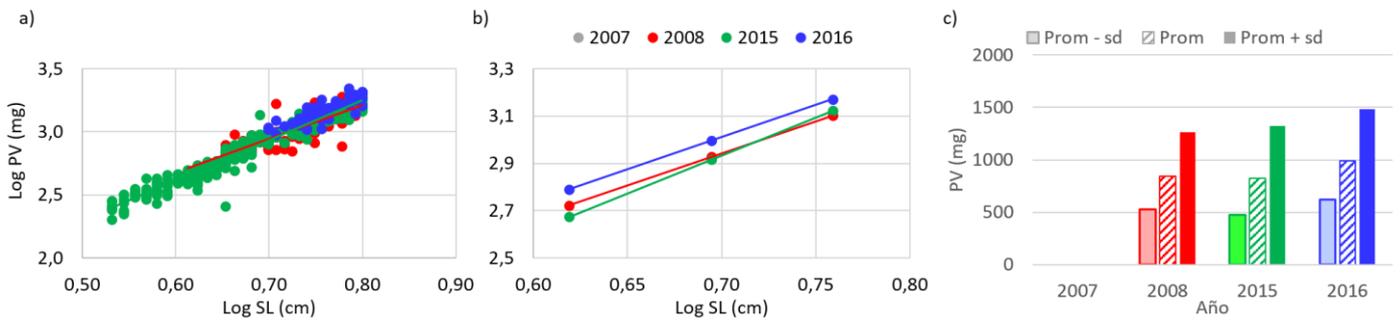


Figura 2: Resultados de las anchoas juveniles “pequeñas”. a) Regresiones doble logarítmicas de los datos originales del peso vivo (PV) frente a la longitud estándar (SL) para los diferentes años estudiados (2008, 2015 y 2016); b) Rectas de regresión doble logarítmicas de PV frente a SL resultantes tras aplicar las ecuaciones obtenidas en los análisis de la ANCOVA a las longitudes estándar y desviaciones estándar de las anchoas modeladas; c) Histogramas representando los PVs de las anchoas modeladas obtenidos tras aplicar para cada año las ecuaciones obtenidas en la ANCOVA a una longitud estándar y a una desviación estándar media global de todas las anchoas analizadas ( $SL^p \pm Sd^p = 4.950 \pm 0.791$  cm). Las ecuaciones de las regresiones se muestran en la Tabla 3, así como la SL y la desviación estándar global ( $SL^p \pm Sd^p$ ).  $SL^p = SL$  de los juveniles “pequeños”.

Tabla 3: Ecuaciones de los resultados originales (Ecuaciones originales) y las de las resultantes de las ANCOVAs (Resultados ANCOVA) de la Figura 2 de las regresiones doble logarítmicas del PV frente a la SL para los diferentes años (2008, 2015 y 2016). También se muestran la SL y la desviación estándar global de todas las anchoas analizadas ( $SL^p \pm Sd^p$ ) utilizadas para obtener los valores de las anchoas modeladas. a= Intercepto u Ordenada en el origen de la recta de regresión. b= Pendiente de la recta de regresión.  $SL^p = SL$  de los juveniles “pequeños”.

Año	Ecuaciones originales				Resultados ANCOVA		$SL^p \pm Sd^p$
	N	$r^2$	a	b	a	b	
2008	69	0.642	1.088	2.651	1.044	2.712	$4.950 \pm 0.791$
2015	300	0.948	0.696	3.196	0.696	3.196	
2016	53	0.735	0.981	2.884	1.112	2.712	

El test HDS de Tukey mostró que todos los años las DET de las anchoas eran diferentes. Así, mientras que las anchoas del año 2015 fueron las que menor densidad energética tuvieron ( $2.998 \pm 0.307$  J/mg PV), las del año 2008 fueron las que mayor densidad energética tuvieron ( $3.109 \pm 0.454$  J/mg PV) (Figura 3 y Tabla 4).

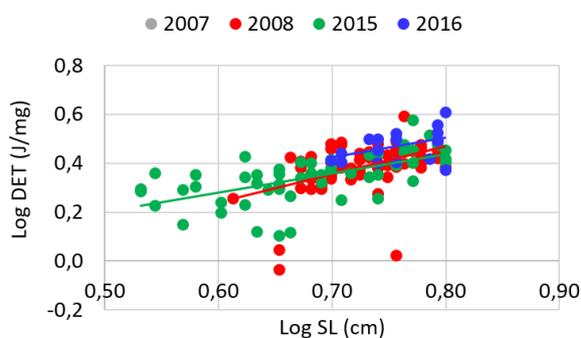


Figura 3: Resultados de las anchoas juveniles “pequeñas”. Regresiones doble logarítmicas de los datos originales de la densidad energética total (DET) frente a la SL para los diferentes años estudiados (2008, 2015 y 2016).

Tabla 4: Resultados de la ANOVA y el test HDS de Tukey de la densidad energética total (DET).

Año	n	DET (J/mg PV)		Test HDS de Tukey	
		Promedio	Sd	2015	2016
2008	77	3.109	0.454	<0.0001	<0.0001
2015	61	2.998	0.307		<0.0001
2016	69	3.075	0.297		

Por último, en lo que respecta a la M-E, M-Prot y M-Lip, los análisis de las ANCOVAs revelaron que no había ninguna diferencia entre los tres años en ninguna de las tres variables. Es decir, en cada variable había una única recta de regresión, por lo que el incremento era exactamente igual para los tres años (x3.9 en M-E, x4 en M-Prot y x2.7 en M-Lip) (Figuras 4, 5 y 6; y Tablas 5, 6 y 7).

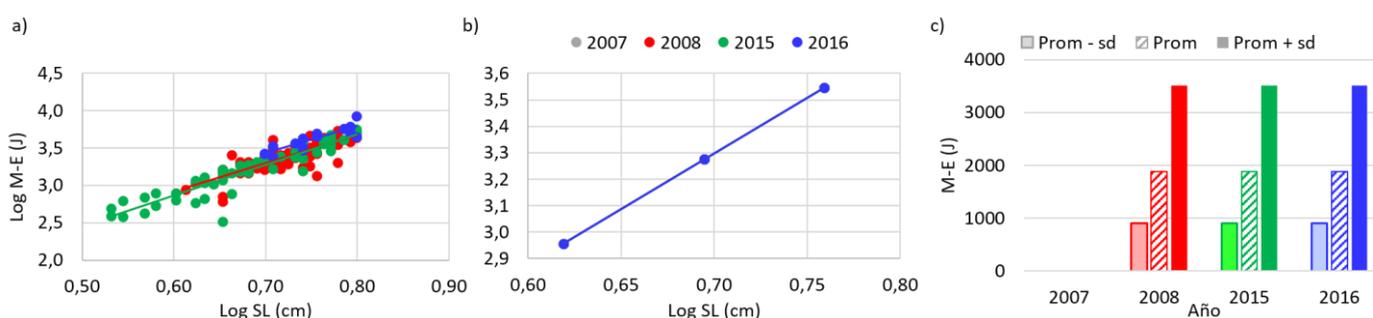


Figura 4: Resultados de las anchoas juveniles “pequeñas”. a) Regresiones doble logarítmicas de los datos originales de la energía muscular (M-E) frente a la longitud estándar (SL) para los diferentes años estudiados (2008, 2015 y 2016); b) Rectas de regresión doble logarítmicas de M-E frente a SL resultantes tras aplicar las ecuaciones obtenidas en los análisis de la ANCOVA a las longitudes estándar y desviaciones estándar de las anchoas modeladas; c) Histogramas representando las M-Es de las anchoas modeladas obtenidos tras aplicar para cada año las ecuaciones obtenidas en la ANCOVA a una longitud estándar y a una desviación estándar media global de todas las anchoas analizadas ( $SL^p \pm Sd^p = 4.950 \pm 0.791$  cm). Las ecuaciones de las regresiones se muestran en la Tabla 5.  $SL^p$  = SL de los juveniles “pequeños”.

Tabla 5: Ecuaciones de los resultados originales (Ecuaciones originales) y las de las resultantes de las ANCOVAS (Resultados ANCOVA) de la Figura 4 de las regresiones doble logarítmicas de M-E frente a SL para los diferentes años (2008, 2015 y 2016). a= Intercepción u Ordenada en el origen de la recta de regresión. b= Pendiente de la recta de regresión.

Año	Ecuaciones originales			Resultados ANCOVA		
	N	r <sup>2</sup>	a	b	a	b
2008	69	0.625	0.645	3.791	0.353	4.207
2015	51	0.866	0.409	4.099	0.353	4.207
2016	16	0.749	0.880	3.643	0.353	4.207

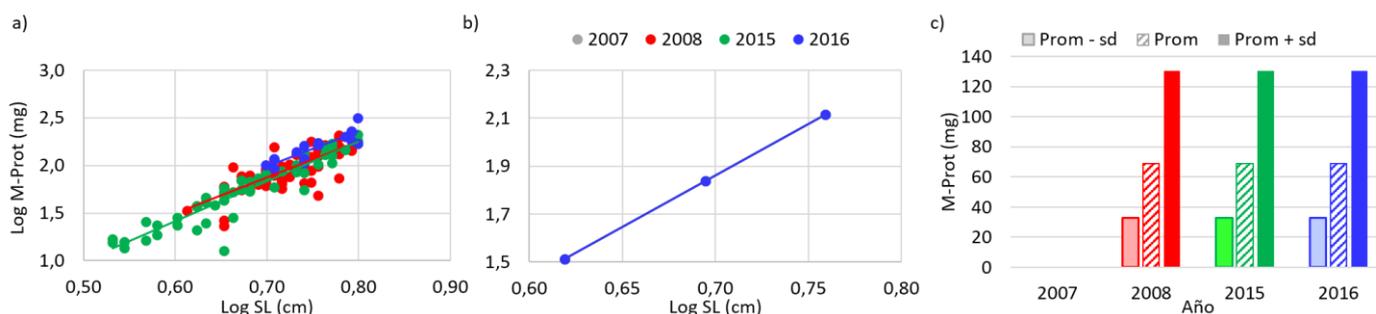


Figura 5: Resultados de las anchoas juveniles “pequeñas”. a) Regresiones doble logarítmicas de los datos originales de las proteínas musculares (M-Prot) frente a la longitud estándar (SL) para los diferentes años estudiados (2008, 2015 y 2016); b) Rectas de regresión doble logarítmicas de M-Prot frente a SL resultantes tras aplicar las ecuaciones obtenidas en los análisis de la ANCOVA a las longitudes estándar y desviaciones estándar de las anchoas modeladas; c) Histogramas representando las M-Prot de las anchoas modeladas obtenidos tras aplicar para cada año las ecuaciones obtenidas en la ANCOVA a una longitud estándar y a una desviación estándar media global de todas las anchoas analizadas ( $SL^p \pm Sd^p = 4.950 \pm 0.791$  cm). Las ecuaciones de las regresiones se muestran en la Tabla 6.  $SL^p$  = SL de los juveniles “pequeños”.

Tabla 6: Ecuaciones de los resultados originales (Ecuaciones originales) y las de las resultantes de las ANCOVAS (Resultados ANCOVA) de la Figura 5 de las regresiones doble logarítmicas de M-Prot frente a SL para los diferentes años (2008, 2015 y 2016). a= Intercepción u Ordenada en el origen de la recta de regresión. b= Pendiente de la recta de regresión.

Año	Ecuaciones originales			Resultados ANCOVA		
	N	r <sup>2</sup>	a	b	a	b
2008	69	0.610	-0.772	3.777	-1.147	4.298
2015	51	0.884	-1.089	4.176	-1.147	4.298
2016	16	0.765	-0.591	3.690	-1.147	4.298

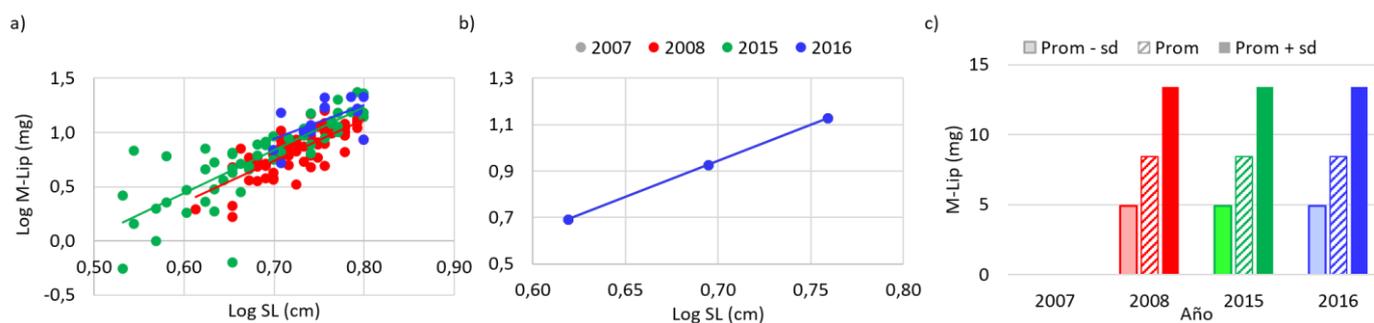


Figura 6: Resultados de las anchoas juveniles “pequeñas”. a) Regresiones doble logarítmicas de los datos originales de los lípidos musculares (M-Lip) frente a la longitud estándar (SL) para los diferentes años estudiados (2007, 2008, 2015 y 2016); b) Rectas de regresión doble logarítmicas de M-Lip frente a SL resultantes tras aplicar las ecuaciones obtenidas en los análisis de la ANCOVA a las longitudes estándar y desviaciones estándar de las anchoas modeladas; c) Histogramas representando los M-Lips de las anchoas modeladas obtenidos tras aplicar para cada año las ecuaciones obtenidas en la ANCOVA a una longitud estándar y a una desviación estándar media global de todas las anchoas analizadas ( $(SL^p \pm Sd^p = 4.950 \pm 0.791 \text{ cm})$ ). Las ecuaciones de las regresiones se muestran en la Tabla 7.  $SL^p = SL$  de los juveniles “pequeños”.

Tabla 7: Ecuaciones de los resultados originales (Ecuaciones originales) y las de las resultantes de las ANCOVAs (Resultados ANCOVA) de la Figura 6 de las regresiones doble logarítmicas de M-Lip frente a SL para los diferentes años (2008, 2015 y 2016). a= Intercepción u Ordenada en el origen de la recta de regresión. b= Pendiente de la recta de regresión.

Año	Ecuaciones originales				Resultados ANCOVA	
	N	$r^2$	a	b	a	b
2008	69	0.600	-1.948	3.839	-1.235	3.113
2015	51	0.668	-1.927	3.950	-1.235	3.113
2016	16	0.355	-1.235	3.113	-1.235	3.113

### 3.3.1.2.- Grandes

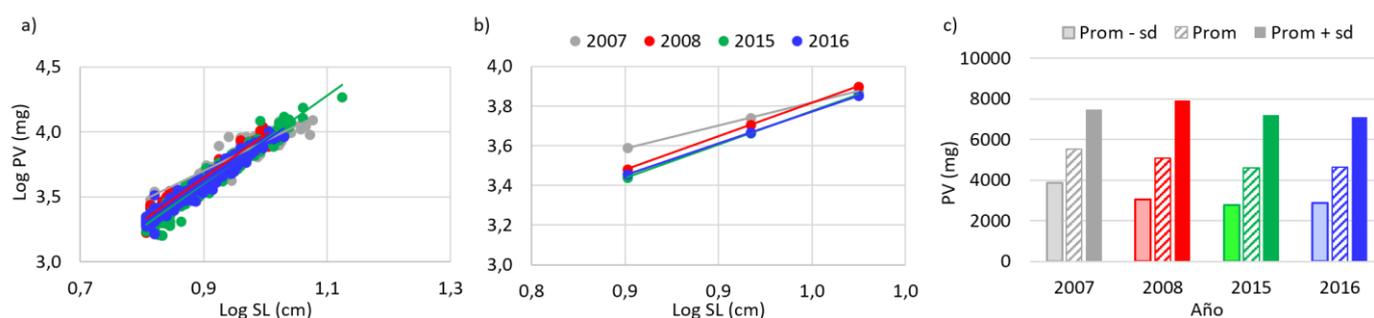


Figura 7: Resultados de las anchoas juveniles “grandes”. a) Regresiones doble logarítmicas de los datos originales del peso vivo (PV) frente a la longitud estándar (SL) para los diferentes años estudiados (2007, 2008, 2015 y 2016); b) Rectas de regresión doble logarítmicas de PV frente a SL resultantes tras aplicar las ecuaciones obtenidas en los análisis de la ANCOVA a las longitudes estándar y desviaciones estándar de las anchoas modeladas; c) Histogramas representando los PVs de las anchoas modeladas obtenidos tras aplicar para cada año las ecuaciones obtenidas en la ANCOVA a una longitud estándar y a una desviación estándar media global de todas las anchoas analizadas ( $(SL^g \pm Sd^g = 8.265 \pm 1.167 \text{ cm})$ ). Las ecuaciones de las regresiones se muestran en la Tabla 8, así como la  $SL^g$  y la desviación estándar global ( $SL^g \pm Sd^g$ ).  $SL^g = SL$  de los juveniles “grandes”.

La ANCOVA determinó que las regresiones doble logarítmicas de los años 2008 y 2015 se ajustaban a rectas paralelas y que en el año 2007 las anchoas crecían hipoalométricamente ( $b < 3$ ). De esta manera, aunque en las anchoas modeladas pequeñas ( $SL = 7.10$  cm), las del año 2007 exhibían el peso inicial más elevado, debido a su crecimiento hipoalométrico, para cuando alcanzaban una talla de  $SL = 9.43$  cm, solo habían incrementado su peso inicial  $\times 1.9$ . Por el contrario, las anchoas del año 2008 y 2015 incrementaron su peso inicial  $\times 2.6$ , siendo las del año 2008 las más pesadas (Figura 7 y Tabla 8).

Tabla 8: Ecuaciones de los resultados originales (Ecuaciones originales) y las de las resultantes de las ANCOVAs (Resultados ANCOVA) de la Figura 7 de las regresiones doble logarítmicas del PV frente a la SL para los diferentes años (2007, 2008, 2015 y 2016). También se muestran la SL y la desviación estándar global de todas las anchoas analizadas ( $SL^{\text{g}} \pm Sd^{\text{g}}$ ) utilizadas para obtener los valores de las anchoas modeladas. a= Intercepción u Ordenada en el origen de la recta de regresión. b= Pendiente de la recta de regresión. Los parámetros a' y b' corresponden a las ecuaciones obtenidas en los análisis de la ANCOVA.  $SL^{\text{g}} = SL$  de los juveniles "grandes".

Año	Ecuaciones originales				Resultados ANCOVA		$SL^{\text{g}} \pm Sd^{\text{g}}$
	N	$r^2$	a	b	a'	b'	
2007	99	0.801	1.617	2.316	1.617	2.316	$8.265 \pm 1.167$
2008	77	0.957	0.653	3.326	0.611	3.373	
2015	363	0.952	0.559	3.385	0.570	3.373	
2016	233	0.959	0.738	3.194	0.738	3.194	

La DET no mostró ninguna relación de dependencia con respecto a SL, salvo el año 2007, donde hay una relación positiva. Por ello, la correlación se analizó a través del análisis t de Student (t-test). Así, el año 2007 fue el único que mostró diferencias en su densidad energética con respecto al resto de los años, revelando los valores más bajos. Por lo tanto, las anchoas de 2007 tenían una menor densidad energética ( $DET = 2.399 \pm 0.525$  J/mg PV) que las anchoas del resto de años (Figura 8 y Tabla 9).

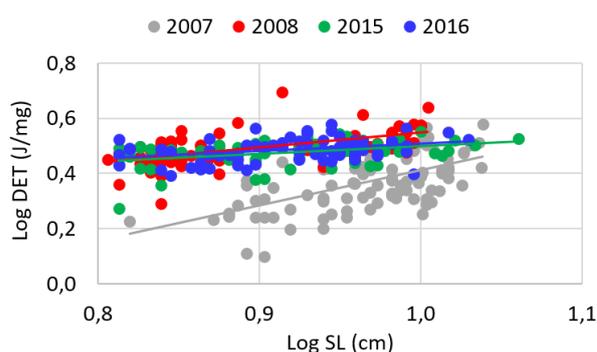


Figura 8: Resultados de las anchoas juveniles "grandes". Regresiones doble logarítmicas de los datos originales de la densidad energética total (DET) frente a la SL para los diferentes años estudiados (2007, 2008, 2015 y 2016).

Tabla 9: Resultados de la ANOVA y el test HDS de Tukey de la densidad energética total (DET). Las diferencias no significativas aparecen en cursiva.

		DET (J/mg PV)		Test HDS de Tukey			
Año	n	Promedio	Sd	Año	2008	2015	2016
2007	99	2.399	0.525	2007	<0.0001	<0.0001	<0.0001
2008	77	3.109	0.454	2008		<i>0.127</i>	<i>0.636</i>
2015	61	2.998	0.307	2015			<i>0.298</i>
2016	69	3.075	0.297				

En lo referente a la energía muscular (M-E), la ANCOVA determinó que todos los años el contenido energético muscular aumentaba siguiendo el mismo patrón de incremento con respecto a la SL (Figura 4 y Tabla 5). Sin embargo, debido a su bajo intercepto ( $a=0.615$ ), las anchoas del año 2007 mostraron siempre valores de M-E más bajos que los demás años para el mismo rango de tallas (7.10-9.43 cm); durante el crecimiento en ese año pasaron de tener 6272.72 J de M-E a tener 18160 J. Por el contrario, las anchoas del año 2008 fueron las que siempre tuvieron los valores más altos de energía muscular, pasando de M-E= 9004.42 J a M-E= 26068.82 J) (Figura 9 y Tabla 10).

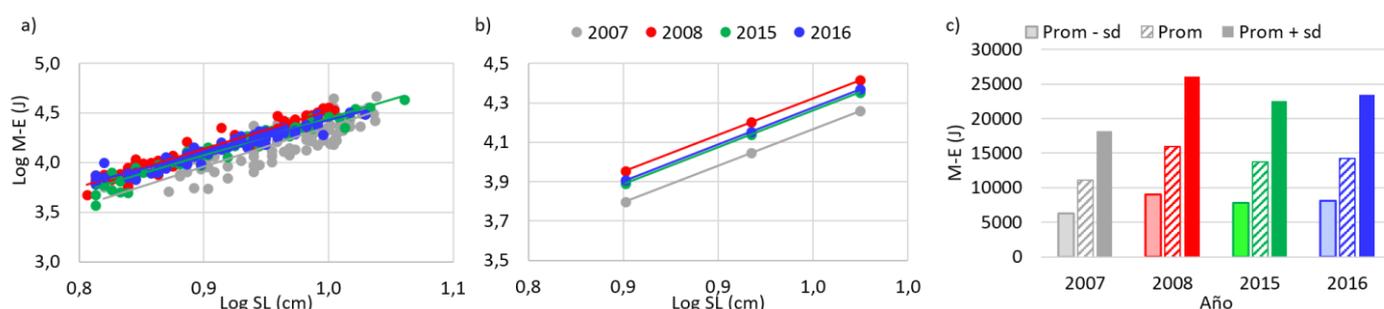


Figura 9: Resultados de las anchoas juveniles “grandes”. a) Regresiones doble logarítmicas de los datos originales de la energía muscular (M-E) frente a la longitud estándar (SL) para los diferentes años estudiados (2007, 2008, 2015 y 2016); b) Rectas de regresión doble logarítmicas de M-E frente a SL resultantes tras aplicar las ecuaciones obtenidas en los análisis de la ANCOVA a las longitudes estándar y desviaciones estándar de las anchoas modeladas; c) Histogramas representando las M-Es de las anchoas modeladas obtenidos tras aplicar para cada año las ecuaciones obtenidas en la ANCOVA a una longitud estándar y a una desviación estándar media global de todas las anchoas analizadas ( $SL^{\text{e}} \pm Sd^{\text{e}} = 8.265 \pm 1.167$  cm). Las ecuaciones de las regresiones se muestran en la Tabla 10.  $SL^{\text{e}}$  = SL de los juveniles “grandes”.

Tabla 10: Ecuaciones de los resultados originales (Ecuaciones originales) y las de las resultantes de las ANCOVAs (Resultados ANCOVA) de la Figura 9 de las regresiones doble logarítmicas de M-E frente a SL para los diferentes años (2007, 2008, 2015 y 2016). a= Intercepto u Ordenada en el origen de la recta de regresión. b= Pendiente de la recta de regresión.

Año	N	Ecuaciones originales			Resultados ANCOVA	
		$r^2$	a	b	a	b
2007	99	0.686	0.352	4.011	0.615	3.739
2008	77	0.955	0.673	3.851	0.772	3.739
2015	61	0.938	0.731	3.715	0.709	3.739
2016	69	0.919	1.120	3.308	0.725	3.739

Por otro lado, en los años 2008 y 2015 las proteínas musculares se ajustaron a la misma recta de regresión con respecto a la SL y, así, evidenciaron un contenido proteico superior al que tenían en comparación a los otros dos años. Por el contrario, aunque las anchoas más pequeñas (SL=7.10 cm) del año 2007 tenían el contenido proteico muscular más bajo, debido a que su pendiente fue la más hiperalométrica de las cuatro ( $b=4.029$ ) fueron las de ese año las anchoas que más incrementaron su contenido proteico durante el crecimiento modelado. En contraste, el año 2016, solo incrementaron su contenido en proteínas musculares por un factor de 2.6 (Figura 10 y Tabla 11).

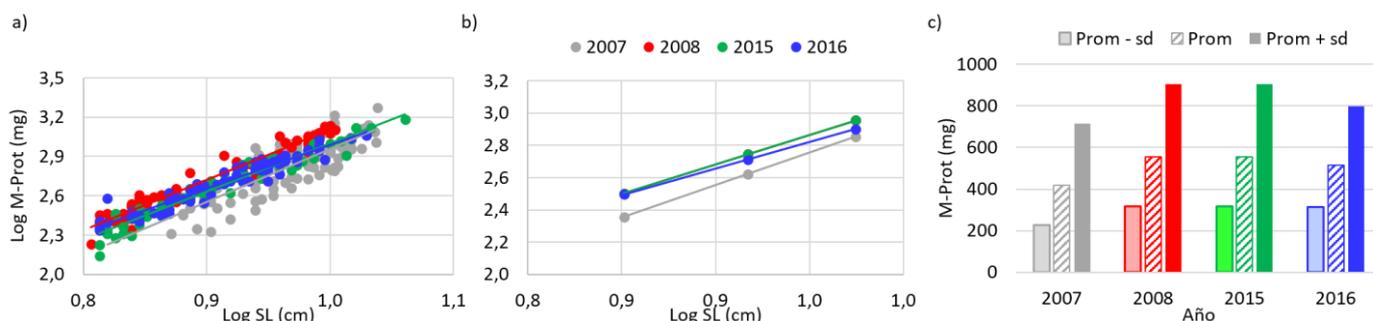


Figura 10: Resultados de las anchoas juveniles “grandes”. a) Regresiones doble logarítmicas de los datos originales de las proteínas musculares (M-Prot) frente a la longitud estándar (SL) para los diferentes años estudiados (2007, 2008, 2015 y 2016); b) Rectas de regresión doble logarítmicas de M-Prot frente a SL resultantes tras aplicar las ecuaciones obtenidas en los análisis de la ANCOVA a las longitudes estándar y desviaciones estándar de las anchoas modeladas; c) Histogramas representando las M-Prot de las anchoas modeladas obtenidos tras aplicar para cada año las ecuaciones obtenidas en la ANCOVA a una longitud estándar y a una desviación estándar media global de todas las anchoas analizadas ( $SL^{\pm} \pm Sd^{\pm} = 8.265 \pm 1.167$  cm). Las ecuaciones de las regresiones se muestran en la Tabla 11.  $SL^{\pm}$  = SL de los juveniles “grandes”.

Tabla 11: Ecuaciones de los resultados originales (Ecuaciones originales) y las de las resultantes de las ANCOVAs (Resultados ANCOVA) de la Figura 10 de las regresiones doble logarítmicas de M-Prot frente a SL para los diferentes años (2007, 2008, 2015 y 2016). a= Intercepción u Ordenada en el origen de la recta de regresión. b= Pendiente de la recta de regresión.

Año	Ecuaciones originales			Resultados ANCOVA		
	N	r <sup>2</sup>	A	b	a	b
2007	99	0.695	-1.073	4.029	-1.073	4.029
2008	77	0.953	-0.744	3.847	-0.615	3.662
2015	61	0.934	-0.668	3.669	-0.615	3.662
2016	69	0.916	-0.332	3.321	-0.332	3.321

Por último, al igual que lo que pasaba en la energía muscular, la ANCOVA reveló que todos los años incrementaban su contenido lipídico en la misma proporción, x3. Sin embargo, debido a su bajo intercepto, las anchoas del año 2007 siempre tuvieron menor contenido lipídico que las anchoas del resto de años. En contraposición, las anchoas de los años 2015 y 2016, con contenido lipídico muy similar, fueron las que mostraron los valores más altos (pasando de  $\approx 26$  mg a  $\approx 77.2$  mg de contenido lipídico tras finalizar el crecimiento modelado) (Figura 12 y Tabla 12).

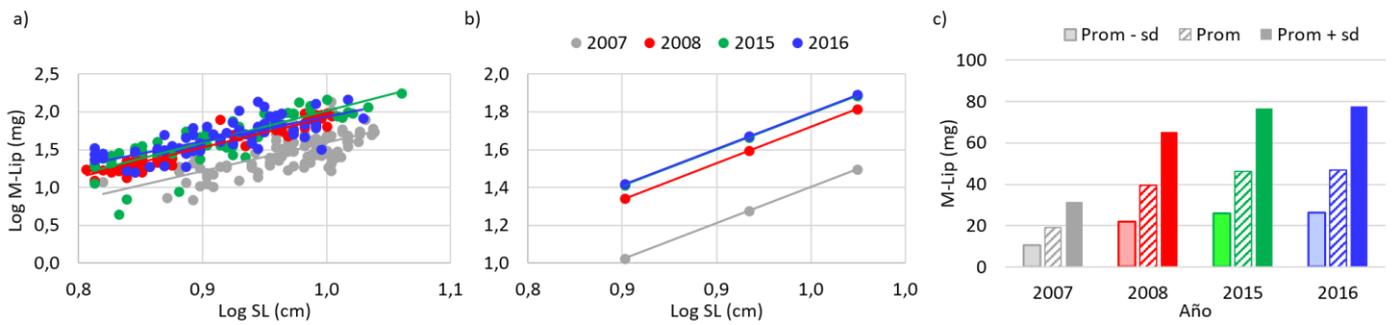


Figura 11: Resultados de las anchoas juveniles “grandes”. a) Regresiones doble logarítmicas de los datos originales de los lípidos musculares (M-Lip) frente a la longitud estándar (SL) para los diferentes años estudiados (2007, 2008, 2015 y 2016); b) Rectas de regresión doble logarítmicas de M-Lip frente a SL resultantes tras aplicar las ecuaciones obtenidas en los análisis de la ANCOVA a las longitudes estándar y desviaciones estándar de las anchoas modeladas; c) Histogramas representando los M-Lips de las anchoas modeladas obtenidos tras aplicar para cada año las ecuaciones obtenidas en la ANCOVA a una longitud estándar y a una desviación estándar media global de todas las anchoas analizadas ( $SL^{\pm} \pm Sd^{\pm} = 8.265 \pm 1.167$  cm). Las ecuaciones de las regresiones se muestran en la Tabla 12.  $SL^{\pm}$  = SL de los juveniles “grandes”.

Tabla 12: Ecuaciones de los resultados originales (Ecuaciones originales) y las de las resultantes de las ANCOVAs (Resultados ANCOVA) de la Figura 11 de las regresiones doble logarítmicas de M-Lip frente a SL para los diferentes años (2007, 2008, 2015 y 2016). a= Intercepción u Ordenada en el origen de la recta de regresión. b= Pendiente de la recta de regresión.

Año	Ecuaciones originales			Resultados ANCOVA		
	N	r <sup>2</sup>	A	b	a	b
2007	99	0.436	-2.145	3.736	-2.237	3.831
2008	77	0.912	-2.019	3.943	-1.919	3.831
2015	61	0.692	-2.185	4.201	-1.847	3.831
2016	69	0.573	-1.316	3.255	-1.844	3.831

### 3.3.2 Adultos

En el caso de las anchoas adultas, el análisis de la ANCOVA mostró que había diferencias entre las regresiones de PV frente a SL para todos los años. Las anchoas más pequeñas ( $SL=9.56$  cm) mostraron pesos significativamente distintos, con valor máximos en 2007 y mínimos en 2016, sin embargo, al crecer, en todos los años se alcanzó un peso similar de  $\approx 16500$  mg (Figura 12 y Tabla 13). Para ello, las anchoas del año 2007 incrementaron su peso en 1.8 veces, pero las de los años 2015 y 2016 lo tuvieron que hacer en 2.2 veces.

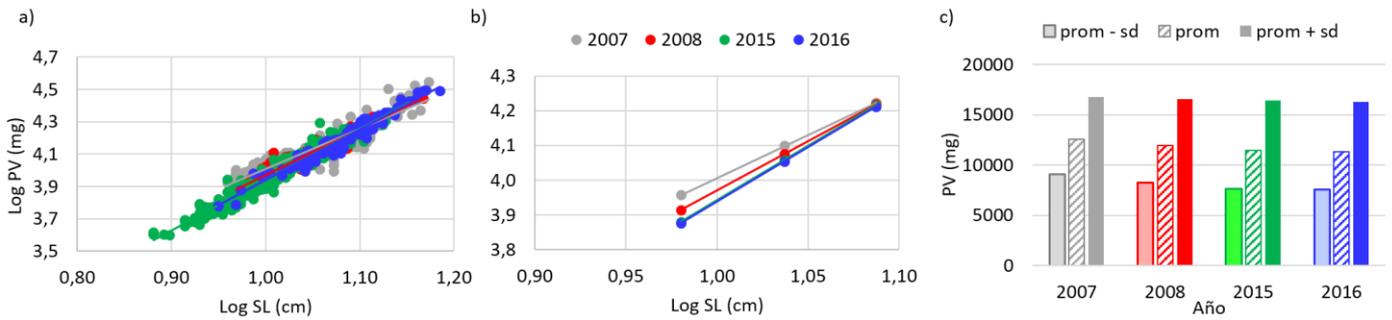


Figura 12: Resultados de las anchoas adultas. a) Regresiones doble logarítmicas de los datos originales del peso vivo (PV) frente a la longitud estándar (SL) para los diferentes años estudiados (2007, 2008, 2015 y 2016); b) Rectas de regresión doble logarítmicas de PV frente a SL resultantes tras aplicar las ecuaciones obtenidas en los análisis de la ANCOVA a las longitudes estándar y desviaciones estándar de las anchoas modeladas; c) Histogramas representando los PVs de las anchoas modeladas obtenidos tras aplicar para cada año las ecuaciones obtenidas en la ANCOVA a una longitud estándar y a una desviación estándar media global de todas las anchoas analizadas ( $SL^a \pm Sd^a = 10.882 \pm 1.336$  cm). Las ecuaciones de las regresiones se muestran en la Tabla 13, así como la SL y la desviación estándar global ( $SL^a \pm Sd^a$ ).  $SL^a$  = SL de las anchoas adultas (edad 1+).

Tabla 13: Ecuaciones de los resultados originales (Ecuaciones originales) y las de las resultantes de las ANCOVAs (Resultados ANCOVA) de la Figura 12 de las regresiones doble logarítmicas del PV frente a la SL para los diferentes años (2007, 2008, 2015 y 2016). También se muestran la SL y la desviación estándar global de todas las anchoas analizadas ( $SL^a \pm Sd^a$ ) utilizadas para obtener los valores de las anchoas modeladas. a= Intercepción u Ordenada en el origen de la recta de regresión. b= Pendiente de la recta de regresión.  $SL^a$  = SL de las anchoas adultas (edad 1+).

Año	Ecuaciones originales				Resultados ANCOVA		$SL^a \pm Sd^a$
	N	$r^2$	A	b	a	b	
2007	170	0.868	1.530	2.477	1.530	2.477	$10.892 \pm 1.336$
2008	95	0.875	1.127	2.844	1.127	2.844	
2015	514	0.958	0.818	3.125	0.819	3.124	
2016	114	0.948	0.820	3.119	0.815	3.124	

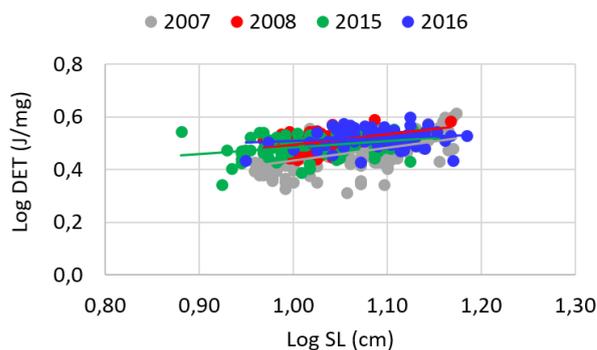


Figura 13: Resultados de las anchoas adultas. Regresiones doble logarítmicas de los datos originales de la densidad energética total (DET) frente a la SL para los diferentes años estudiados (2007, 2008, 2015 y 2016).

Al igual que en el caso de los juveniles, la variable DET no mostró ninguna relación con respecto a la SL (Figura 13), por lo que se realizaron los análisis de la ANOVA y el test HDS de Tukey. Así,

la DET del año 2007 reveló diferencias significativas con respecto al resto de años, siendo sus valores los más bajos ( $2.909 \pm 0.357$  J/mg PV) (Tabla 14).

Tabla 14: Resultados de la ANOVA y el test HDS de Tukey de la densidad energética total (DET). Las diferencias no significativas aparecen en cursiva.

Año	n	DET (J/mg PV)		Test HDS de Tukey		
		Promedio	Sd	2008	2015	2016
2007	170	2.909	0.357	<0.0001	<0.0001	<0.0001
2008	95	3.195	0.218		<i>0.109</i>	<i>0.078</i>
2015	80	3.091	0.301			<0.0001
2016	66	3.312	0.262			

Respecto al contenido energético del músculo, la ANCOVA reveló que el año 2007 se diferenció del resto de los años, que mostraron rectas paralelas, y por ello, el mismo incremento de energía en el rango de tallas modeladas (SL entre 9.56 y 12.23 cm). De esta manera, debido a su menor pendiente (era ligeramente hipoalométrica  $b=2.981$  en tanto que las otras tres eran claramente hiperalométricas,  $b=3.334$ ), las anchoas del año 2007 solo aumentaron su M-E x2.1, cuando en el resto de los años las anchoas aumentaron su M-E en 2.3 veces (Figura 14 y Tabla 15).

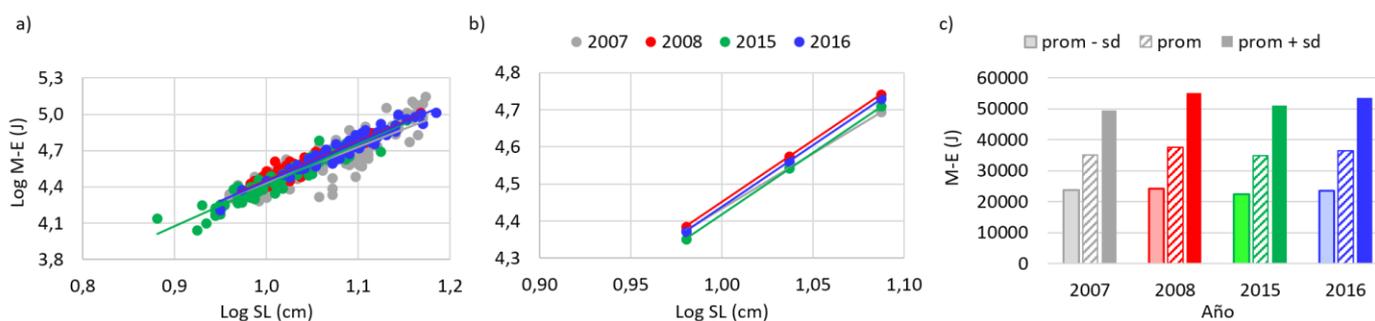


Figura 14: Resultados de las anchoas adultas. a) Regresiones doble logarítmicas de los datos originales de la energía muscular (M-E) frente a la longitud estándar (SL) para los diferentes años estudiados (2007, 2008, 2015 y 2016); b) Rectas de regresión doble logarítmicas de M-E frente a SL resultantes tras aplicar las ecuaciones obtenidas en el análisis de la ANCOVA a las SL de las anchoas modeladas ( $SL^a \pm Sd^a = 10.882 \pm 1.336$  cm); c) Histogramas representando las M-E de las anchoas modeladas obtenidas tras aplicar para cada año las ecuaciones obtenidas en la ANCOVA a una longitud estándar y a una desviación estándar media global de todas las anchoas analizadas. Las ecuaciones de las regresiones se muestran en la Tabla 15.  $SL^a = SL$  de las anchoas adultas (edad 1+).

Tabla 15: Ecuaciones de los resultados originales (Ecuaciones originales) y las de las resultantes de las ANCOVAs (Resultados ANCOVA) de la Figura 14 de las regresiones doble logarítmicas de M-E frente a la SL para los diferentes años (2007, 2008, 2015 y 2016).

Año	N	Ecuaciones originales			Resultados ANCOVA	
		$r^2$	a	b	a	b
2007	170	0.801	1.453	2.981	1.453	2.981
2008	95	0.871	1.209	3.245	1.117	3.334
2015	80	0.931	1.016	3.400	1.084	3.334
2016	66	0.933	1.185	3.260	1.104	3.334

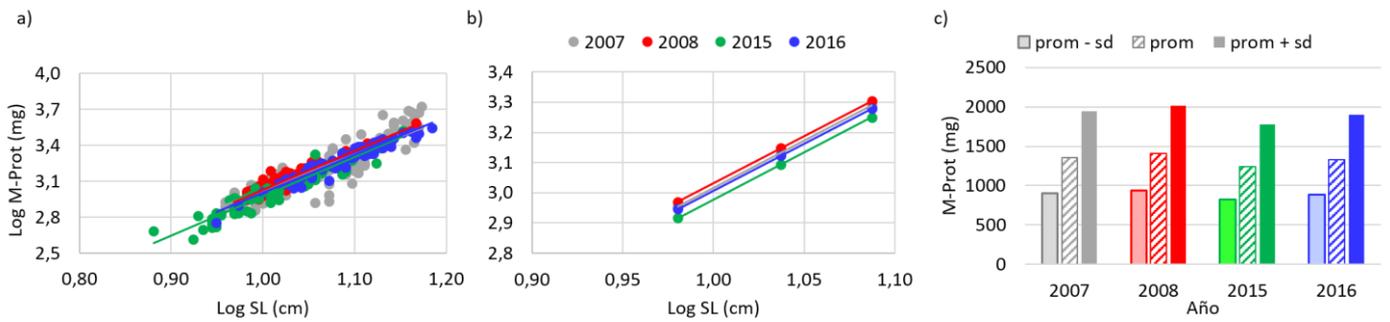


Figura 15: Resultados de las anchoas adultas. a) Regresiones doble logarítmicas de los datos originales de las proteínas musculares (M-Prot) frente a la longitud estándar (SL) para los diferentes años estudiados (2007, 2008, 2015 y 2016); b) Rectas de regresión doble logarítmicas de M-Prot frente a SL resultantes tras aplicar las ecuaciones obtenidas en los análisis de la ANCOVA a las SL de las anchoas modeladas ( $SL^a \pm Sd^a = 10.882 \pm 1.336$  cm); c) Histogramas representando las M-Prot de las anchoas modeladas obtenidas tras aplicar para cada año las ecuaciones obtenidas en la ANCOVA a una longitud estándar y a una desviación estándar media global de todas las anchoas analizadas. Las ecuaciones de las regresiones se muestran en la Tabla 16.  $SL^a = SL$  de las anchoas adultas (edad 1+).

Por otra parte, en el caso de las proteínas el análisis de la ANCOVA mostró una pendiente igual para las cuatro regresiones doble logarítmicas de las proteínas frente a SL, pero con diferente intercepto para cada recta. Así, aunque el incremento porcentual en proteínas musculares fue el mismo para los cuatro años (aumentaron su contenido inicial en 2.2 veces), las del año 2015 siempre tuvieron menos proteínas que el resto de los años. Por el contrario, en el año 2008 siempre fueron las que más proteínas tuvieron (Figura 15 y Tabla 16).

Tabla 16: Ecuaciones de los resultados experimentales originales (Ecuaciones originales) y las de las resultantes de las ANCOVAs (Resultados ANCOVA) de la Figura 20 de las regresiones doble logarítmicas de M-Prot frente a SL para los diferentes años (2007, 2008, 2015 y 2016). a= Intercepto u Ordenada en el origen de la recta de regresión. b= Pendiente de la recta de regresión.

Año	N	Ecuaciones originales		Resultados ANCOVA		
		$r^2$	a	b	a	b
2007	170	0.805	0.021	3.002	-0.094	3.111
2008	95	0.875	-0.204	3.233	-0.079	3.111
2015	80	0.936	-0.289	3.264	-0.133	3.111
2016	66	0.926	-0.160	3.162	-0.104	3.111

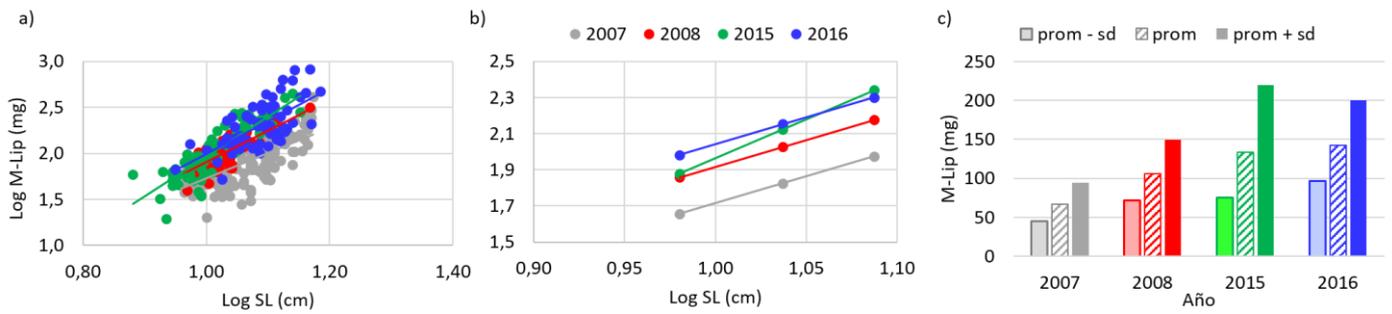


Figura 16: Resultados de las anchoas adultas. a) Regresiones doble logarítmicas de los datos originales de los lípidos musculares (M-Lip) frente a la longitud estándar (SL) para los diferentes años estudiados (2007, 2008, 2015 y 2016); b) Rectas de regresión doble logarítmicas de M-Lip frente a SL resultantes tras aplicar las ecuaciones obtenidas en el análisis de la ANCOVA a las SL de las anchoas modeladas ( $SL^a \pm Sd^a = 10.882 \pm 1.336$  cm); c) Histogramas representando las M-Lip de las anchoas modeladas obtenidas tras aplicar para cada año las ecuaciones obtenidas en la ANCOVA a una longitud estándar y a una desviación estándar media global de todas las anchoas analizadas. Las ecuaciones de las regresiones aparecen en la Tabla 17.  $SL^a$  = SL de las anchoas adultas (edad 1+).

Por último, en lo referente al contenido lipídico muscular, la ANCOVA reveló que los años 2007, 2008 y 2016 incrementaron en igual proporción sus M-Lip (2.1 veces el M-Lip inicial), las anchoas del año 2015 lo hicieron en mayor proporción, incrementando x2.9 su M-Lip inicial. Por ello, aunque cuando las anchoas de ese año tuvieron una longitud de 9.46 cm no fueron las que más lípidos tenían en el músculo, debido a que su pendiente fue tan hiperalométrica ( $b=4.329$ ), cuando alcanzaron una longitud de 12.23 cm, fueron las que más lípidos tenían en sus músculos. Por el contrario, debido al bajo valor del intercepto ( $a=-1.260$ ), las anchoas del año 2007 nunca alcanzaron los valores del resto de los años en ninguna de las longitudes del rango modelado (SL entre 9.56 y 12.23 cm) (Figura 16 y Tabla 17).

Tabla 17: Ecuaciones de los resultados originales (Ecuaciones originales) y las de las resultantes de las ANCOVAs (Resultados ANCOVA) de la Figura 16 de las regresiones doble logarítmicas de M-Lip frente a SL para los diferentes años (2007, 2008, 2015 y 2016). a= Intercepto u Ordenada en el origen de la recta de regresión. b= Pendiente de la recta de regresión.

Año	Ecuaciones originales				Resultados ANCOVA	
	N	$r^2$	A	b	a	b
2007	170	0.530	-1.039	2.766	-1.260	2.975
2008	95	0.593	-1.472	3.379	-1.059	2.975
2015	80	0.778	-2.365	4.329	-2.365	4.329
2016	66	0.437	-1.561	3.553	-0.933	2.975

### 3.3.3 Mortalidad invernol

La mayor mortalidad fue la estimada para el invierno de 2007-2008 y el del año 2015-2016, en ambos casos con más del 96 % de mortalidad (Figura 17). El invierno con menor mortalidad fue el de 2008-2009 (92.39 %).

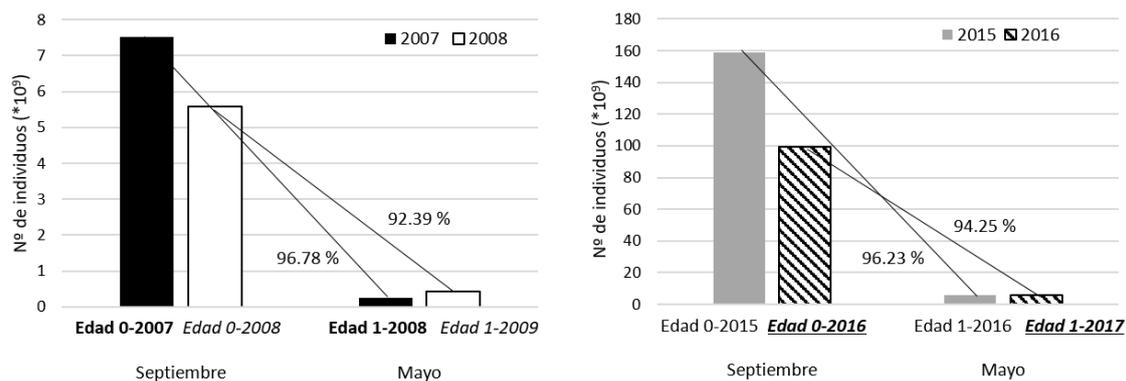


Figura 17: Estima del número de juveniles (edad 0) en septiembre de los años 2007, 2008, 2015 y 2016, y estima del número de adultos (edad 1) en mayo del siguiente año correspondiente: 2008, 2009, 2016 y 2017. Así mismo, se ha representado la mortalidad invernal estimada, en porcentaje, de cada invierno.

Los porcentajes con respecto al peso vivo más bajos de los componentes bioquímicos del músculo y, también los de la materia orgánica muscular, se encontraron en las anchoas de septiembre de 2007. Por el contrario, los porcentajes más altos se dieron en las anchoas de septiembre de 2016 (Tabla 18), aunque en el caso del porcentaje de los lípidos no se apreciaron diferencias significativas respecto al año anterior.

Tabla 18: Medias y desviación estándar de los porcentajes de los componentes bioquímicos (prot = proteínas, lip = lípidos, CH = carbohidratos) y de la materia orgánica (MO) del músculo (M), con respecto al peso vivo del mes de septiembre de los años 2007, 2008, 2015 y 2016. Las diferencias no significativas aparecen en cursiva.

Año	% M-Prot	p	% M-Lip	P	% M-CH	p	% M-MO	p
2007	9.32 ± 2.02	<0.0001	0.43 ± 0.17	<0.0001	0.13 ± 0.05	<0.0001	9.87 ± 2.15	<0.0001
2008	10.60 ± 2.12		0.74 ± 0.19		0.19 ± 0.07		11.53 ± 2.27	
2015	9.54 ± 1.94	<0.0001	1.00 ± 0.38	<i>0.403</i>	0.23 ± 0.09	<0.0001	10.77 ± 2.16	<0.0001
2016	11.05 ± 1.22		1.03 ± 0.35		0.33 ± 0.12		12.41 ± 1.32	

Por último, las DET de los años 2007 y 2015 también fueron las más bajas, dato éste que vuelve a recalcar el relativamente mal estado de condición de las anchoas de esos años (Tabla 19).

Tabla 19: Medias y desviaciones estándar de las densidades energéticas totales (DET) del mes de septiembre de los años 2007, 2008, 2015 y 2016, así como los resultados del test de Student (p).

Año	DET (J/mg PV)	P
2007	2.399 ± 0.525	<0.0001
2008	2.814 ± 0.558	
2015	2.672 ± 0.539	<0.0001
2016	3.058 ± 0.334	

### 3.4 Discusión

#### 3.4.1 Juveniles

Las tallas de las anchoas juveniles utilizadas en este capítulo están todas dentro del rango

habitual de tallas encontradas para los juveniles en el mes de septiembre (3-15 cm) en el Golfo de Bizkaia (Boyra *et al.*, 2013), por lo que, en principio, cabe pensar que nuestra muestra constituye una buena representación de la población. Sin embargo, al profundizar en la distribución detallada de esos rangos de longitudes en categorías o grupos definidos según criterios cronológicos (año de recogida de las muestras) se observa que los rangos de longitudes no fueron iguales todos los años, por lo que, los resultados en los que la SL era la variable independiente podrían verse afectados por esta circunstancia, sobre todo si, cualquiera que fuera la variable dependiente estudiada, esta variara alométricamente con respecto a la SL.

Los dos primeros años de estudio (2007 y 2008) se enmarcan en un periodo de bajas biomásas y fallos en el reclutamiento (con la pesquería incluso cerrada). Este hecho se reflejó, en particular en el año 2008, en una distribución escasa de anchoa en la plataforma Cantábrica que limitó la posibilidad de muestreo en la zona. Por el contrario, los dos últimos años estudiados en este capítulo (2015 y 2016) se sitúan dentro del periodo con una población de anchoa en buen estado, vale decir, con datos elevados de biomasa; fue, por lo tanto, posible la recogida de muestras más abundantes de individuos y en mayor número de puntos. (ver ICES, 2020).

Es inherente a casi todo evento pesquero su estocasticidad geográfica como consecuencia de que las poblaciones de anchoas son intrínsecamente errantes y se desplazan siguiendo rutas sólo hasta cierto punto previsibles, tanto por su amplitud espacial como por su variabilidad interanual al albur de la temperatura del agua y la distribución más o menos aleatoria de las áreas ricas en alimento que son activamente buscadas por las anchoas (Irigoien *et al.*, 2008). Dado que la campaña JUVENA prospecta todo el Golfo de Bizkaia es asumible pensar que, a pesar de las diferencias en número y área de captura de los juveniles de anchoa, éstas son una buena muestra representativa de la población existente cada año.

La pendiente de la relación entre peso vivo y longitud estándar del año 2007 siempre fue significativamente hipoalométrica, es decir, las anchoas de ese año ganaban menos peso con respecto a la talla que las del resto de años. Si el crecimiento de las anchoas sigue una curva de crecimiento de tipo logístico, es decir, que se ajuste a una ecuación tipo von Bertalanffy (Lester *et al.*, 2004) o a una de tipo Gompertz (Jones, 2002), y la talla máxima de *Engraulis encrasicolus* es de alrededor de 20 cm (<https://www.fishbase.se/summary/66>), en una curva sigmoidea (Sinovčić & Zorica, 2006) perfectamente simétrica, su punto de inflexión se situaría en los 10 cm, que es aproximadamente la talla ( $SL_{pa} \pm S_{da} = 9.238 \pm 0.907$  cm) de las anchoas analizadas el año 2007. El punto de inflexión marca la edad, directamente relacionada, aunque de forma compleja, con la talla, a partir de la cual el crecimiento se ralentiza. Esa ralentización del crecimiento puede ser debida a factores endógenos de tipo epigenético o a factores exógenos, como podrían ser los ambientales, los alimentarios, etc. No hay que olvidar que ese año de 2007 la población de anchoas del Golfo de Bizkaia seguía sin recuperarse completamente del colapso poblacional ocurrido un quinquenio antes. Sinovčić & Zorica (2006) registraron numerosos casos de hipoalometría en el Adriático medio, frente a Croacia. Por ejemplo, un valor de  $b = 2.4$  reportado por Sinovčić & Zorica (2006) correspondió a ejemplares entre 13.1 y 16.8 cm de longitud total y de >3 años de edad. Esos ejemplares estarían claramente más cerca de la longitud asintótica (la ya citada de  $\approx 20$  cm) que los nuestros de 2007, de ahí su bajo valor del parámetro  $b$ . Froese (2006) recomendaba revisar con detenimiento cualquier valor de la  $b$  que estuviera alejado del rango  $2.5 < b < 3.5$ , por lo que, en nuestro caso, tendríamos que tener mucho cuidado con las anchoas “grandes” del año 2007. Koutrakis & Tsikliras (2003) también encontraron hipoalometría ( $b = 2.728$ ) en *Engraulis encrasicolus* del mar Egeo.

En el caso de las anchoas “pequeñas” de los años 2008 y 2016, también aquellas mostraron crecimiento hipoalométrico, es decir, los individuos pesaban menos de lo que les correspondería según su longitud. En el Capítulo 1, se encontró que tomando como referencia nuestra base de

datos (sin atender ni a la talla ni al año), las anchoas sufrían un cambio en el comportamiento fisiológico a los 6.3 cm. Sin embargo, al analizar en mayor detalle ese dato se observó que, tanto en el año 2008 como en el año 2016, ese cambio de comportamiento fisiológico ocurría a una talla menor: a los 5.5 cm en 2008 y a los 6.1 cm en el año 2016. Este cambio venía a indicar que, a partir de esa talla, las anchoas podrían empezar a almacenar porcentualmente más lípidos que proteínas con lo que se produciría un enriquecimiento en lípidos de la MO. Cuando se analiza el peso vivo, también se toma en cuenta el peso del agua o, dicho de otra manera, el porcentaje de hidratación. Debido a la hidrofobicidad de los lípidos, una mayor acumulación de este tipo de componente bioquímico trae como consecuencia una rebaja en el porcentaje de hidratación, toda vez que cuando se acumulan constituyentes hidrófilos, estos provocan el depósito de cantidad de agua de hidratación y de adsorción. Así por cada gramo de glicógeno acumulado como substancia de reserva, se acumulan, indefectiblemente, 2 gramos de agua de hidratación (Berg *et al.*, 2008). Por lo tanto, en ese caso un gramo de glicógeno contribuiría en tres gramos al peso vivo y sólo 1 al peso seco. Por el contrario, debido a que cuando se acumulan lípidos estos lo hacen “secos”, 1 gramo de lípido de reserva contribuiría en 1 gramo al peso vivo y en otro al seco, siendo, por tanto, su porcentaje de hidratación del 0%. En última instancia, en circunstancias de acumulación de lípidos o, alternativamente, de proteínas y carbohidratos un peso seco igual de anchoas se vería reflejado en un menor peso vivo en el primero de los supuestos.

El año 2015 la SL media de las anchoas era un 13 % más baja que en el caso anterior (7 años antes). Puede surgir la duda de cómo es posible que los individuos recogidos en un año en el que la pesquería permanecía cerrada porque se constataba que la población de anchoa del Golfo de Bizkaia estaba en mala situación biológica, tuvieran mayor talla que las nacidas en un año “normal” (en año 2015 había entre 20 y 25 veces más biomasa de anchoa (28253 Tm) (ICES, 2016) en el Golfo de Bizkaia que en 2008 (ICES, 2020). Pueden esgrimirse dos razones. En el año 2007, con la pesquería cerrada, el número o proporción de individuos adultos de elevada talla podía haber sido relativamente elevado, lo que podía haber adelantado la puesta de ese año, ya que los individuos grandes suelen ser los primeros en iniciar la freza y producir huevos de mayor tamaño (Guevara Fletcher, 2011; Motos *et al.*, 1996; Sanz & Uriarte, 1989). La baja biomasa de anchoa presente en el mar aquellos años haría que la competencia intraespecífica por el alimento fuera reducida para las larvas después de que estas hubieran agotado el vitelo e iniciaran su primera alimentación, con lo que el crecimiento inicial pudo ser bueno. Bien al contrario, en el año 2015 se registró la mayor cantidad de biomasa de anchoa de la serie temporal reciente, por lo que las anchoas pequeñas de ese año, cuando aún tenían sus habilidades natatorias limitadas, podrían haber encontrado una gran competencia por el alimento por parte de sus congéneres, de igual o superior tamaño, quedando así limitado su crecimiento. El alto valor de la pendiente ( $b= 3.178$ ), sin embargo, sería indicativo de una rápida mejora en su Relación Peso-Longitud debido, quizá, a una mejora en la disponibilidad de alimento o a una menor competencia por el alimento (¿porque las mayores habían migrado?). La hiperalometría estaría indicando que se estaba ganando peso más rápidamente que lo que correspondería por crecimiento longitudinal. Es decir, las anchoas estarían “engordando”. En este caso el crecimiento en 1.1 cm se saldó con una ganancia ponderal en peso vivo de 822 mg, multiplicando así el PV de las anchoas pequeñas por 2.8. Por su parte Irigoien *et al.* (2008) trabajando con la misma población de anchoas del Golfo de Bizkaia a lo largo de los años 2004 y 2005 (no limitándose como en nuestro caso al mes de septiembre) encontraron un valor de  $b= 3.361$  ( $n= 3001$ ,  $r^2= 0.9901$ , también hiperalométrico y muy similar al nuestro).

### **Caracterización energética**

Cuando se estudió la Densidad Energética Total, resultó que en todos los años estudiados la DET fue independiente a la longitud de la anchoa, de tal manera que las rectas de regresión de la

DET frente a SL eran prácticamente paralelas al eje de abscisas, lo que provocó que el coeficiente de determinación ( $r^2$ ) fuera tan bajo que la significación estadística de la regresión fuera prácticamente nula en la mayoría de los casos. Esta misma circunstancia podía observarse en el artículo de Tirelli *et al.* (2006), Trudel *et al.* (2005) o en el de Dubreuil & Petitgas (2009), artículo en el que, a la vista de la dispersión de los puntos, se limitan a señalar, sin ningún apoyo matemático explícito, que las densidades energéticas son un 30 % mayores en otoño que en invierno y primavera.

Schloesser & Fabrizio (2015) encontraron, por combustión en bomba calorimétrica de homogeneizado de peces enteros eviscerados, valores de densidad energética algo superiores a nuestras DET, que variaron entre el  $2.249 \pm 0.506$  de las anchoas “pequeñas” de 2015 y el  $3.109 \pm 0.454$  de las anchoas “grandes” del año 2008. Schloesser & Fabrizio (2015) registraron valores de  $4.137 \pm 0.538$  J/mg en la platija de verano (*Paralichthys dentatus*),  $4.700 \pm 1.018$  J/mg en la corvina atlántica (*Micropogonias undulatus*) y  $5.032 \pm 0.658$  J/mg en la lubina rayada (*Morone saxatilis*). Valores más extremos fueron registrados por Rand *et al.* (1994) en la pinchagua (una especie perteneciente a la familia de los arenques) (*Alosa pseudoharengus*) en la que en 1979 en el lago Michigan determinaron mediante bomba calorimétrica una densidad energética tan alta como  $6.259$  J/mg de peso húmedo (comparable a lo que nosotros tomaríamos por Peso Vivo) en ejemplares a los que se les había abierto y vaciado el estómago. El valor tan alto de DET nos hace pensar que la grasa mesentérica no se retiró. En todo caso, los autores hicieron constar que los valores de DET en esa especie habían ido variando con los años, pero que hacia finales de la década de los 80 del siglo pasado se habían estabilizado en torno a los  $4.6$  J/mg de peso vivo. Achacaron el descenso en la densidad energética a un descenso de la productividad del lago Michigan. Takahashi *et al.* (2001) encontraron en ejemplares maduros, es decir con el genital desarrollado, de la anchoa japonesa (*Engraulis japonicus*) valores de DET de  $6.3$  J/mg de peso vivo.

En nuestra misma especie de anchoa (*Engraulis encrasicolus*) del Golfo de Bizkaia, Dubreuil & Petitgas (2009) trabajando también con bomba calorimétrica pero esta vez quemando anchoas enteras, sin eviscerar, pescadas en otoño, registraron densidades energéticas, referidas al peso húmedo, de  $5.27 \pm 0.58$  J/mg en anchoas pequeñas (de Longitud Total ( $L_T$ ) < 10 cm) y de  $6.70 \pm 0.93$  J/mg en anchoas medianas ( $10 < L_T < 14$  cm) y, referidas al peso seco, de  $21.07 \pm 1.83$  J/mg en anchoas pequeñas ( $L_T < 10$  cm) y de  $23.75 \pm 1.46$  J/mg en anchoas medianas ( $10 < L_T < 14$  cm). De la misma manera, Tirelli *et al.* (2006) encontraron que la densidad energética de la anchoa en el mar Adriático en el mes de octubre era de entre  $4.34$  y  $7.02$  J/mg. Cabe mencionar que en el caso de Tirelli *et al.* (2006) en dicho cálculo de la DET en el mes de octubre, estaban incluidos tanto los juveniles como los adultos, por lo que los datos más altos de la densidad estarán relacionados seguramente con los adultos, y los más bajos, con los juveniles.

Con las cautelas necesarias, porque los datos de la bibliografía han sido obtenidos analizando diferentes especies de peces, en diferentes épocas del año, en diversos estados de desarrollo, además de que las metodologías empleadas han sido dispares, creemos que nuestros resultados admiten la comparación directa con los de la bibliografía. Uno de los casos más parecidos a los nuestros podría ser el de Arrhenius (1998) porque está referido al músculo del espadín del Báltico (*Sprattus sprattus*) en el que registra una variación de densidad energética desde los  $3.7$  J/mg de peso húmedo de agosto a los  $5.3$  J/mg de principios de noviembre. En nuestro caso la Densidad Energética del músculo respecto al peso húmedo fue de  $5.143 \pm 0.779$  J/mg.

Cabe decir que, aunque con poca significación estadística, la pendiente de la recta de regresión de DET vs. SL tenía signo positivo, por lo que cabe deducir que las anchoas más grandes tienen

mayor riqueza energética, resultado este que es el habitualmente encontrado en la bibliografía (Hart *et al.*, 1940; Rand *et al.*, 1994; Sinclair *et al.*, 2015; Trudel *et al.*, 2005). Por ejemplo, Van de Putte *et al.* (2006) encontraron que la DET en el pez linterna *Electrona antarctica* se incrementó desde los 26.9 J/mg de peso seco en juveniles de menos de un año hasta los 32 J/mg de peso seco en ejemplares de tres años de edad.

En nuestro estudio de la densidad energética total de *Engraulis encrasicolus* “grandes”, el año 2007 fue el menos favorable debido a que fue el año en el que tuvieron los valores más bajos. Por el contrario, las anchoas del año 2008 fueron las más favorecidas, debido a que mostraron los valores más altos. Es decir, las anchoas del año 2007 tuvieron menos energía por unidad de peso vivo que los demás años, por lo que tenían menos energía con la que poder enfrentarse al invierno. De la misma manera, los valores más altos de DET de las anchoas del año 2008, indicarían que tenían más energía por unidad de peso vivo que el resto de los años, por lo que podrían hacer frente al invierno mejor que los otros años.

En el caso de las anchoas “pequeñas”, las anchoas del año 2015 fueron las que menor densidad energética tuvieron, por lo que, estas anchoas pequeñas fueron las que peor pudieron enfrentarse a las condiciones adversas de su primer invierno. A la vista de los aún más bajos valores de las DET de las “grandes” y de las adultas del año 2007, y aunque en este estudio no dispongamos de las anchoas “pequeñas” de este año, seguramente las “pequeñas” de ese año 2007 estarían aún en peor condición que las de 2015.

Por otro lado, la energía muscular tanto la de las anchoas “grandes” como la de las “pequeñas” mostró un patrón de variación similar al del PV, excepto en el año 2007. Atendiendo a su PV, las anchoas de ese año fueron las más pesadas, pero, sin embargo, fueron las que menos M-E tuvieron. Los componentes bioquímicos más importantes de la materia orgánica del músculo son las proteínas y los lípidos (Venugopal & Shahidi, 1996). El hecho de que fuesen las más pesadas pero que, a su vez, tuvieran la menor cantidad de M-E, o lo que sería prácticamente lo mismo, menos materia orgánica, probablemente indicaría que, o bien el normal crecimiento temprano por hiperplasia no había sido seguido por un suficientemente vigoroso crecimiento por hipertrofia, es decir por llenado de las células con materiales de reserva, o bien las anchoas de la cohorte de 2007 ya para septiembre habrían pasado o estaban pasando por un período de balance energético negativo, de tal manera que la materia orgánica de sus células habría sido en parte consumida quedando sus células llenas de agua al objeto de mantener en lo posible el tamaño celular y, por tanto, la estructura básica de sus tejidos y órganos. De todo ello cabría deducir que, probablemente, su estado de condición no sería lo suficientemente bueno como para afrontar con las suficientes garantías energéticas los probables períodos de inedia del siguiente invierno. Una situación parecida fue observada en las larvas de gadoides en las cuales la inanición dio lugar a un aumento de la flotabilidad debido al aumento del contenido de agua de los tejidos y a la disminución de los niveles de proteínas (Frank & McRuer, 1989), de modo que las larvas en malas condiciones tendían a situarse en la parte superior de la columna de agua (Conway *et al.*, 1998)

Como en las anchoas juveniles el tamaño del hígado es casi insignificante, la M-E y la DET están estrechamente relacionadas. Así, en las anchoas donde la M-E es máxima (2008), también la DET muestra los valores más altos (2008); y, por el contrario, cuando la M-E es la más baja de las registradas (2007), también la DET muestra sus valores mínimos (2007).

### **Proteínas (M-Prot) y Lípidos Musculares (M-Lip)**

Tomando los datos de las longitudes estándar de las anchoas de todos los años y aplicándoles

las ecuaciones de la Tabla 2, se deduce que las anchoas modeladas de 2008, las más pequeñas, al crecer dos unidades estándar de longitud (2.334 cm), incrementaron su biomasa de proteínas y lípidos en 628.98 mg de los cuales 585.67 mg (el 93 %) correspondieron a proteínas y 43.31 mg (el 7 %) a lípidos. Sin embargo, las anchoas de 2007, las más grandes, al crecer la misma longitud, aumentaron su peso en 507.79 mg de los cuales 487.0 mg (el 95.9 %) correspondieron a proteínas y 20.83 mg (el 4.1 %) a lípidos.

Tanto la capacidad de almacenamiento de reservas como el consumo energético suelen estar estrechamente relacionados con el tamaño del cuerpo. La variabilidad temporal en el tamaño de las reservas de energía somática se considera que es una adaptación generalizada a la estacionalidad en los animales (Pond, 1981; Witter & Cuthill, 1993). Por ejemplo, los peces de las poblaciones de latitudes bajas suelen mostrar menor variación temporal en el tamaño de sus reservas energéticas que los pertenecientes a aquellas poblaciones de latitudes altas (Meffe & Snelson, 1993). Durante las temporadas en las que, o bien hay una disponibilidad reducida de alimentos, lo que suele conllevar una reducción en la ingesta de energía, o bien se produce un mayor gasto energético, la supervivencia a una época adversa puede depender del tamaño de las reservas somáticas de energía. Los individuos de mayor tamaño y aquellos con mayor almacenamiento de energía en una forma rápidamente utilizable (principalmente lípidos), tienen una mayor probabilidad de sobrevivir a períodos de escasez intensa de recursos, como pueden ser los que se dan durante los templados inviernos septentrionales. Esta combinación de presiones selectivas indica que el ya mencionado conflicto sobre la demanda por un suministro limitado de energía es más intenso en los peces más pequeños de las clases de edad más jóvenes (Post & Parkinson, 2001).

Está ampliamente descrito en la literatura sobre el tema que al final de la primera temporada de crecimiento, como preparación para poder hacer frente a las desfavorables condiciones invernales, los ejemplares juveniles de la zona templada norte deben enfrentarse al dilema de una doble estrategia de supervivencia (Post & Parkinson, 2001). Pueden optar por desarrollar el componente somático (muscular) para perfeccionar las aptitudes natatorias para, de esa manera, mejorar, bien las habilidades alimentarias, bien las escapatorias; o, alternativamente, también pueden optar por dar preferencia a la acumulación de la cantidad de reservas necesaria para poder superar, con una cierta holgura, las restricciones energéticas impuestas por unas condiciones invernales “normales”, vale decir, a las que los individuos de esa población estén adaptados (Henderson *et al.*, 1988). Evidentemente, las condiciones medioambientales “normales” del invierno a las que estén adaptadas las poblaciones de *Engraulis encrasicolus* del mar Céltico probablemente serán condiciones medioambientales “extremas” para las poblaciones de la misma especie residentes en las cercanías de la costa cantábrica. Seguramente existirá un sustrato genético diferente en una u otra población; es decir, habrá genotipos específicos que codifiquen fenotipos con peculiaridades que permitan la supervivencia del individuo en un biotopo en el que los portadores de otros alelos perecerían. En el caso de optar por la opción muscular, es evidente que el anabolismo proteico será el preeminente, en tanto que si se opta por la acumulación de reservas será el metabolismo lipídico el que estará potenciado.

En el Golfo de Bizkaia desde, al menos, el comienzo del otoño se va a empezar a dar una disminución de la disponibilidad de alimento para la anchoa (Beaugrand *et al.*, 2000; Fanjul *et al.*, 2017; Valdés *et al.*, 2007; Villate, 1991), por lo que, ante una oferta energética menguante y cada vez más limitante, es cada vez más apremiante dar la respuesta fisiológica más adecuada posible para la resolución del conflicto por la asignación de recursos a una u otra opción estratégica. En ambos casos hay unos mínimos que todo patrón de reparto de energía, si es

adaptativo, tiene que cumplir. Debe de alcanzarse un tamaño lo suficientemente grande como para proporcionar al individuo juvenil una solvencia física mínima que le permita adoptar los comportamientos de riesgo necesarios para la adquisición de la energía indispensable para hacer frente a los altos costos energéticos de la movilidad y el crecimiento somático, todo ello a la vez que escapa de la depredación. Simultáneamente, debe de tener un depósito de energía con la magnitud suficiente como para garantizar el aporte energético adecuado para satisfacer las demandas derivadas del gasto metabólico de rutina durante el período invernal de inedia, que será más o menos severa dependiendo de la localidad y la climatología del año (Sogard & Spencer, 2004).

Las presiones selectivas serán particularmente intensas cuando los individuos se tienen que preparar para afrontar su primer invierno (Post & Parkinson, 2001). Si avanzada la temporada otoñal, por las razones que sean, por ejemplo, eclosión tardía del huevo o deficiencia alimentaria grave durante las fases tempranas del desarrollo post-larvario, aún no se ha alcanzado la talla mínima, la presión selectiva predominante será la de optar por derivar la mayor parte de los excedentes energéticos del momento a maximizar la tasa de crecimiento somático. Evidentemente, cuanto mayor sea el desfase entre el tamaño actual y la talla mínima a alcanzar, más intensa será la presión selectiva ejercida en esa dirección, presión que irá disminuyendo conforme el individuo se va acercando a dicha talla. Una adecuada combinación de presiones selectivas traerá como consecuencia la adopción, a partir de una cierta talla, de la estrategia alternativa de asignación de recursos, vale decir, de la que implica la maximización del almacenamiento de la energía, mayoritariamente en forma de lípidos, suficiente para sobrevivir al invierno (ver Capítulo 1 para más información). En general, durante las primeras etapas de la vida de los peces la cantidad de lípidos de reserva tiende a aumentar con la edad, lo que da lugar a que los individuos grandes tengan un mayor contenido de energía que los pequeños (Ciannelli *et al.*, 2002).

Se trata, sin duda, de cumplir con unos requisitos bioquímicos estructurales específicos de la etapa del ciclo de vida en la que se encuentra en esos momentos la anchoa, abocada a una inedia, aún incipiente, pero a medio y largo plazo inevitable (Acheampong *et al.*, 2012). Es por ello que los peces de mayor tamaño suelen ser los que proporcionalmente acumulan más lípidos y los que más probabilidades de supervivencia invernal tienen (Post & Parkinson, 2001). En el caso de que la inedia fuese tan prolongada que se agotaran las reservas lipídicas, parece que podría recurrirse a una fuente adicional de energía, vale decir, al catabolismo de proteínas musculares, pero en este caso tan extremo sería la capacidad de evitar la depredación la que se vería comprometida (Maddock & Burton, 1994).

El cambio de una a otra estrategia probablemente estará regulado hormonalmente y es posible gracias a la plasticidad fenotípica adaptativa de la anchoa del Golfo de Bizkaia en particular y la de los peces que viven en entornos estacionales en general (Huret *et al.*, 2018; Karås, 1990). Por influencia de la estocasticidad innata de los fenómenos climáticos y, en consecuencia, de los avatares alimentarios, el momento y la intensidad del cambio de estrategia puede ser muy diferente de un año a otro, variabilidad interanual a la que podrá responder la anchoa gracias a su plasticidad fenotípica adaptativa (Conover & Schultz, 1997; Schultz & Conover, 1997).

Nuestra cobertura temporal de muestreo no era, ni mucho menos, la óptima para el estudio del cambio de estrategia de crecimiento de la anchoa juvenil en otoño, mediante el cual se pasaría de una situación inicial en la que el aumento de tamaño se produciría principalmente por enriquecimiento proteico, a otra situación alternativa en la que el incremento en biomasa se produciría fundamentalmente por aumento en la tasa de acumulación de lípidos. Nuestras

muestras fueron recogidas en un lapso temporal estrecho (mes de septiembre) y en una época del año climatológicamente de transición (temperatura del agua intermedia entre los máximos estivales y los mínimos invernales y fotoperíodo cercano al equinocio otoñal) características ambientales estas que no van a ser las cualitativamente óptimas para esclarecer la cuestión del cambio de estrategia. Sin embargo, ese cambio de estrategia debe ser drástico e intenso en *Engraulis encrasicolus* que se hace aparente incluso en resultados de experimentos (como el nuestro) no diseñados para sacarla explícitamente a la luz.

Los datos ambientales de los que disponemos, no pueden explicar los valores y patrones que encontramos. La temperatura del agua es uno de los factores más influyentes, debido a que influye en el desarrollo de los huevos, larvas y juveniles; en la alimentación y su disponibilidad; en la respiración y en la tasa metabólica (fuera del rango óptimo, la respiración y las tasas metabólicas aumentan); y, en los patrones del bloom del fitoplancton y zooplancton (puede adelantarse o retrasarse, así como marcar el máximo del bloom) (Bakun *et al.*, 2010; Barroeta *et al.*, 2017; Cushing, 1975; Fanjul *et al.*, 2017, 2018; Hurst, 2007; Txurruka *et al.*, 2020). Aun así, la fuerza del oleaje, las corrientes y el viento ejercerán sobre la dispersión del alimento y sobre la capacidad de las anchoas juveniles de encontrar el alimento (mayores vientos, corrientes y oleajes disminuirán la capacidad de los juveniles de poder encontrar y alcanzar el zooplancton). El fotoperíodo es otro factor (que junto con la temperatura), influye en la tasa de crecimiento de los peces, cualidad que, por lo general, se incrementa con el aumento de la longitud del día (Karås, 1990). Esa influencia es particularmente notable en depredadores visuales y, por tanto, comedores principalmente diurnos, como lo es la anchoa. En otoño, la menor duración del día y el descenso de la temperatura del agua actúan de manera conjunta para reducir la disponibilidad de alimentos y, en consecuencia, ralentizar el crecimiento de los peces (Karås, 1990). Por otra parte, se espera que cuanto mayor sean los caudales de Adur y Garona, mayor serán las zonas bajo las influencias de sus plumas. Sin embargo, las corrientes y el viento también influirán en el tamaño y dirección de las plumas. Además, dichos caudales y plumas solo afectarán a los juveniles que se encuentren en esas zonas. Aldanondo *et al.* (2010), Boyra *et al.* (2016), Irigoien *et al.* (2007) y Uriarte *et al.* (2001) encontraron que, a principios de verano, las larvas y juveniles son transportadas hacia zonas del cantil, alejándose de la costa, pero que a medida que alcanzaban mayor capacidad de natación y se acercaba el verano, migraban otra vez hacia las zonas costeras. Es por ello, que dichas plumas fluviales no ejercerán ninguna influencia sobre los juveniles que se encuentran alejados de la costa. En estudios realizados por Zarraonandia *et al.* (2009) y más tarde Borrell *et al.* (2012), Zarraonandia *et al.* (2012) y Montes *et al.* (2016) mostraron dos grupos genéticos poblacionales, anchoas denominadas “de playa” y las denominadas “off-shore”, con diferencias también morfológicas, siendo las “de playa” más pequeñas, y en mayor abundancia en la pluma del Garona. Dichas diferencias genéticas y morfológicas podrían también influir en las características bioquímicas de los individuos. Por último, el porcentaje del peso estomacal sobre el peso vivo, aunque puede dar una idea de cómo están alimentados, solo sería de los últimos días de vida. Sin embargo, la composición bioquímica del músculo no es debido solo a la última semana de vida (Garrido *et al.*, 2008). Por ello, para futuras investigaciones, sería conveniente tener los datos bióticos y abióticos (como por ejemplo los datos de abundancia de zooplancton y los estómagos de las anchoas; análisis genéticos; la fuerza de las olas, viento, etc.) de todo el año, para poder ver cómo se relacionan los patrones de estos datos ambientales con los patrones de la composición bioquímica.

### 3.4.2 Adultos

#### Peso Vivo

En 2007, la mala situación de la pesquería en términos de biomasa, parece reflejarse también en la condición de los individuos que mostraron la relación PV vs. SL más baja de las registradas

en esta Tesis ( $b=0.272$ , hipoalométrica). Si a ello le sumamos el hecho de que los individuos adultos crecen menos en longitud, esa hipoalometría sería indicativa de que los individuos adultos no estaban acumulando reservas a la velocidad que deberían, poniéndose en peligro su supervivencia invernal o quedando limitada la cantidad de recursos que podrían invertir en la reproducción en la primavera siguiente. En este caso un crecimiento de 2.68 cm en la anchoa adulta modelada se vería acompañado de un incremento de PV de 7643 mg, es decir, la anchoa adulta larga pesaría “solo” 1.8 veces más que la corta.

En el año 2008 la pesquería aún seguía cerrada y la población de anchoas todavía no se había recuperado totalmente, quizá porque las anchoas adultas seguían presentando pendientes ( $b=2.844$ ) que demostraban que las anchoas seguían creciendo hipoalométricamente, es decir, ganando menos peso del que deberían, aunque proporcionalmente algo más que el año anterior, como lo probaría el valor más alto de  $b$ . Ese año las anchoas modeladas ganaron 8353 mg de PV durante su crecimiento longitudinal, multiplicando su peso por un factor de 2.0.

El año 2015 las anchoas adultas exhibieron un crecimiento claramente hiperalométrico ( $b=3.327$ ), que vendría a corroborar el buen estado de la población, sobre todo al venir acompañado del excelente dato de la cantidad de biomasa de anchoa presente en el Golfo de Bizkaia ese año. Ese año la anchoa modelada habría ganado 9452 mg de PV y habría multiplicado su peso previo al crecimiento en longitud por 2.3, el mayor de los registrados en anchoas adultas en el curso de esta Tesis.

En el año 2016 también se observó crecimiento hiperalométrico, aunque más limitado que el año anterior ( $b=3.154$ ), quizá entre otras causas debido a que las anchoas de ese año fueron las mayores que analizamos ( $SL > 1 \pm Sd1 = 12.076 \pm 1.211$ ). En todo caso, la amortiguación del crecimiento ponderal respecto al del año anterior fue pequeña, porque su PV se incrementó en 8635 mg, es decir, se multiplicó el PV de partida por 2.2.

### **Caracterización energética**

También en lo que respecta a la densidad energética total de los adultos, las rectas de regresión correspondientes a todos los años, seguían mostrando poca dependencia respecto de la SL, aunque en todos los casos hubo un ligero incremento. Parece que en los ejemplares grandes se estaría acumulando proporcionalmente algo más de lípido que de proteína.

Así mismo, al igual que ocurría en los juveniles, la ANOVA seguida del test HDS de Tuckey mostró los valores significativamente más bajos en 2007 ( $p < 0.0001$ ) en todas las comparaciones con los otros tres años, seguido por el año 2015. Por el contrario, desde el punto de vista de sus densidades energéticas, el año más favorable fue 2016. Dicho de otra manera, las anchoas adultas de 2007 debido a su baja energía por unidad de peso vivo, estarían en peores condiciones para hacer frente al invierno que las anchoas del año 2016. Así, si entre las condiciones ambientales de los inviernos de estos dos años no hubiera diferencias, las anchoas del 2007 estarían peor preparadas para enfrentarse a la época de reproducción la siguiente primavera.

Debido a que en invierno la contribución del hígado es casi residual, la energía muscular fue reflejo de la densidad energética total. Es decir, al igual que en DET, el año 2007 fue el que mostró la pendiente más baja ( $b=2.981$ ) que el resto. Sin embargo, aunque en el año 2015 las anchoas ganaban proporcionalmente la misma cantidad de energía que en 2008 y 2016, al tener el intercepto más bajo, esas anchoas siempre tuvieron valores inferiores a estos dos años, y similares a los del 2007. De esta manera, tal y como se ha mencionado en el párrafo anterior, las anchoas de estos dos años estuvieron peor preparadas para hacer frente al invierno que los

otros dos años.

### **Proteínas (M-Prot) y lípidos musculares (M-Lip)**

En lo referente a las proteínas y lípidos musculares, lo antedicho en el apartado de los juveniles puede ser también transferido a las anchoas adultas.

Al igual que en los juveniles, tampoco en los adultos tuvieron efecto las variables ambientales de las que se dispone. Así, a la vista de la distribución interanual de los valores, está claro que el efecto observado sobre los contenidos y las densidades energéticas pudo tener múltiples causas: geográficas, reológicas, térmicas, nutricionales, etc, y toda la plétora de interacciones entre esas variables.

#### **3.4.3 Mortalidad invernal**

A tenor de los datos obtenidos en esta Tesis, los dos inviernos en los que los porcentajes de proteínas fueron inferiores al 10 % y el de la materia orgánica menor que el 11 % (2007 y 2015), la mortalidad invernal superó el 96 %. Al estudiar los porcentajes del resto de los componentes bioquímicos, puede verse que, aunque tanto el porcentaje de lípidos como el de carbohidratos fue especialmente bajo en septiembre del año 2007, no ocurrió lo mismo en septiembre del año 2015. La densidad energética está positivamente relacionada con el contenido lipídico (Rand *et al.*, 1994; Trudel *et al.*, 2005; van Pelt *et al.*, 1997), circunstancia esta de capital importancia, toda vez que, en el caso puntual de que el aporte energético externo no sea suficiente para cubrir las demandas actuales, los lípidos constituyen el primer componente bioquímico en ser catabolizado (Lloret *et al.*, 2014). Sin embargo, al no haber relación entre un bajo porcentaje de lípidos y una alta mortalidad invernal, puede deducirse que, en dichos inviernos el porcentaje de lípidos no influyó decisivamente en la mortalidad invernal. De la misma manera, al observar las condiciones ambientales de dichos inviernos (Tabla 1), se pudo constatar que en ninguna de las variables medidas que se registraron valores extremos que pudieran correlacionarse con los datos de mortalidad invernal.

Tanto la intensidad de la selección por tamaño como la magnitud general de la mortalidad invernal pueden variar de forma interanual. Para que la mortalidad selectiva por tamaño ocurra, debe existir, por una parte, un amplio grado de variación en el tamaño corporal dentro de la cohorte, a la vez que, por otra, debe producirse una alta mortalidad no aleatoria (Sogard, 1997). Si el tamaño corporal medio antes del invierno es relativamente grande en los individuos de la cohorte más joven, la mortalidad desproporcionada de los peces pequeños puede ser inobservable o débilmente perceptible en determinados años debido a que menos individuos son todavía lo suficientemente pequeños como para ser susceptibles de sufrir un estrés invernal que los aboque a la muerte (Hurst & Conover, 1998). Sin embargo, si las tasas de crecimiento juvenil durante el otoño dependen negativamente de la densidad de individuos en la población, las clases de año numéricamente grandes pueden dar como resultado la existencia de muchos individuos pequeños, que son más susceptibles a la mortalidad por frío al comienzo del invierno (Ludsin & DeVries, 1997). En contraposición a lo antedicho, en inviernos rigurosos, las altas tasas de mortalidad pueden afectar negativamente a toda una cohorte, independientemente del tamaño del individuo (McCollum *et al.*, 2003; Michaletz, 2010; Pangle *et al.*, 2005). De la misma manera, Post *et al.* (1997) observaron que hay una fuerte selección por tamaño causada por la escasez o privación de alimento en los extremos de la distribución de algunas especies, especialmente en el extremo norte del rango de distribución. En última instancia, la existencia y la intensidad de la mortalidad dependiente del tamaño durante el invierno pueden estar

influenciadas por varios factores, incluidos los datos demográficos de las cohortes y la severidad del invierno (Anderson & Scharf, 2014; Shuter & Post, 1990).

Con ello, puede deducirse que, siendo las condiciones ambientales invernales las habituales, en aquellos años en los que en el mes de septiembre los porcentajes de proteínas y materia orgánica del músculo sean inferiores al 10 % y el 11 % del peso vivo, las anchoas tienen altas probabilidades de sufrir una elevada tasa de mortalidad invernal. Posiblemente, en esa situación, la fracción muscular de la anchoa carezca de la suficiente fortaleza física para garantizar, por una parte, una natación eficiente y, por otra, la robustez corporal mínimamente adecuada para resistir las agresiones mecánicas de las turbulencias de las marejadas invernales. En efecto, Peterman & Bradford (1987) pusieron de manifiesto la correlación existente entre el aumento del número de períodos de mar en calma y el descenso de la tasa de mortalidad larvaria en *Engraulis mordax* frente a la costa sur de California. Se podría pensar que este sería el caso del invierno de 2008 en el que en septiembre el porcentaje proteico en el músculo fue superior al 10 % y la mortalidad invernal estimada fue del 92.4 %.

Por lo tanto, cuanto más adversas y severas hayan sido las condiciones bioambientales –es decir, las situaciones dependientes de factores biológicos tales como una mayor intensidad de depredación o menor disponibilidad de alimento, o ambientales, como episodios de oleaje excepcionalmente fuertes que sometan a los individuos a enérgicas agresiones mecánicas– menor será la probabilidad de supervivencia de individuos que carezcan de una especial fortaleza (Baali *et al.*, 2017). En consecuencia, podría inferirse que, cuando después del invierno se tomen muestras de la población de anchoas en los años en los que la mortalidad invernal haya sido especialmente elevada, mayor será la probabilidad de encontrar individuos con porcentajes de proteínas y lípidos más altos que los hallados en los años en los que la mortalidad invernal haya sido particularmente baja. En todo caso, para verificar la validez de este supuesto, sería necesario un seguimiento con mayor frecuencia y durante una serie temporal más larga que la que ha sido analizada en este trabajo de Tesis. Probablemente, por pura economía experimental, ese estudio tendría que quedar restringido a unas pocas estaciones de muestreo situadas en localizaciones fijas.

### **3.5. Conclusiones**

- Las anchoas juveniles denominadas “pequeñas” del año 2016 fueron, en referencia a su peso vivo, las más pesadas y con mayor densidad energética, por lo que fueron las que, al menos teóricamente, en mejor estado se enfrentarían al invierno. Por el contrario, las “pequeñas” del 2015 fueron las que menor densidad energética tuvieron, por lo que fueron las que, en principio, en peor condición se enfrentarían al invierno. A pesar de ello, no hubo ninguna variabilidad interanual estadísticamente significativa ni en el contenido energético muscular ni en los componentes bioquímicos de este órgano.
- Por otra parte, las anchoas juveniles denominadas “grandes” del año 2015 fueron las más livianas. A pesar de que las del año 2007 fueron, en referencia a su peso vivo, las más pesadas, fueron, junto con las de 2015, las que menor densidad energética tuvieron, por lo que fueron las que, en principio, en peor condición se enfrentarían al invierno.
- Las anchoas “grandes” mostraron diferencias interanuales en el contenido energético y composición bioquímica del músculo. Así, las anchoas del año 2008 fueron las que más energía y contenido proteico tuvieron en el músculo. Por el contrario, las anchoas del año 2007 fueron las que menos energía y menos contenidos proteico y lipídico tuvieron

en el músculo, de ahí su ya mencionada baja densidad energética y su mala condición para enfrentarse al invierno.

- Al igual que en los juveniles, en las anchoas adultas la densidad energética total de 2007 fue la más baja, y la del año 2016, la más alta. Por ello las anchoas del año 2007 se enfrentarían peor al invierno que las anchoas del año 2016, y con vistas a reiniciar la época reproductora de la primavera siguiente, probablemente las anchoas del año 2007 estarían peor preparadas que las del año 2016.
- Así mismo, las anchoas más grandes de los años 2007 y 2015 fueron las que menor contenido energético muscular tuvieron. Además, las anchoas más grandes del año 2015 fueron las que menos proteínas tuvieron, pero las que más lípidos almacenaron.
- Aquellos años en los que los porcentajes de proteínas musculares fueron inferiores al 10 % del peso vivo y la materia orgánica muscular inferior al 11 % del peso vivo, fueron aquellos en los que la mortalidad superó el 96 % (inviernos de 2007 a 2008 y de 2015 a 2016).

### **3.6. Bibliografía**

- Acheampong, E., M.H. Nielsen, A. Mitra & M.A. St. John (2012). Towards an adaptive model for simulating growth of marine mesozooplankton: A macromolecular perspective. *Ecological Modelling*, **225**: 1-18.
- Aldanondo, N., U. Cotano, M. Tiepolo, G. Boyra & X. Irigoien (2010). Growth and movement patterns of early juvenile European anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) in the Bay of Biscay based on otolith microstructure and chemistry. *Fisheries Oceanography*, **19(3)**: 196-208.
- Aldanondo, N., U. Cotano & E. Etxebeste (2011). Growth of young-of-the-year European anchovy (*Engraulis encrasicolus*, L.) in the Bay of Biscay. *Scienza Marina*, **75(2)**: 227-235.
- Allain, G., P. Petitgas & P. Lazure (2001). The influence of meso-scale ocean processes on anchovy (*Engraulis encrasicolus*) recruitment in the Bay of Biscay estimated using a 3D hydrodynamic model. *Fisheries Oceanography*, **10**: 151-163.
- Anderson, D.A. & F.S. Scharf (2014). The effect of variable winter severity on size-dependent overwinter mortality caused by acute thermal stress in juvenile red drum (*Sciaenops ocellatus*). *ICES Journal of Marine Science*, **74(4)**: 1010-1021.
- Arrhenius, F. (1998). Food intake and seasonal changes in energy content of young Baltic Sea sprat (*Sprattus sprattus* L.). *ICES Journal of Marine Science*, **55**: 319-324.
- Baali, A., H. Bourassi, S. Falah, W. Abderrazik, K. Manchih, K. Amenzoui & A. Yahyaoui (2017). Reproductive Biology of *Sardinella* sp. (*Sardinella aurita* and *Sardinella maderensis*) in the South Morocco. *Pakistan Journal of Biological Sciences*, **20(4)**: 165-178.
- Bakun, A., D.B. Field, A. Redondo-Rodríguez & S.J. Weeks (2010). Greenhouse gas, upwelling-favorable winds, and the future of coastal ocean upwelling ecosystems. *Global Change Biology*, **16(4)**: 1213-1228.
- Bănaru, D., C. Mellon-Duval, D. Roos, J.-I. Bigot, A. Souplet, A. Jadaud, P. Beaubrun & J.-M. Fromentin (2013). Trophic structure in the Gulf of Lions marine ecosystem (north-

- western Mediterranean Sea) and fishing impacts. *Journal of Marine Systems*, **111**: 45–68.
- Barroeta, Z., M.P. Olivar & I. Palomera (2017). Energy density of zooplankton and fish larvae in the southern Catalan Sea (NW Mediterranean). *Journal of Sea Research*, **124**: 1–9.
- Beaugrand, G., F. Ibañez & P.C. Reid (2000). Spatial, seasonal and long-term fluctuations of plankton in relation to hydroclimatic features in the English Channel, Celtic Sea and Bay of Biscay. *Marine Ecology Progress Series*, **200**: 93-102.
- Berkeley, S.A., M.A. Hixon, R.J. Larson & M.S. Love (2004). Fisheries Sustainability via Protection of Age Structure and Spatial Distribution of Fish Populations. *Fisheries*, **29(8)**: 23-32.
- Berg, J.M., J.L. Tymoczko & L. Stryer (2008). Carbohidratos, Capítulo 11, 303-326 pp. *In*: Bioquímica. pp. 1026. W.H. Freeman and Company, New York, USA.
- Borja, A., A. Uriarte, J. Egaña, L. Motos & V. Valencia (1998). Relationships between anchovy (*Engraulis encrasicolus*) recruitment and environment in the Bay of Biscay (1967–1996). *Fisheries Oceanography*, **7**: 375–380.
- Borja, A., A. Fontán, J. Sáenz & V. Valencia (2008). Climate, oceanography, and recruitment: the case of the Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus*). *Fisheries Oceanography*, **17(6)**: 477–49.
- Borrell, Y.J., J.A. Pinera, J.A. Sanchez Prado & G. Blanco (2012). Mitochondrial DNA and microsatellite genetic differentiation in the European anchovy *Engraulis encrasicolus* L. *ICES Journal of Marine Science*, **69(8)**: 1357–1371.
- Boyra, G., U. Martinez, U. Cotano, M. Santos, X. Irigoien & A. Uriarte (2013). Acoustic surveys for juvenile anchovy in the Bay of Biscay: abundance estimate as an indicator of the next year's recruitment and spatial distribution patterns. *ICES Journal of Marine Science*, **70(7)**: 1354–1368.
- Boyra G., M Peña, U. Cotano, X. Irigoien, A. Rubio & E. Nogueira (2016). Spatial dynamics of juvenile anchovy in the Bay of Biscay. *Fisheries Oceanography*, **25(5)**: 529-543.
- Bradbury, I.R., P.V.R. Snelgrove & P. Pepin (2003). Passive and active behavioural contributions to patchiness and spatial pattern during the early life history of marine fishes. *Marine Ecology Progress Series*, **257**: 233–245.
- Caballero, A., A. Pascual, G. Dibarboue & M. Espino (2007). Sea level and eddy kinetic energy variability in the Bay of Biscay inferred from satellite altimeter data. *Journal of Marine Systems*, **72**: 116-134.
- Ciannelli, L., A.J. Paul & R. Brodeur (2002). Regional, interannual and size-related variation of age 0 year walleye pollock whole body energy content around the Pribilof Islands, Bering Sea. *Journal of Fish Biology*, **60**: 1267-1279.
- Conover, D. O. & E. T. Schultz (1997). Natural selection and adaptation of growth rate: what are the tradeoffs?, Chapter 11, 305-332 pp. *In*: Early life history and recruitment in fish populations. pp. 632. R. C. Chambers & E. A. Tripple (Eds.). Chapman and Hall, London, UK.

- Cotano Basabe, U. (2003). Variabilidad espacio-temporal de la concentración y composición bioquímica del Seston y del material sedimentado en dos estuarios con diferente grado de alteración antrópica. Tesis Doctoral, UPV/EHU.
- Cotano, U., X. Irigoien, E. Etxebeste, P. Álvarez, L. Zaráiz, J. Maider & L. Ferrer (2008). Distribution, growth and survival of anchovy larvae (*Engraulis encrasicolus* L.) in relation to hydrodynamic and trophic environment in the Bay of Biscay. *Journal of Plankton Research*, **30(4)**: 467-481.
- Cowan, J.H. & R.F. Shaw (2002). Recruitment, Chapter 4, 88-111 pp. *In: Fishery Science: The unique contributions of early life stages.* pp. 326. L.E. Fuiman & R.G. Werner (Eds.). Blackwell Science Ltd, Oxford, UK.
- Conway, D.V.P., S.H. Coombs & C. Smith (1998). Feeding of anchovy *Engraulis encrasicolus* larvae in the northwestern Adriatic Sea in response to changing hydrobiological conditions. *Marine Ecology Progress Series*, **178**: 35-49
- Cury, P., A. Bakun, R.J.M. Crawford, A. Jarre, R.A. Quinones, L.J., Shannon & H.M. Verheye (2000). Small pelagics in upwelling systems: patterns of interaction and structural changes in “wasp-waist” ecosystems. *ICES Journal of Marine Science*, **57**: 603–618.
- Cushing, D.H. (1975). *Marine ecology and fisheries*. Cambridge University Press. Londres, UK.
- Dubreuil, J. & P. Petitgas (2009). Energy density of anchovy *Engraulis encrasicolus* in the Bay of Biscay. *Journal of Fish Biology*, **74**: 521-534.
- Fanjul, A., F. Villate, A. Iriarte, A. Atkinson & K. Cook (2017). Zooplankton variability at four monitoring sites of the Northeast Atlantic Shelves differing in latitude and trophic status. *Journal of Plankton Research*, **39(6)**: 891–909.
- Fanjul, A., A. Iriarte, F. Villate, I. Uriarte, A. Atkinson & K. Cook (2018). Zooplankton seasonality across a latitudinal gradient in the Northeast Atlantic Shelves Province. *Continental Shelf Research*, **160**: 49–62.
- Frank, K.T. & J.K. McRuer (1989). Nutritional status of field collected haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) larvae from southwestern Nova Scotia: an assessment based on morphometric and vertical distribution data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **46(Suppl. 1)**: 125-133.
- Froese, R. (2006). Cube law, condition factor and weight-length relationships: history, meta-analysis and recommendations. *Journal of Applied Ichthyology*, **22**: 241-253.
- Garrido, S., R. Rosa, R. Ben-Hamadou, M.E. Cunha, M.A. Chicharro & C.D. van der Lingen (2008). Spatio-temporal variability in fatty acid trophic biomarkers in stomach contents and muscle of Iberian sardine (*Sardina pilchardus*) and its relationship with spawning. *Marine Biology*, **154**: 1053-1065.
- Guevara Fletcher, C.E. (2011). Variación del tamaño de los huevos en la anchoa Europea (*Engraulis encrasicolus* Linnaeus, 1758) en el golfo de Vizcaya. Trabajo de Fin de Master, UPV/EHU.
- Hart, J.L., A.L. Tester, D. Beall & J.P. Tully (1940). Proximate Analysis of Briths Columbia Herring in Relation to Season and Condition Factor. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **4(5)**: 478-490.

- Henderson, P.A., R.H.A. Holmes & R.N. Bamber (1988). Size-selective overwintering mortality in the sand smelt, *Atherina boyeri* Risso, and its role in population regulation. *Journal of Fish Biology*, **33**: 221-233.
- Houde, E.D. (2008). Emerging from Hjort's Shadow. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, **41**: 53-70.
- Huret, M., K. Tsiaras, U. Daewel, M.D. Skogen, P. Gatti, P. Petitgas & S. Somarakis (2018). Variation in life-history traits of European anchovy along a latitudinal gradient: a bioenergetics modelling approach. *Marine Ecology Progress series*, **617**: 95-112.
- Hurst, T.P. & D.O. Conover (1998). Winter mortality of young-of-the-year Hudson River striped bass (*Morone saxatilis*): size-dependent patterns and effects on recruitment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **55**: 1122–1130.
- Hurst, T.P. (2007). Causes and consequences of winter mortality in fishes. *Journal of Fish Biology*, **71(2)**: 315–145.
- ICES (2016). Report of the Working Group on Southern Horse Mackerel, Anchovy and Sardine (WGHANSA). ICES CM 2016/ACOM:17, Lorient, France.
- ICES (2020). Working Group on Acoustic and Egg Surveys for Sardine and Anchovy in ICES areas 7, 8 and 9 (WGACEGG; outputs from 2019 meeting). *ICES Scientific Reports*, 2:44. 490 pp.
- Irigoiien, X., O. Fiksen, U. Cotano, A. Uriarte, P. Álvarez, H. Arrizabalaga, G. Boyra, M. Santos, Y. Sagarminaga, P. Otheguy, E. Etxebeste, L. Zarauz, I. Artetxe & L. Motos (2007). Could Biscay Bay anchovy recruit through a spatial loophole? *Progress in Oceanography*, **74(2-3)**: 132-148.
- Irigoiien, X., U. Cotano, G. Boyra, M. Santos, P. Álvarez, P. Otheguy, E. Etxebeste, A. Uriarte, L. Ferrer & L. Ibaibarriaga (2008). From egg to juvenile in the Bay of Biscay: spatial patterns of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) recruitment in a non-upwelling region. *Fisheries Oceanography*, **17(6)**: 466-462.
- Jones, C.M. 2002. Age and Growth, Chapter 2, 33-63 pp. *In*: Fishery Science: The unique contributions of early life stages. pp. 326. L.E. Fuiman & R.G. Werner (Eds.). Blackwell Science Ltd, Oxford, UK.
- Karås, P. (1990). Seasonal changes in growth and standard metabolic rate of juvenile perch, *Perca fluviatilis* L. *Journal of Fish Biology*, **37**: 913-920.
- Koutrakis, E.T. & A.C. Tsikliras (2003). Length-weight relationships of fishes from three northern Aegean estuarine systems (Greece). *Journal of Applied Ichthyology*, **19**: 258-260.
- Koutsikopoulos, C. & B. Le Cann (1996). Physical processes and hydrological structures related to the Bay of Biscay anchovy. *Scientia Marina*, **60(2)**: 9-19.
- Lester, N.P., B.J. Shuter & P.A. Abrams (2004). Interpreting the von Bertalanffy model of somatic growth in fishes: the cost of reproduction. *Proceedings of the Royal Society of London*, **271**: 1625-1631.

- Lloret, J., G. Shulman & R.M. Love (2014). Physiological and biochemical indicators: their relevance in fish metabolism, Chapter 2, 17-41 pp. *In: Condition and Health Indicators of Exploited Marine Fishes*. pp. 262. Wiley-Blackwell, Chichester, UK.
- Lluch-Belda, D., R.J.M. Crawford, T. Kawasaki, A.D. MacCall, R.H. Parrish, R.A. Schwartzlose & P.E. Smith (1989). World-wide fluctuations of sardine and anchovy stocks: the regime problem. *South African Journal of Marine Science*, **8**: 195–205.
- Ludsin, S.A. & D.R. DeVries (1997). First-year recruitment of largemouth bass: the interdependency of early life stages. *Ecological Applications*, **7**: 1024–1038.
- Maddock, D.M. & M.P.M. Burton (1994): Some effects of starvation on the lipid and skeletal muscle layers of the winter flounder, *Pleuronectes americanus*. *Canadian Journal of Zoology*, **72**: 1672-1679.
- McCollum, A.B., D.B. Bunnell & R.A. Stein (2003). Cold, northern winters: the importance of temperature to overwinter mortality of age-0 white crappies. *Transactions of the American Fisheries Society*, **132**: 977–987.
- Meffe, G.K. & F.F.J. Snellson (1993). Annual lipid cycle in eastern mosquitosh (*Gambusia holbrooki*: Poeciliidae) from South Carolina. *Copeia*, **1993**: 596-604.
- Michaletz, P.H. (2010). Overwinter survival of age-0 gizzard shad in Missouri reservoirs spanning a productivity gradient: roles of body size and winter severity. *Transactions of the American Fisheries Society*, **139**: 241–256.
- Montes, I., I. Zarranonandia, M. Iriondo, W.S. Grant, C. Manzano, U. Cotano, D. Conklin, X. Irigoien & A. Estonba (2016). Transcriptome analysis deciphers evolutionary mechanisms underlying genetic differentiation between coastal and offshore anchovy populations in the Bay of Biscay. *Marine Biology*, **163**: 205–218.
- Motos, L., A. Uriarte & V. Valencia (1996). The spawning environment of the Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.). *Scientia Marina*, **60(2)**, 117–140.
- Ohlberger J. & Ø. Langangen (2015). Population resilience to catastrophic mortality events during early life stages. *Ecological Applications*, **25(5)**: 1348-1356.
- Pangle, K.L., T.M. Sutton, R.E. Kinnunen & M.H. Hoff (2005). Effects of Body Size, Condition, and Lipid Content on the Survival of Juvenile Lake Herring During Rapid Cooling Events. *Journal of Great Lakes Research*, **31**: 360-366.
- Peterman, M.R. & M.J. Bradford (1987). Wind speed and mortality rate of a marine fish, the northern anchovy (*Engraulis mordax*). *Science*, **235**: 354–356.
- Pingree, R.D. & B. Le Cann (1992). Three anticyclonic Slope Water Oceanic eDDIESS (SWODDIES) in the southern Bay of Biscay in 1990. *Deep-Sea Research*, **39**: 1147–1175.
- Pond, C.M. (1981) Storage, 190-219 pp. *In: Physiological ecology: an evolutionary approach to resource use*. pp. 393. C.R. Townsend & P. Calow (Eds). Blackwell Scientific, Oxford.
- Post, J.R., M.R.S. Johannes & D.J. McQueen (1997). Evidence of density-dependent cohort-splitting in age-0 yellow perch, *Perca flavescens*: potential behavioural mechanisms and population level consequences. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, **54**: 867-875.

- Post, J. & E.A. Parkinson (2001). Energy allocation strategy in young fish: allometry and survival. *Ecology*, **82(4)**: 1040-1051.
- Rand, P.S., B.F. Lantry, R. O' Gorman, R.W. Owens & D.J. Stewart (1994). Energy Density and Size of Pelagic Prey Fishes in Lake Ontario, 1978–1990: implications for Salmonine energetics. *Transactions of the American Fishery Society*, **123**, 519–534.
- Rose, K.A. & J.H. Cowan Jr., (2003). Data, models, and decisions in US marine fisheries management: lessons for ecologists. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, **34**: 127–151.
- Sanz, A. & A. Uriarte (1989). Reproductive cycle and batch fecundity of the Bay of Biscay anchovy, *Engraulis encrasicolus*, in 1987. California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations, **30**: 127-135.
- Sarau, C., E. Van Beveren, P. Brosset, Q. Queiros, J.H. Bourdeix, G. Dutto, E. Gasset, C. Jac, S. Bonhommeau & J.M. Fromentin (2019). Small pelagic fish dynamics: A review of mechanisms in the Gulf of Lions. *Deep-Sea Research Part II*, **159**: 52–61.
- Sargent, J.R. (1995). Origins and functions of egg lipids: Nutritional implications, 353–372 pp. *In: Broodstock Management and Egg and Larval Quality*. pp. 436. N.R. Bromage & R.J. Roberts (Eds.). Blackwell, Oxford.
- Schloesser, R.W. & M.C. Fabrizio (2015). Relationships among Proximate Components and Energy Density of Juvenile Atlantic Estuarine Fishes. *Transactions of the American Fisheries Society*, **144**: 942-955.
- Schultz, E.T. & D.O. Conover (1997). Latitudinal differences in somatic energy storage: adaptive responses to seasonality in an estuarine fish (Atherinidae: *Menidia menidia*). *Oecologia*, **109**: 516-529.
- Sinclair, E.H., W.A. Walker & J.R. Thomason (2015). Body Size Regression Formulae, Proximate Composition and Energy Density of Eastern Bering Sea Mesopelagic Fish and Squid. *PLoS One*, **10(8)**: e0132289.
- Sinovčić, G. & B. Zorica (2006). Reproductive cycle and minimal length at sexual maturity of *Engraulis encrasicolus* (L.) in the Zrmanja River estuary (Adriatic Sea, Croatia). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **69**: 430-448.
- Sogard, S.M. (1997). Size-selective mortality in the juvenile stage of teleost fishes: a review. *Bulletin of Marine Science*, **60**: 1129–1157.
- Sogard, S.M. & M.L. Spencer. Energy allocation in juvenile sablefish: effects of temperature, ration and body size. *Journal of Fish Biology*, **64**: 726-738.
- Stige, L.C., N.A. Yaragina, Ø. Langangen, B. Bogstad, N.Chr. Stenseth & G. Ottersen (2017). Effect of a fish stock's demographic structure on offspring survival and sensitivity to climate. *PNAS Proceedings of the National Academy of Sciences*, **114(6)**: 1347-1352.
- Shuter, B.J. & J.R. Post (1990). Climate, Population Viability and the Zoogeography of Temperate Fishes. *Transactions of the American Fisheries Society*, **119**: 314-336.

- Takahashi, A., M. Kuroki, Y. Niizuma, A. Kato, S. Saitoh, Y. Watamuki (2001). Importance of the Japanese anchovy (*Engraulis japonicas*) to breeding rhinoceros auklets (*Cerorhinca monocerata*) on Teuri Island, Sea of Japan. *Marine Biology*, **130**: 361-371.
- Tirelli, V., D. Borme, F. Tull, M. Cigar, S. Fonda Umani & S.B. Brandt (2006). Energy density of anchovy *Engraulis encrasicolus* L. in the Adriatic Sea. *Journal of Fish Biology*, **68**: 982-989.
- Trudel, M., S. Tucker, J.F.T. Morris, D.A. Higgs & D.W. Welch (2005). Indicators of Energetic Status in Juvenile Coho Salmon and Chinook Salmon. *North American Journal of Fisheries Management*, **25**: 374-390.
- Txurruka, E., Z. Barroeta & A. Fanjul (2020). Antxoaren maneiu eta kontserbazioa: biomasan eragiten duten faktoreen azterketa. *Ekaia*, **ale berezia 2020**: 299-320.
- Uriarte, A., Y. Sagarminaga, C. Scalabrin, V. Valencia, P. Cermeño, E. de Miguel, J.A. Gomez Sanchez & M. Jimenez (2001). Ecology of anchovy juveniles in the Bay of Biscay 4 months after peak spawning: Do they form part of the plankton?. ICES CM 2001/W:20
- Valdés, L., A. López-Urrutia, J. Cabal, M. Alvarez-Ossorio, A. Bode, A. Miranda, M. Cabanas, I. Huskin, R. Anadón, F. Alvarez-Marqués, M. Llope, N. Rodríguez (2007). A decade of sampling in the Bay of Biscay: What are the zooplankton time series telling us? *Progress in Oceanography*, **74**: 98-114.
- Van de Putte, A., H. Flores & F. Volckaert (2006). Energy content of Antarctic mesopelagic fishes: implications for the marine food web. *Polar Biology*, **29**: 1045-1051.
- Van Pelt, T.I., J.F. Piatt, B.K. Lance & D.D. Roby (1997). Proximate composition and energy density of some North Pacific forage fishes. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **118(4)**, 1393–1398.
- Venugopal, V. & F. Shahidi (1996). Structure and composition of fish muscle. *Food Reviews International*, **12(2)**: 175-197.
- Villate, F. (1991). Annual cycle of zooplankton community in the Abra Harbour (Bay of Biscay): abundance, composition and size spectra. *Journal of Plankton Research*, **13(4)**: 691-706.
- Williams, P.J., J.A. Brown, V. Gotceitas & P. Pepin (1996). Developmental changes in escape response performance of five species of marine larval fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, **53**: 1246–1253.
- Witter, M.S. & I.C. Cuthill (1993). The ecological costs of fat storage. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **340**: 73-92.
- Zarraonandia, I., M.A. Pardo, M. Iriondo, C. Manzano & A. Estonba (2009). Microsatellite variability in European anchovy (*Engraulis encrasicolus*) calls for further investigation of its genetic structure and biogeography. *ICES Journal of Marine Science*, **66(10)**: 2176–2182.
- Zarraonandia, I., M. Iriondo, A. Albaina, M.A. Pardo, C. Manzano, W.S. Grant, X. Irigoien & A. Estonba (2012). Multiple SNP Markers Reveal Fine-Scale Population and Deep Phylogeographic Structure in European Anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.). *PLoSOne*, **7(7)**: e42201.

## Capítulo 4: Variabilidad interanual del contenido energético de las anchoas de primavera en las zonas de desove del Adur y del Garona

### 4.1. Introducción

En el caso de diferentes poblaciones de pequeños pelágicos y en particular en el caso de la anchoa en el Golfo de Vizcaya se ha observado una ausencia de relación entre la biomasa de reproductores adultos y la biomasa del posterior reclutamiento, quedando así reforzada la idea de la importancia que el medio ambiente sobre la supervivencia de huevos y larvas y por tanto sobre el reclutamiento anual (Borja *et al.*, 2008; Fernandes *et al.*, 2010).

Esta ausencia de la relación entre la biomasa reproductora y el reclutamiento no implica en ningún caso que no exista una influencia parental y tanto la composición por tamaños (edades y talla) como el estado energético en el que los adultos llegan a la puesta puede variar dependiendo de cómo las distintas cohortes llegan a este periodo una vez superado el invierno e influirán tanto en la intensidad como en la calidad de la puesta. A pesar de las diferencias entre especies, está generalmente aceptado que, en las poblaciones naturales, la insuficiencia alimentaria o, en casos extremos, la inedia, son algunas de las principales causas de mortalidad larvaria cuando estas empiezan a alimentarse de manera exógena (Bailey *et al.*, 1995; Canino *et al.*, 1991) y un problema insalvable para las larvas con reservas pequeñas de energía endógena (Rainuzzo *et al.*, 1997). Por lo tanto, la cantidad y composición del vitelo que posee el huevo y/o la larva pueden ser de vital importancia en sus primeros días de vida y, por lo tanto, pueden contribuir al aumento de la mortalidad larvaria en esas situaciones de escasez de alimento (Brown & Taylor, 1992; Riveiro *et al.*, 2000; Srivastava & Brown, 1991). De la misma manera, la calidad del huevo es importante para el desarrollo embrionario, ya que durante todo ese proceso se tiene que sintetizar tejido nuevo rápidamente, pero sin aporte externo ni de materia ni de energía. Por lo tanto, es esencial que los huevos estén dotados de las reservas necesarias para que el desarrollo embrionario y las fases tempranas de crecimiento larvario ocurran satisfactoriamente y en el menor tiempo posible.

Para algunos teleósteos, gran parte de la energía requerida para el desarrollo de los ovocitos se deriva de las reservas de lípidos acumuladas por la hembra antes o durante la época de desove (Wiegand, 1996). En la anchoa del norte, *Engraulis mordax*, por ejemplo, aproximadamente dos tercios de la energía requerida para el desove repetido se deriva de las reservas de lípidos de las hembras (Hunter & Leong, 1981). De la misma manera, se ha observado que las proteínas también son importantes en el crecimiento y desarrollo de las larvas de peces. Así, por ejemplo, en el caso de la sardina (*Sardina pilchardus*) el contenido de proteínas del huevo, además de ser un indicativo de la calidad del huevo, afecta a la duración del desarrollo del huevo hasta la eclosión, lo que hace que este periodo disminuya a medida que aumenta el contenido proteico en el huevo (Riveiro *et al.*, 2004). Así mismo, en el caso de la anchoa europea (*Engraulis encrasicolus*), las proteínas son el componente orgánico principal de las larvas, seguido de los lípidos y carbohidratos (Díaz *et al.*, 2009), de tal suerte que la magnitud y rapidez del crecimiento larvario están directamente relacionados con la síntesis de dichos componentes bioquímicos (Díaz *et al.*, 2008; Houlihan *et al.*, 1993; La Mesa *et al.*, 2009). Entre los nutrientes predominantes en la yema se encuentran los ácidos grasos, los cuales son utilizados en el desarrollo de embriones y larvas, por una parte, para obtener energía (Tocher, 2003), para la síntesis de hormonas, por otra, y, finalmente para formar la estructura de la membrana. Algunos ácidos

grasos se denominan ácidos grasos esenciales (AGE), por el hecho de que no pueden ser biosintetizados dentro del cuerpo en cantidades fisiológicamente relevantes y, por lo tanto, deben obtenerse de la dieta (Burns, 2017; Sargent *et al.*, 1997). Un estudio reciente (Burns, 2017) demostró que los aumentos o disminuciones en la cantidad de algún AGE en la dieta materna al comienzo de la temporada de desove, dan como resultado cantidades significativamente diferentes de AGE en los huevos, por lo que la cantidad de AGEs que tendrá la larva cambiará. Algunas investigaciones han mostrado correlaciones entre el éxito en la evasión ante los depredadores y los AGE en las larvas de los peces marinos (Perez & Fuiman, 2015). Por lo que una menor cantidad de AGEs en la larva afectará negativamente a su supervivencia (Bailey & Houde, 1989).

La talla en la que un individuo alcanza la madurez sexual es importante para el manejo de las pesquerías de las poblaciones explotadas (Tsikliras & Stergiou, 2014). Para que la biomasa del stock se mantenga, se debe permitir que los peces desoven al menos una vez durante su vida fértil antes de ser capturados (Beverton & Holt, 1957). Durante los últimos años se ha observado que, para la supervivencia de la población, los individuos de mayor tamaño son los más importantes, debido a que tienen una mayor tasa de supervivencia que los más pequeños. Así mismo, además de que los huevos de estos individuos son de mayor tamaño (y por ello, con más vitelo, y, por tanto, con más alimento para las larvas) (Carter *et al.*, 2015; Guevara Ferrer, 2011; Wang & Houde, 1994), la época de puesta de estos es más larga (Birkeland & Dayton, 2005; Domínguez-Petit & Saborido-Rey, 2010; Nunes *et al.*, 2011a, 2011b), en parte debido a un comienzo más temprano de la oviposición. Así, las larvas que nacen al comienzo de la época de puesta, pueden disfrutar de mejores oportunidades de alimentación y, por tanto, pueden alcanzar un mayor tamaño, que aquellas que nacen más tardíamente, lo que les confiere mayores probabilidades de supervivencia, sobre todo a la hora de enfrentarse a los rigores invernales (Buckley *et al.*, 1991; Danylchuk & Fox, 1994; Morgan, 2004). Este mismo fenómeno se ha observado para la anchoa en el Golfo de Bizkaia (Aldanondo *et al.*, 2016, Escribano *et al.*, 2019).

En los últimos años, se ha notado una disminución de talla en las anchoas del Golfo de Bizkaia (ICES, 2020). La disminución, registrada desde 1980, del peso de los clupeiformes más jóvenes ha sido evidente, pero, sin embargo, no ha sido significativa desde el punto de vista estadístico; en el período más reciente, el peso del 86% de las existencias de clupeiformes (6/7) estuvo por debajo de sus promedios a largo plazo (Charbonneau *et al.*, 2019). Parrish *et al.* (1986) mostraron que los individuos de cuatro años o más de *Engraulis mordax* tenían un promedio de 13.5 desoves, mientras que las primerizas tenían un promedio de 5.3 desoves (casi 5 veces menos huevos por unidad de peso que las de 4 años). Así, junto con una mayor fecundidad mayor de las anchoas de más edad, concluían que tenían un potencial reproductivo 7.3 veces mayor que los individuos de un año de edad. Además, Birkeland & Dayton (2005) observaron que el haber retirado los individuos mayores en varias poblaciones de peces, podría haber causado un decremento del potencial reproductivo de la población, obstaculizando su recuperación.

En relación al sexo, aunque la producción de óvulos requiere una mayor inversión energética y de nutrientes que la producción de esperma (Rideout & Tomkiewicz, 2011), se ha observado que la inversión paterna es parecida a la materna (Garrido *et al.*, 2008; Jonsson *et al.*, 1991). Atse *et al.* (2002) descubrieron que la salinidad era un factor clave para la cantidad de espermatozoides del esperma en la trucha ártica y que una temperatura más baja incrementaba la cantidad de glucosa seminal en el esperma. La glucosa seminal es una importante fuente de energía para la

movilidad de los espermatozoides. Así, unas buenas condiciones ambientales para los machos mejoraban la calidad de los gametos que se expresaba en una mayor supervivencia de las larvas y juveniles. De la misma manera, Evans & Geffen (1998) observaron que el índice gonadosomático (GSI) de los machos del arenque (*Clupea harengus*), influía positivamente en el tamaño de las larvas al eclosionar: cuanto mayor era el GSI en los machos, mayores eran las larvas en la eclosión.

El área de desove de la anchoa en el Golfo de Bizkaia está bien documentado a través de las campañas que se realizan anualmente para la evaluación de su biomasa. Esta zona de desove está confinado a la parte sur del Golfo y parece estar relacionado con zonas de elevada productividad asociadas a estructuras físicas de mesoescala, (Allain *et al.*, 2001, 2003). Históricamente las zonas de desove han variado como resultado del nivel de abundancia de adultos (Motos *et al.*, 1996; Uriarte *et al.*, 1996). En años donde la abundancia de los adultos es alta, la distribución se expande, mientras que cuando la abundancia de los adultos es baja, la distribución se concentra en los principales centros de desove (Bellier *et al.*, 2007; Erauskin-Extramiana *et al.*, 2019). En este sentido, las plumas de los ríos Adur y Garona se han mantenido como los principales centros de desove (Albaina & Irigoien, 2004; Albaina, 2007; Albaina & Irigoien, 2007; Doray *et al.*, 2018; Motos *et al.*, 1996; Sanz *et al.*, 2008; Uriarte *et al.*, 1996; Vaz & Petitgas, 2020; Villamor *et al.*, 2007). La extensión de estas aguas de baja salinidad sobre la plataforma depende de la precipitación y los vientos predominantes (Goikoetxea *et al.*, 2009; Koutsikopoulos & Le Cann, 1996; Koutsikopoulos *et al.*, 1998), y ocasionalmente cubren una parte considerable de la plataforma continental (Puillat *et al.*, 2004). Algunos años se observan además afloramientos en las zonas del cantil de las plataformas cantábrica y aquitana (Bellier *et al.*, 2007; Botas *et al.*, 1990; Jégou & Lazure, 1995; Motos *et al.*, 1996), creando otra zona de desove, asociado principalmente a individuos de más edad (Ibaibarriaga *et al.*, 2013).

La anchoa europea *Engraulis encrasicolus* es una especie ponedora por remesas de huevos, cuya frecuencia de puesta va disminuyendo a lo largo de la temporada. Además, también la fecundidad relativa va aminorándose según va discurriendo la época de puesta, no solamente a causa de que los peces crezcan sino porque, también, la cantidad, expresada en número o en peso, de óvulos liberados en cada puesta es cada vez menor. Es decir, muestran una gran plasticidad en sus características reproductivas, toda vez que la frecuencia de desove y la fecundidad del lote varían mucho en los distintos años, estaciones o localidades en respuesta a los cambios en las condiciones ambientales y tróficas (Alheit *et al.*, 1984; Hunter & Leong, 1981; Lisovenko & Adrianov, 1996; Parrish *et al.*, 1986). En el Golfo de Bizkaia Motos (1996) cifró la fecundidad al final de temporada en unos 10000 óvulos por gramo de peso de hembra desprovista de gónada. Así mismo, en este trabajo se citó que la fracción de hembras en puesta cada día oscilaba entre el 18 y el 33 %, y aumentaba según avanzaba la temporada.

A raíz de la importancia del estado biológico de las anchoas (*Engraulis encrasicolus*) adultas en la puesta, el objetivo de este capítulo ha sido el de conocer la variabilidad energética interanual, con el fin de estudiar la translocación de la energía ligada a la reproducción, y ver si esta varía según la zona de puesta (se han estudiado las dos más importantes) o el sexo de la anchoa. El segundo objetivo planteado ha sido el de comparar las tres clases de edad (edad 1, edad 2 y edad 3) con el fin de conocer si las diferencias energéticas registradas tienen efecto en la fecundidad.

## 4.2. Material y Métodos

### *Procedencia de muestras y datos*

Para este capítulo, un total de 1528 anchoas europeas (*Engraulis encrasicolus*) de edad 1 y 2+ (edad >2 años) fueron capturadas en el área de estudio en las campañas oceanográficas BIOMAN (representadas en la Figura 2 de la sección de “Material y Métodos Generales” de este manuscrito) durante los meses de mayo de los años 2008, 2009 y 2016.

La edad 2+ engloba las anchoas de edad >2, es decir las anchoas de 2 y 3 años de edad. El hecho de que en el año 2016 no se recogiera ninguna anchoa de edad 3 fue el que nos llevó a tomar la decisión de crear esos dos grupos de edad para la sección 4.3.1.

### *Condiciones ambientales*

Los promedios y las desviaciones estándar de la temperatura superficial del agua y los caudales del Adur y el Garona durante la época de estudio en cada uno de los años estudiados se muestran en la Tabla 1.

Tabla 1: Promedios y desviaciones estándar de la temperatura superficial del mar (SST= Sea Surface Temperature) y los caudales del Adur y del Garona vertidos al Golfo de Bizkaia en los meses de mayo de los años 2008, 2009 y 2016.

	SST (°C)	Caudal del Adur (m <sup>3</sup> /s)	Caudal del Garona (m <sup>3</sup> /s)
<b>2008</b>	16.66 ± 0.88	390.97 ± 128.30	829.00 ± 471.20
<b>2009</b>	14.60 ± 1.02	384.83 ± 135.01	1035.19 ± 415.40
<b>2016</b>	14.97 ± 0.43	287.68 ± 56.51	538.10 ± 149.74

Los datos de la temperatura superficial del mar fueron obtenidos en las campañas oceanográficas mediante un termosalinómetro CTD RBR-XR420; y los caudales de los ríos se descargaron de la página oficial (<http://www.hydro.eaufrance.fr/>).

### *Procesamiento de las muestras*

Al igual que se ha mencionado en los capítulos anteriores, el material y la metodología utilizados para la disección y los análisis bioquímicos ya han sido detallados en la sección de “Material y Métodos generales” de esta tesis.

Todas las anchoas capturadas fueron pesadas (para conocer su peso vivo), y medidas (para obtener su longitud total y su longitud estándar). De ese total de anchoas, 1276 fueron diseccionadas, obteniéndose de cada una de ellas tres secciones corporales (músculo, hígado y genital) que fueron inmediatamente pesadas (para conocer sus pesos húmedos) y liofilizadas (para obtener sus pesos secos). Las secciones corporales correspondientes a 1009 anchoas fueron analizadas mediante métodos bioquímicos.

Los datos de fecundidad utilizados en este capítulo para la comparación de las dos clases de edad fueron extraídos de los informes de la campaña de ICES-2018. La fecundidad indicaría la producción media de huevos por unidad de peso (g) de hembra.

En la Figura de abajo (Figura 1) se han representado las zonas más relevantes del área de muestreo que se utilizarán en los apartados referentes a Resultados y Discusión.

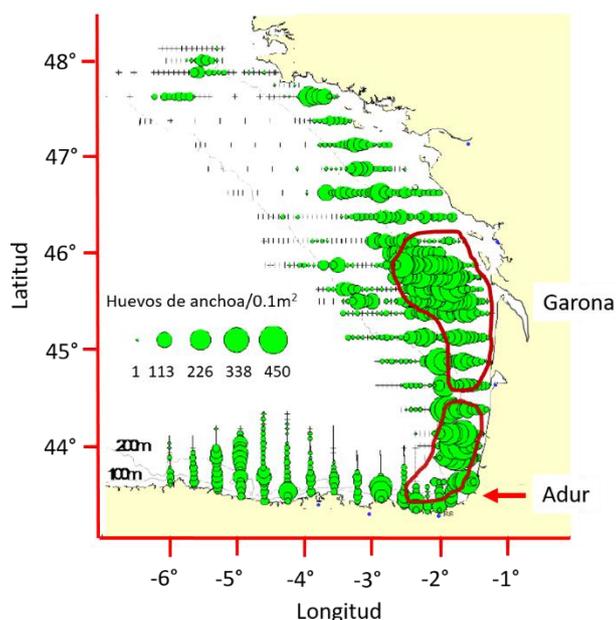


Figura 1: Mapa del área de muestreo donde se indican las dos zonas de desove más importantes (enmarcadas en rojo) junto con la distribución espacial (del año 2019) de la abundancia de huevos de anchoa (huevos por 0.1 m<sup>2</sup>) (Mapa modificado de ICES- WGHANSA, 2019).

### *Análisis estadístico*

Teniendo en cuenta los resultados del Capítulo 2, donde se observó que tanto el sexo como la edad influían en los contenidos en componentes bioquímicos de los tres órganos (músculo, hígado y genital), para este capítulo se decidió que únicamente se mostraría la translocación energética entre estos tres órganos, utilizando como variables las dos zonas, los dos sexos (machos y hembras) y las dos edades (edad 1 y edad 2+). Añadiremos, por otra parte, que los resultados de las ANCOVAs de la variabilidad interanual del peso vivo (PV) y de los componentes bioquímicos (proteínas, lípidos y carbohidratos) de cada órgano se incluyeron en los Anexos 4.1 y 4.2 de este capítulo como información adicional a los resultados mostrados a continuación.

La energía modelada del contenido energético total (CET), así como las energías modeladas de los tres órganos estudiados (músculo, hígado y genital), se obtuvieron siguiendo los siguientes pasos:

- 1- Se establecieron las regresiones lineales doble logarítmicas de la energía de cada componente bioquímico frente a la energía del órgano al que pertenecían. Las diferencias estadísticas entre dichas regresiones fueron testadas mediante el análisis de la covarianza o ANCOVA. Para dichas regresiones se tomó como variable independiente la energía total de cada órgano para cada sexo y edad.
- 2- Los parámetros de las rectas resultantes de las ANCOVAs fueron aplicados en cada órgano, sexo y edad a una energía promedio y a otras dos equivalentes a la energía promedio +/- la desviación estándar de todos los datos, con lo que se obtuvieron componentes bioquímicos modelados en cada órgano, sexo y edad.
- 3- Para obtener la energía modelada de cada órgano, se sumaron las energías correspondientes a los componentes bioquímicos modelados de dicho órgano. Así, para obtener la energía muscular modelada (M-E), por ejemplo, se sumaron las energías de las proteínas, de los lípidos y de los carbohidratos modelados del músculo.

El mismo proceso fue seguido para obtener la energía modelada del hígado (H-E) y la energía modelada del genital (G-E).

- 4- Una vez obtenidas estas energías modeladas, el último paso fue sumarlas para obtener el Contenido Energético Total (CET). Es decir,  $CET = M-E + H-E + G-E$ .

Por otra parte, los índices utilizados (índice musculosomático (IMS), índice hepatosomático (IHS) e índice gonadosomático (IGS)) fueron calculados dividiendo la energía modelada de cada órgano por el CET, en porcentaje. Es decir:

$$IMS = M-E / CET * 100$$

$$IHS = H-E / CET * 100$$

$$IGS = G-E / CET * 100.$$

Por último, para determinar la importancia de la edad en la fecundidad, se dividieron las anchoas en las tres edades de las que se disponía: edad 1, edad 2 y edad 3. Así mismo, solo se tuvieron en cuenta las hembras de todo el Golfo de Bizkaia, sin considerar la zona. Los datos de la fecundidad se relacionaron mediante regresiones lineales con el CET de las anchoas; también en este caso, la significación estadística de las diferencias encontradas se estableció mediante el análisis de la covarianza o ANCOVA.

### 4.3 Resultados

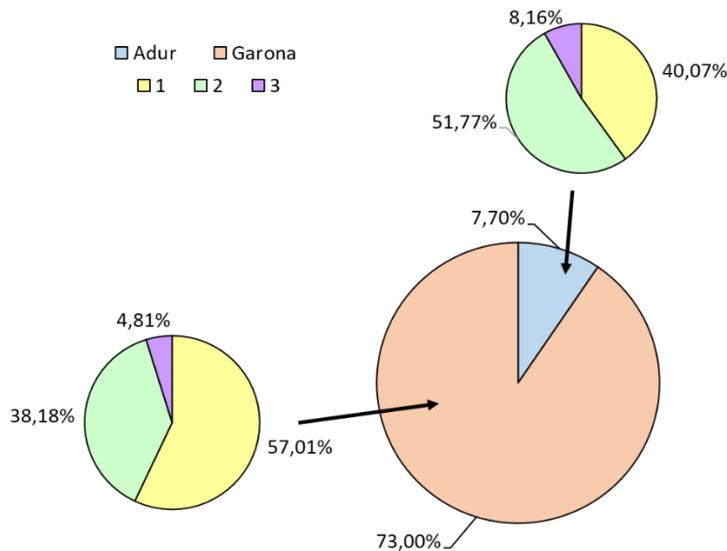


Figura 2: Porcentajes de la distribución de las edades (edad 1, edad 2 y edad 3) de las anchoas capturadas en mayo de los años 2008, 2009 y 2016 en las dos zonas de desove del Adur y el Garona.

Aunque el porcentaje del total de anchoas capturadas en la zona bajo la posible influencia del río Garona (en lo que sigue "Garona") fue mayor que el de las anchoas recogidas en la zona bajo la posible influencia del río Adur (en lo que sigue "Adur"), la distribución de edades fue más homogénea en Adur, con mayor porcentaje de anchoas de edad 3 que en Garona (Figura 2).

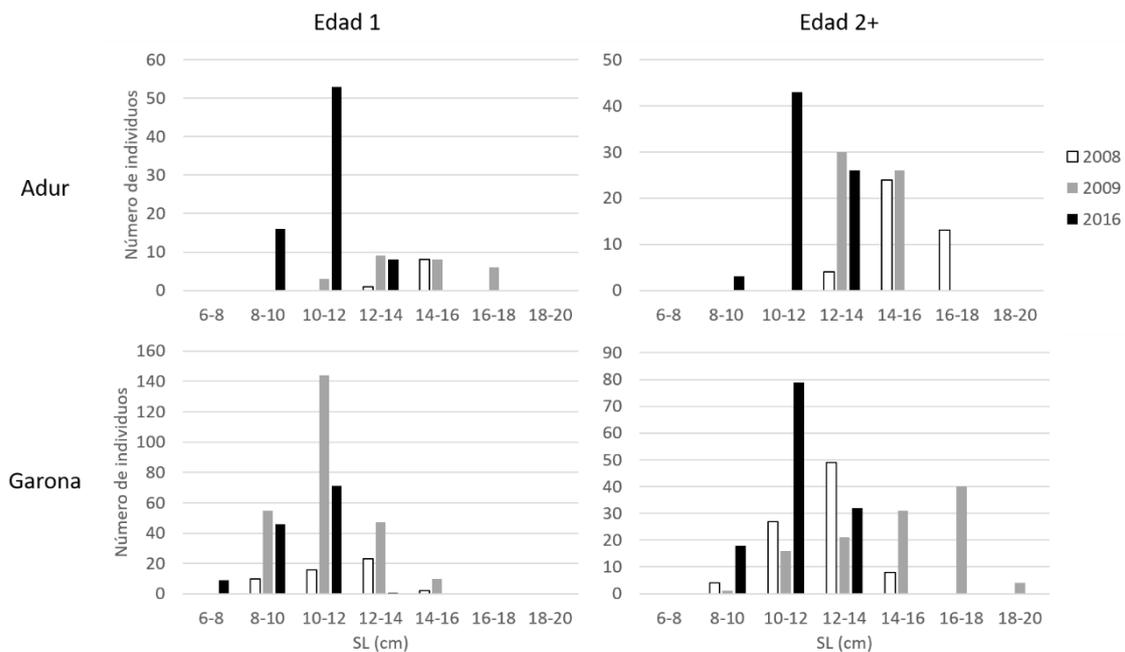


Figura 3: Distribución de la longitud estándar (SL) por intervalos para las anchoas de edad 1 y edad >2 (edad 2+) de los meses de mayo de los años 2008, 2009 y 2016 en las dos zonas de desove (Adur y Garona).

Por otra parte, tal y como se aprecia en la distribución de la longitud estándar (SL) (Figura 3), las anchoas del año 2016 fueron las más pequeñas. Así mismo, mientras que en las de edad 1 las anchoas de Adur fueron más grandes que las de Garona, en las anchoas de edad 2+, hubo mayor diversidad: en el año 2008 y 2016 las de Adur eran más grandes, mientras que en el año 2009, fueron mayores las de Garona.

#### 4.3.1 Edad 1

El contenido energético total y las energías totales de cada órgano se han representado en la Figura 4. En estos resultados se observó que tanto CET como M-E no mostraban ninguna variabilidad interanual ni interzonal, y que la única diferencia radicaba en el sexo. De esta manera, aunque al inicio del crecimiento no había diferencias entre los sexos, al final del crecimiento, las hembras mostraban valores mayores de estas dos variables que los machos. Así, mientras que los machos multiplicaron por 4.5 su CET inicial y por  $\approx 4.4$  su M-E inicial, las hembras aumentaron su CET inicial en 5.3 veces y su M-E inicial por 5 veces.

De igual manera, las hembras mostraron siempre valores superiores de H-E al de los machos. Así, mientras que los machos pasaban de  $\approx 64$  J inicial a  $\approx 478$  J al final del crecimiento (multiplicando  $\times 7.3$  su valor inicial), las hembras pasaban de  $\approx 105$  J inicial a  $\approx 2168$  J final (incrementando sus valores iniciales 20.7 veces). Cabe mencionar que las únicas diferencias interanuales son las que muestran los machos del año 2016. En este año, los machos de Adur mostraron valores inferiores al final del crecimiento que el resto de los años, en Garona por el contrario, estos mismos machos mostraron valores superiores al resto de los años al final del crecimiento (Figura 4).

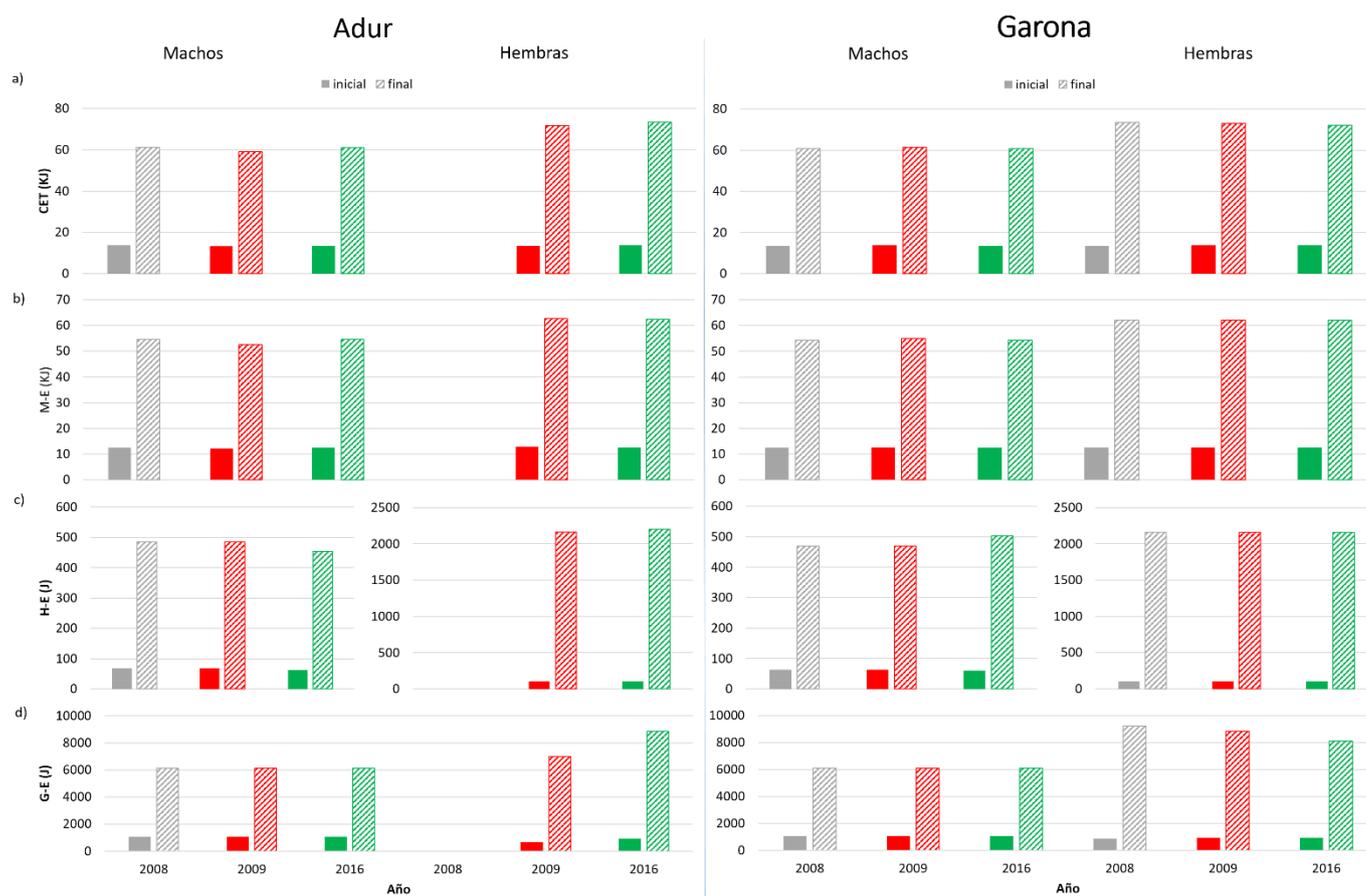


Figura 4: Resultados de las anchoas de edad 1. Histogramas de los valores inicial y final del contenido energético total (CET), del contenido energético del músculo (M-E), del contenido energético del hígado (H-E) y del contenido energético del genital (G-E) en machos y hembras de las dos zonas de desove, Adur y Garona, en los tres años analizados: 2008, 2009 y 2016.

Por último, en lo referente a G-E, los machos no mostraron diferencias interanuales ni interzonales, multiplicando sus valores iniciales x5.8 (de 1050 J a 6116 J). Las hembras en cambio, sí mostraron diferencias tanto interanuales como interzonales. Así, en Adur las del año 2009 tuvieron menos G-E que las del año 2016, aunque su incremento fue mayor (x10.3 en 2009 y x9.6 en 2016). En Garona, en cambio, el patrón fue el contrario, es decir, a medida que avanzaban los años, los valores de G-E al final del crecimiento eran cada vez más bajos, así como los incrementos (x 10.8 en 2008; x9.7 en 2009; y x 8.6 en 2016) (Figura 4).

Al observar las diferencias en los índices (Tabla 2), se observa que la variación del IMS siempre fue mayor en las hembras que en los machos, en ambas zonas. De esta manera, el 88.4 % de la ganancia del CET se dirigía al IMS de los machos, en tanto que, en las hembras, era el 84 %.

De la misma manera, los machos tenían un IGS inicial del 7.7 %, mientras que las hembras tenían del 6.1 %. Sin embargo, al final del crecimiento, la dinámica cambió y fueron las hembras las que mostraron mayores porcentajes de IGS en ambas zonas (Tabla 2).

Por último, mientras que el IHS de los machos apenas varió a lo largo del crecimiento, en el caso de las hembras pasó de 0.7 % a 3 %. Así, el 3.5 % de la ganancia del CET se derivó al hígado de las hembras (Tabla 2).

Tabla 2: Edad 1: Porcentajes de los índices somáticos (IMS: índice musculoso-somático; IHS: índice hepatoso-somático; IGS: índice gonadosomático) al inicio y al final de un proceso de crecimiento de 2 unidades estándar de energía, para los dos sexos en las dos zonas, Adur y Garona. Crecimiento: proceso de incremento energético desde CET= prom – Sd hasta CET= prom + Sd. Prom: promedio de CET de todos los datos. Inicial: porcentajes de las energías contenidas con respecto a la CET cuando esta es igual a prom - Sd. Final: porcentajes de dichas energías cuando CET= prom + Sd. Ganancia: porcentajes de la CET ganada durante el proceso de crecimiento justificada por cada uno de los índices. Δ: Variación del porcentaje del índice somático en cuestión al inicio y al final del período de crecimiento. Las celdas en gris representan las variaciones negativas.

			Adur						Garona						
			Machos			Hembras			Machos			Hembras			
Año			Inicial	Final	Δ										
2008	Índice (%)	IMS	91.66	89.19	-2.46				91.83	89.18	-2.65	92.95	84.49	-8.46	
		IHS	0.50	0.79	0.29				0.47	0.77	0.31	0.76	2.94	2.17	
		IGS	7.85	10.01	2.17				7.70	10.04	2.34	6.28	12.57	6.29	
	Ganancia (%)	IMS	88.49				88.42			82.57					
		IHS	0.88				0.86			3.43					
		IGS	10.63				10.72			14.00					
2009	Índice (%)	IMS	91.45	88.82	-2.63	94.18	87.26	-6.92	91.88	89.32	-2.56	92.63	84.97	-7.66	
		IHS	0.51	0.82	0.31	0.79	3.02	2.23	0.47	0.77	0.30	0.76	2.95	2.20	
		IGS	8.04	10.37	2.32	5.04	9.73	4.69	7.66	9.92	2.26	6.61	12.07	5.46	
	Ganancia (%)	IMS	88.05				85.65			88.59			83.20		
		IHS	0.91				3.53			0.85			3.46		
		IGS	11.04				10.81			10.56			13.34		
2016	Índice (%)	IMS	91.66	89.22	-2.44	92.52	84.93	-7.60	91.87	84.49	-2.73	92.38	85.81	-6.57	
		IHS	0.46	0.74	0.28	0.77	3.00	2.23	0.44	0.83	0.39	0.76	2.99	2.23	
		IGS	7.87	10.03	2.16	6.70	12.07	5.37	7.69	10.03	2.34	6.86	11.20	4.34	
	Ganancia (%)	IMS	88.53				83.18			88.36			84.28		
		IHS	0.82				3.51			0.94			3.51		
		IGS	10.65				13.30			10.71			12.21		

### 4.3.2 Edad 2+

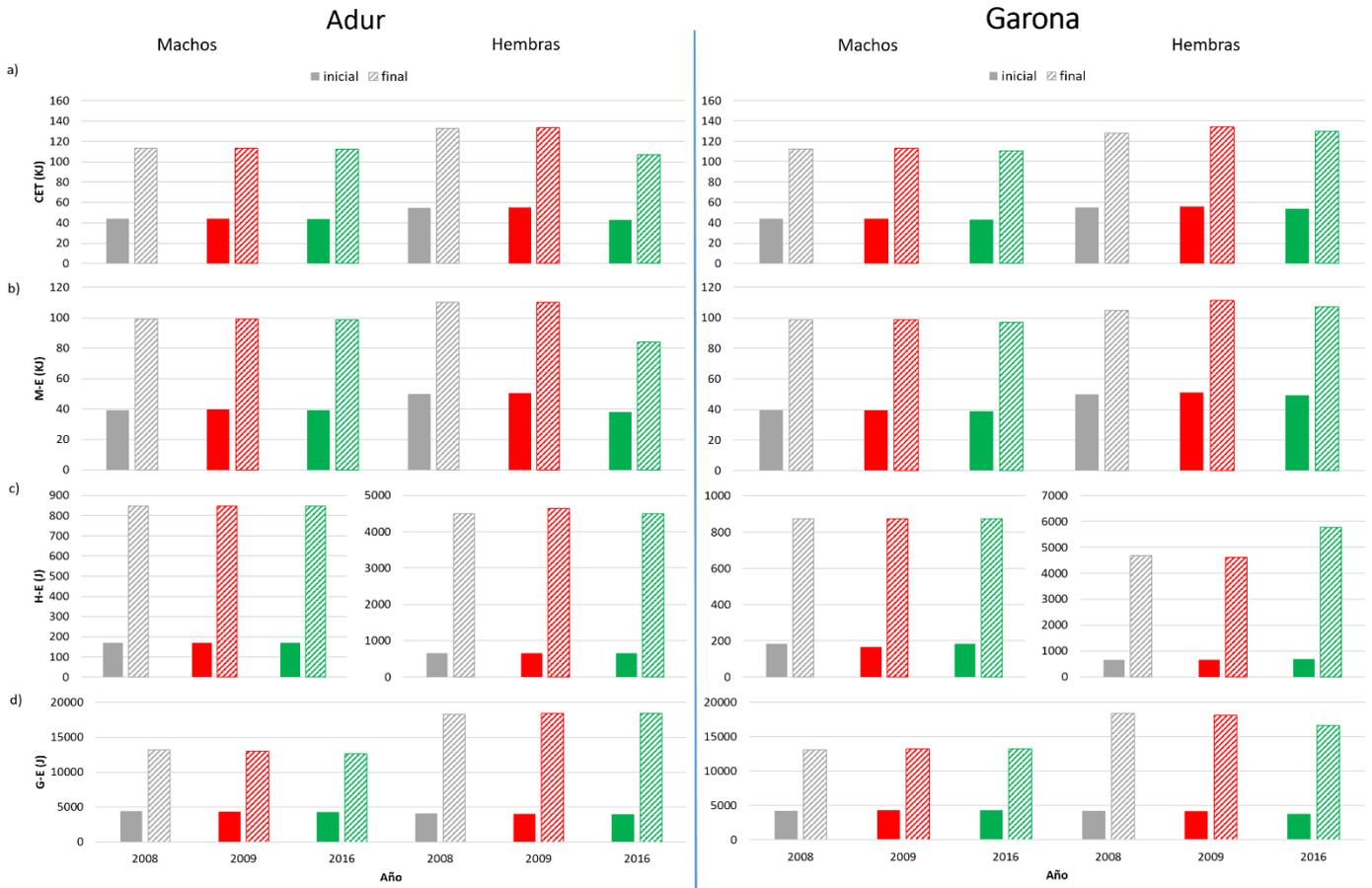


Figura 5: Resultados de las anchoas de edad 2+. Histogramas de los valores inicial y final del contenido energético total (CET), del contenido energético del músculo (M-E), del contenido energético del hígado (H-E) y del contenido energético del genital (G-E) en machos y hembras de las dos zonas de desove, Adur y Garona, en los tres años analizados: 2008, 2009 y 2016.

Las anchoas machos de edad 2+ no mostraron diferencias interanuales ni interzonales en ningún valor absoluto de las variables estudiadas (Figura 5).

Por el contrario, las hembras mostraron diferencias tanto interanuales como interzonales. Las diferencias interanuales fueron mayormente entre el año 2016 y el resto de los años. Así, a pesar de un incremento de los valores iniciales de CET ligeramente superiores en el año 2016 en Adur (x2.5 en 2016, y x2.4 en los otros dos), los valores siempre fueron menores. Así mismo, los valores de M-E fueron menores en estas mismas anchoas, a pesar de que el incremento fue el mismo en todos los años (x2.2) (Figura 5).

Al igual que ocurría en las anchoas de edad 1, las diferencias en las ganancias de IMS también fueron mayores en las hembras que en los machos. El IMS de los machos apenas varió un 2 % por efecto del crecimiento, mientras que en las hembras la variación fue en torno al 9 %. De la

misma manera, el 86 % de la ganancia del CET se derivó al músculo en el caso de los machos, mientras que en las hembras fue del  $\approx 75.6$  % (Tabla 3).

En cuanto al IGS se observó que los machos de Adur tenían un 9.9 de IGS, en tanto que las hembras de la misma edad y zona, tenían un 8.02 de IGS. Las anchoas de Garona, en cambio, los machos tenían un 9.7 de IGS y las hembras un 7.04. Al finalizar el crecimiento también en este caso (al igual que en las anchoas de edad 1), las hembras tenían un IGS mayor que el de los machos. Así, mientras que en los machos el 12.7 % de la ganancia del CET se derivó al IGS, en las hembras se derivó un 48 % más que en los machos, cerca del 18.8 % del CET (Tabla 3).

Por último, los índices hepatosomáticos de los machos fueron muy inferiores a los de las hembras en ambas zonas. Además, la variación del porcentaje por el crecimiento fue de un 0.4, debido a que solo derivaban un 1 % de la CET ganada. Las hembras en cambio, derivaban entre un 5 % y un 7 % de la CET ganada al hígado, por lo que la variación de los porcentajes fue del  $\approx 2.4$ . Así, los IHS pasaron de 1.2 a un  $\approx 3.8$  (Tabla 3).

Tabla 3: Edad 2+: Porcentajes de los índices somáticos (IMS: índice musculosomático; IHS: índice hepatosomático; IGS: índice gonadosomático) al inicio y al final de un proceso de crecimiento de 2 unidades estándar de energía, para los dos sexos en las dos zonas, Adur y Garona. Crecimiento: proceso de incremento energético desde CET= prom – Sd hasta CET= prom + Sd. Prom: promedio de CET de todos los datos. Inicial: porcentajes de las energías contenidas con respecto a la CET cuando esta es igual a prom - Sd. Final: porcentajes de dichas energías cuando CET= prom + Sd. Ganancia: porcentajes de la CET ganada durante el proceso de crecimiento justificada por cada uno de los índices. Δ: Variación del porcentaje del índice somático en cuestión al inicio y al final del período de crecimiento. Las celdas en gris representan las variaciones negativas.

			Adur						Garona					
			Machos			Hembras			Machos			Hembras		
Año			Inicial	Final	Δ	Inicial	Final	Δ	Inicial	Final	Δ	Inicial	Final	Δ
2008	Índice (%)	IMS	89.55	87.57	-1.97	91.33	82.86	-8.47	90.05	87.66	-2.39	91.56	82.05	-9.11
		IHS	0.38	0.75	0.37	1.19	3.38	2.20	0.41	0.78	0.36	1.18	3.65	2.47
		IGS	10.07	11.68	1.61	7.48	13.75	6.28	9.54	11.56	2.03	7.66	14.30	6.64
	Ganancia (%)	IMS	86.32			76.93			86.12			75.21		
		IHS	0.98			4.92			1.01			5.51		
		IGS	12.70			18.15			12.87			19.28		
2009	Índice (%)	IMS	89.75	87.77	-1.98	91.56	82.72	-8.84	89.90	87.55	-2.35	91.46	83.10	-8.36
		IHS	0.38	0.75	0.37	1.19	3.48	2.29	0.38	0.78	0.40	1.15	3.45	2.30
		IGS	9.87	11.48	1.61	7.25	13.80	6.56	9.73	11.68	1.95	7.39	13.45	6.06
	Ganancia (%)	IMS	86.50			76.50			86.05			77.11		
		IHS	0.98			5.09			1.03			5.10		
		IGS	12.51			18.41			12.92			17.79		
2016	Índice (%)	IMS	89.93	88.00	-1.93	89.18	78.54	-10.63	89.67	87.31	-2.35	91.66	82.74	-8.92
		IHS	0.38	0.75	0.37	1.52	4.21	2.69	0.42	0.79	0.37	1.28	4.45	3.17
		IGS	9.69	11.25	1.56	9.30	17.25	7.94	9.91	11.90	1.99	7.06	12.81	5.75
	Ganancia (%)	IMS	86.77			71.45			85.51			76.43		
		IHS	0.99			6.01			1.02			6.69		
		IGS	12.24			22.54			13.17			16.87		

### 4.3.3 Importancia de la edad de la hembra

Tal y como se ha comentado en el apartado de Material y Métodos, para esta sección, sólo vamos a tener en cuenta los datos energéticos de todas las hembras del Golfo de Bizkaia en su conjunto.

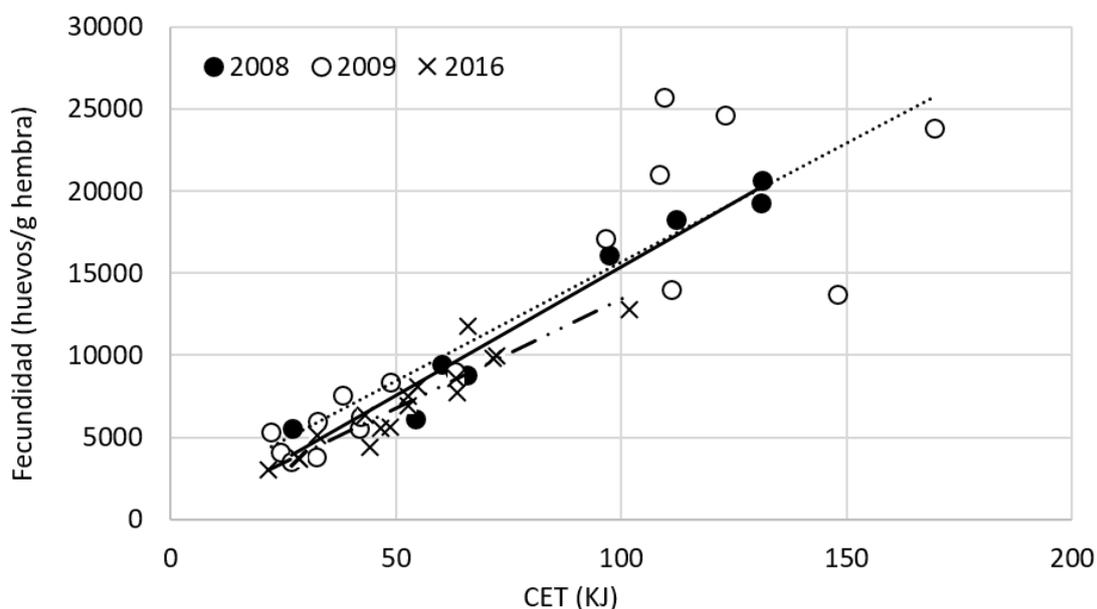


Figura 6: Relación de la fecundidad frente al Contenido Energético Total (CET) de los tres años analizados: 2008, 2009 y 2016.

Tabla 4: Valores del intercepto (a) y de la pendiente (b) de las ecuaciones de las regresiones lineales de la Figura 6, y el valor de la p del análisis de la ANCOVA.

	a	b	R <sup>2</sup>	p	
				2009	2016
2008	-283.286 ± 1284.010	157.014 ± 13.933	0.955	0.276	<0.0001
2009	1168.988 ± 1794.617	145.329 ± 20.817	0.765		<0.0001
2016	64.100 ± 711.660	134.049 ± 12.725	0.881		

Al comparar las regresiones de los 3 años analizados, podemos observar que las anchoas del año 2016 fueron las que menor relación energía total-fecundidad tienen ( $p < 0.0001$ ), mientras que las anchoas del año 2008 y 2009 tienen la misma relación (Figura 6 y Tabla 4).

Tabla 5: Número de anchoas (n) y % de cada edad (n 1, n 2 y n 3) y edad 2+ (suma de las edades 2 y 3) para los tres años analizados.

	n	Edad 1 (%)	Edad 2 (%)	Edad 3 (%)	Edad 2+ (%)
2008	72	36.11	59.72	4.17	63.89
2009	318	57.21	29.25	13.52	42.77
2016	285	44.21	55.79	0.00	55.79

Así mismo, cabe destacar que, aunque el año 2016 tuvo el mayor porcentaje de anchoas de edad 2, no tuvo ninguna anchoa de edad 3; por el contrario, el año 2009 tuvo el menor porcentaje de anchoas de edad 2, pero el mayor de edad 3 (Tabla 5).

#### **4.4. Discusión**

Los rangos de tallas encontrados por Bachiller & Irigoien (2015) en dos de las mismas campañas de muestreo que las realizadas por nosotros (2008 y 2009) fueron de 10.6 a 18.0 cm de longitud total (LT) en Adur y de 9.6 a 17.8 cm de LT en Garona. Por nuestra parte, los datos correspondientes fueron, respectivamente, de 11.2 a 19.6 cm en Adur y de 7.9 a 19.8 cm en Garona.

El fotoperíodo, la longitud de la fase lumínica del día será del todo punto similar, aunque siempre habrá que admitir la existencia de un pequeño gradiente de algunos minutos de diferencia entre el extremo más meridional de la zona de Adur y el extremo más septentrional de la zona de Garona. También es segura la existencia de un gradiente térmico entre la ubicación más sureña del Adur y la más norteña de Garona. El agua irá progresivamente adquiriendo mayor temperatura empezando en el sur y avanzando en dirección norte (Motos *et al.*, 1996).

Una vez superado un umbral de longitud mínima del día, la inhibición de la reproducción se levantará y las anchoas empezarán a prepararse para la freza primaveral siempre y cuando también se produzca el aumento de temperatura que servirá como señal secundaria de que la anchoa puede empezar a prepararse para la puesta primaveral. La época de puesta de la anchoa en el Golfo de Bizkaia empieza cuando se da un repentino cambio de temperatura en el agua (Motos *et al.*, 1996), que empieza en la zona más meridional. Por ello, las anchoas residentes en esas localidades más meridionales, las de la zona de Adur, serán las que primero empiecen a reproducirse.

A la vista de los porcentajes del CET ubicados en el músculo, se observa que, en las anchoas de más edad, antes del inicio del período experimental de crecimiento, ese porcentaje era menor que en las anchoas más jóvenes, porque estarían transfiriendo componentes bioquímicos (energía) en diferentes proporciones al genital, provenientes bien de reservas, bien “directamente” del alimento asimilado. Ya ha sido citado en la bibliografía el hecho de que las anchoas de mayor edad son las ponedoras más tempranas (Motos *et al.*, 1996; Sanz & Uriarte, 1989; Uriarte *et al.*, 1996).

Así mismo, tal y como reflejan nuestros resultados, simultáneamente, en las anchoas de más edad de la zona de Adur los machos tenían menor M-E (tanto en contenido energético como en % de IMS) que las hembras. Este mismo patrón ha sido citado en la bibliografía, donde los ejemplares macho de gadiformes, maduraban sexualmente antes que las hembras (Ajiad *et al.*, 1999). En la zona de Garona, de aguas más frías, en parte por la aportación de agua fría continental por parte del río Garona (Albaina, 2007; Albaina & Irigoien, 2007; Borja *et al.*, 2008; Costoya *et al.*, 2016; Puillat *et al.*, 2004), también los machos parecen ir adelantados a las hembras, de desarrollo más tardío. Abaunza *et al.* (1995) encontraron que los factores ambientales no afectaban de la misma manera a ambos sexos del chicharro (*Trachurus trachurus*). Lam (1983) sugirió que la espermiación, depende en menor medida de los factores ambientales que la maduración de los ovocitos y la ovulación, relatando entre varios ejemplos el caso del *Bairdella icistia* en el que la espermiación tiene lugar en condiciones ambientales inviables a la ovulación. Podría decirse que el umbral de temperatura para el inicio de la

preparación prereproductora es diferente en ambos sexos, siendo en los machos más baja. Por ello, los machos empezarán antes que las hembras. Así mismo, Kartas *et al.* (1984) advirtieron que los machos permanecen más tiempo en las zonas de desove debido a la emisión gradual de su esperma.

Por otro lado, la M-E mostró valores casi idénticos en las anchoas modeladas en las dos zonas para cada sexo y edad. Somarakis *et al.* (2012) observaron que, en la anchoa del Mar Egeo, la fecundidad estaba relacionada con la condición somática (reservas energéticas). Si en el Golfo de Bizkaia hubiese la misma relación entre la fecundidad y la condición somática, a la vista de nuestros resultados de la energía total del músculo en referencia a la condición somática, podríamos concluir que en las anchoas de edad 1 no hubo ninguna diferencia en la fecundidad entre las hembras de Adur y Garona, debido a que mostraron iguales valores tanto entre los años como entre las dos zonas. Sin embargo, en las anchoas de edad 2+, en el año 2016 de Adur se obtuvieron menores valores de M-E. De ello, podría deducirse que en ese año la fecundidad de las anchoas de esta zona pudo haber sido menor que en el resto de los años estudiados. De la misma manera, como la energía muscular fue unas dos veces mayor en las de edad 2+ que las de edad 1, podría concluirse que la fecundidad pudo ser mayor en las anchoas de más edad.

El causante principal del decremento del porcentaje del CET que experimentó el músculo fue fundamentalmente el genital, cuyo desarrollo representó el sumidero energético al que se dirigieron la mayoría de los componentes bioquímicos provenientes de las reservas o del alimento (Flath & Diana, 1985). La conexión fisiológica entre las secciones corporales del genital y del músculo nos hace suponer que el incremento de la G-E fue la causa del decremento de la M-E, con lo que las secuencias temporales de los acontecimientos ocurridos en ambas secciones deberían estar correlacionadas (ver capítulo 2 de esta Tesis para más información) y ser dependientes, fundamentalmente, del sexo y de la zona.

Como corolario de lo explicado en referencia al músculo, es de esperar que los genitales con mayor IGS inicial, es decir los más desarrollados o más adelantados en la preparación para la reproducción sean los de las anchoas de edad 2+ y dentro de ellas las residentes en la zona con las aguas previsiblemente más templadas, la zona del Adur y, dentro de esta zona los machos.

Así, las anchoas macho de edad 2+ de Adur contenían inicialmente mayores valores de G-E (y, por lo tanto, mayor IGS) que las hembras de la misma edad y zona, ya que el desarrollo genital de estas últimas es más tardío. El mismo patrón fue observado en Garona, si bien, los valores iniciales de IGS y del porcentaje del CET ubicado en este órgano fueron menores que sus correspondientes en Adur, como consecuencia del retraso en el desarrollo del genital a causa de las, ya mencionadas, más bajas temperaturas de la zona del Garona.

Este mismo patrón se observó en las anchoas más jóvenes, las de edad 1: los valores más altos de IGS inicial se encontraron en el genital en los machos de Adur, y los valores más bajos en las hembras de Garona. El único dato discrepante de esta secuencia fue el correspondiente a las hembras de Adur; la anomalía provenía de una doble circunstancia. En el año 2008 sólo se pescó una anchoa hembra de edad 1, por lo que no se computó ese año. Además, el genital de las anchoas de edad 1 de ese año fue anormalmente pequeño, por lo que la media bajó mucho. Tomando solamente el dato correspondiente al año 2016 todo cuadraría.

Después de finalizar su desarrollo, los genitales de las hembras de edad 2+ en la zona de aguas más templadas, Adur, fueron algo mayores que los de las hembras de Garona, debido a que presumiblemente las aguas templadas de Adur podrían permitir un mayor crecimiento del zooplancton y, por lo tanto, un mayor suministro de alimento para las anchoas. Sin embargo,

en el caso de las ganancias energéticas de los genitales de los machos, son exactamente las mismas en ambas zonas. De ello cabe deducir que la variable zona no parece ejercer ninguna influencia en el desarrollo energético de los genitales de machos de edad 2+.

Tampoco parece ejercerlo en los machos de edad 1, toda vez que los G-E finales fueron exactamente iguales en ambas zonas. Por el contrario, sí hubo diferencias en las hembras de edad 1. Las de Adur habían aumentado su contenido energético genital hasta los 7.9 KJ (8.8 KJ (el 12.1 % de su CET) si no computamos, por las razones antes aducidas, el año 2009). Las anchoas de Garona tenían en su genital un IGS final de 8.7 KJ (un 11.95 % del CET).

Así mismo, los genitales de las hembras fueron mayores que los de los machos. Resultados similares fueron descritos por Takahashi *et al.* (2001). Estos autores mostraron que los genitales de las hembras de la anchoa *Engraulis japonicus* eran 14 veces más grandes que los de los machos. En nuestro caso, los genitales de las hembras multiplicaron su G-E inicial por  $\approx 4.5$  en ambas zonas y los de machos por  $\approx 3$ , también en ambas zonas, de tal manera que, al finalizar el crecimiento experimental, los genitales de las hembras modeladas habían ganado un 50 % más energía que los de los machos. Eso no quiere decir que fueran un 50 % más grandes en peso o en volumen, sino que esa diferencia energética a favor de las hembras sería consecuencia de un mayor porcentaje en los genitales femeninos de lípidos y proteínas, constituyentes ambos necesarios para el aprovisionamiento de la descendencia, o efecto materno, a través del aporte energético parental al óvulo (Basilone *et al.*, 2006; Burns, 2017; Burns & Fuiman, 2019; Guevara Fletcher, 2011; Sargent *et al.*, 2002; Tocher, 2003). En las anchoas de edad 1, el factor de crecimiento fue prácticamente el doble, porque en los genitales de machos se multiplicó el G-E inicial por  $\approx 5.8$ , tanto en Adur como en Garona, en tanto que los genitales de las hembras multiplicaron su G-E inicial por  $\approx 10$ . Ya se ha hecho referencia al hecho de que en las anchoas de edad 2+ los genitales de las hembras habían crecido un 50 % más que los de los machos; en referencia a las anchoas de edad 1 debe señalarse que en este caso ese porcentaje subió hasta el 72 %. Estos valores tan altos de multiplicación se podrían explicar en base a que en estas anchoas el genital se estaba empezando a formar “a última hora”, es decir, después de que las estructuras somáticas hubieran alcanzado un tamaño mínimo, cosa que ya tenían de sobra alcanzado las anchoas de edad 2+, por lo que, en consecuencia, el genital de estas últimas ya llevaba una buena temporada formándose. El dato de que el G-E inicial de las anchoas de edad 2+ fue de  $\approx 4$  KJ, en tanto que el de las anchoas de edad 1 fue de escasamente 1 KJ sería ilustrativo del “camino que ya llevaba andado” el genital de las anchoas de edad 2+.

Albaina (2007) encontró que en la plataforma francesa se distinguen comunidades zooplanctónicas diferentes, correspondientes a: la pluma fluvial, la plataforma interna, la plataforma externa y el talud. De esta manera, encontró una alta diversidad y abundancia de copépodos en la combinación de la pluma del río Adur y el cañón de Capbreton, debido al transporte de especies oceánicas a estaciones costeras donde se fusionaban ambas poblaciones. Sin embargo, también observó un bajo índice de madurez de las dos especies de copépodos grandes (*Calanoides carinatus* y *Calanus helgolandicus*), concluyendo que las condiciones ambientales no son favorables para el crecimiento de ciertas especies. Por otro lado, en el estuario del Garona observó que la comunidad de zooplancton en dicha zona estaba más relacionada con la comunidad de la pluma fluvial y nerítica que con las de mar abierto. Barroeta *et al.* (2017) determinaron que diferentes especies de copépodos tenían diferente densidad energética. La anchoa es un *income breeder* o “reproductor según ingresos” (Gatti *et al.*, 2017, Stearns, 1992), es decir, el gasto energético de la reproducción es recuperado directamente de la alimentación (Albo-Puigserver *et al.*, 2017; Bonet *et al.*, 1998; Drent & Dean, 1980; Jönsson,

1997). El pico de reproducción de la anchoa es en primavera (Motos *et al.*, 1996) y coincide con el período de alta disponibilidad de alimento (Palomera, 1992), lo que permite a esta especie utilizar, directamente en la reproducción, la ganancia energética derivada de la vigente ingesta de alimentos (Lisovenko & Andrianov, 1996). Las diferencias en la composición de la población de zooplancton de las dos localidades junto a las diferencias de sus densidades energéticas, podría ser la causante de estas diferencias de los G-E.

Finalmente, en referencia a la sección corporal más pequeña de las estudiadas en este trabajo de Tesis, debe hacerse énfasis en el hecho de que su comparativamente pequeño contenido energético no debe llevarnos a pensar que también su función es de pequeña relevancia. El H-E inicial de las anchoas macho de edad 1 era independiente de la zona de residencia de las anchoas en ambas edades ( $\approx 66$  J en las de edad 1, y  $172$  J en las de edad 2+). Sin embargo, comparando anchoas pescadas en la misma zona pero de diferente sexo, pudo comprobarse que, a la vista de las H-E iniciales, las anchoas hembras eran más ricas energéticamente que los machos. En efecto, en esta ocasión la H-E inicial de hembras era de  $\approx 105$  J en ambas zonas. El valor correspondiente en hembras de edad 2+ era de  $\approx 654$  J, en ambas zonas. La diferencia de tamaños hepáticos también se observó en el capítulo 2 de esta Tesis. Aunque la anchoa transfiere la ganancia energética derivada de la ingesta de alimentos “directamente” a la reproducción, eso no implica que exista una conexión directa entre la absorción intestinal de los componentes bioquímicos y su incorporación al tejido genital. Lípidos y aminoácidos requieren un procesamiento durante la vitelogénesis (Kaitaranta & Ackman, 1981; Mommsen & Korsgaard, 2008; Tocher, 2003), previa su deposición en los huevos. Esta puede ser la razón de la diferencia de tamaños de los hígados de machos y hembras, diferencia que también fue descrita por Hardy & Keay (1972) para el verdel (*Scomber scombrus*) y Nunes *et al.* (2011a) y para la sardina (*Sardina pilchardus*).

Los valores de H-E alcanzados al final del período experimental de crecimiento también eran independientes de la zona y dependientes de la edad y del sexo de las anchoas. Efectivamente, en ambas zonas, al cabo del crecimiento, las H-E de anchoas macho de 1 año de edad multiplicaron su H-E inicial por un factor de  $\approx 7.5$ , en tanto que las anchoas macho de edad 2+ multiplicaron su H-E inicial por  $\approx 5$ .

La dinámica de crecimiento cambió radicalmente en las hembras. Los crecimientos energéticos observados en los hígados de hembras dependieron fundamentalmente de la edad de las anchoas. Los hígados de anchoas hembras de 1 año de edad multiplicaron su H-E inicial por  $\approx 20$  en ambas zonas, llegando a los  $\approx 2.2$  KJ. En hembras de edad 2+, en Adur los hígados vieron multiplicados sus H-E iniciales por  $\approx 7$ , en tanto que en las hembras de Garona el factor de multiplicación fue algo mayor,  $\approx 7.6$ .

Finalmente, los índices hepatosomáticos variaron de manera muy regular en machos de ambas zonas y ambas edades. En conjunto, en machos el índice hepatosomático modelado incrementó su valor en un  $\approx 75.6$  % entre el inicio y el final del experimento de crecimiento, desde un IHS inicial de 0.44 hasta un IHS final de 0.77. Curiosamente, el IHS inicial de las hembras de un año de edad, 0.79 en Adur y 0.76 en Garona coincide con el IHS que tienen los machos al final del crecimiento. La significación biológica de este hecho se nos escapa, pero estamos seguros de que la tiene y de que no será fruto de una mera casualidad.

Por otro lado, al igual que la fecundidad estaba relacionada con la condición somática, Somarakis *et al.* (2012) observaron que la frecuencia de la puesta estaba más relacionada con la condición del hígado (presumiblemente, según estos autores, con la ingesta directa del alimento). En

nuestro caso, al igual que ocurría en el músculo, el contenido energético total del hígado era, por una parte, independiente del factor zona y, por otra, adquiriría un valor muy similar en situaciones equivalentes de edad, sexo y momento (inicial o final) del crecimiento. Si en el Golfo de Bizkaia también se diera la correlación observada por Somarakis *et al.* (2012) entre la frecuencia de puesta y la condición hepática, la frecuencia de las puestas habría sido igual en ambas zonas, aproximadamente una puesta cada 4 días (variación entre cada 3 a 5 días) para, según Motos (1996), el caso de la anchoa. Por otra parte, ha sido citado en la bibliografía que la frecuencia de las puestas va aumentando a medida que avanza la época de reproducción (Motos, 1996), hasta un cierto momento, a partir del cual vuelve a reducirse (Arnold *et al.*, 2018; Hunter & Leong, 1981) por diversas causas (agotamiento de las reservas endógenas, disminución de la fuente de alimentación, bajada de la temperatura, etc.). Haciendo caso a Somarakis *et al.* (2012) ese aumento de la frecuencia de las puestas estaría ligado a un aumento de la H-E, que a su vez podría estar relacionado con un aumento de las capacidades metabólicas de este órgano.

#### 4.4.2. Importancia de la edad de la hembra

La relación entre el CET y la fecundidad es una relación lineal, donde las anchoas con mayor CET tienen mayor fecundidad. También Casavola *et al.* (1996) encontraron una relación lineal; no obstante, ellos relacionaron la fecundidad o número de huevos con el peso del individuo sin gónadas. Teniendo en cuenta nuestras regresiones, si cogiéramos una anchoa de 80 KJ ( $\approx 14$  cm,  $\approx 24$ g), la media para todos los tres años juntos sería de unos 151.4 huevos por cada KJ del CET. Empero, si analizamos de año en año, el resultado de la fecundidad variaría de la siguiente manera: en el año 2008 dicha anchoa de 80 KJ de CET pondría unos 153.5 huevos por cada KJ del CET; en el año 2009, pondría 159.9 huevos por cada KJ del CET, mientras que, en el año 2016, pondría 134.9 huevos por cada KJ del CET.

Al analizar más detenidamente el número de individuos por edad y el rango de tallas, se aprecia que tanto en el año 2008 como en el año 2009 se encontraron anchoas de edad 3, no en cambio, en el año 2016. Además, las anchoas del año 2016 fueron las más pequeñas de los tres años. De la misma manera, el estado de las anchoas en el mes de septiembre del año anterior (ver Capítulo 3 de esta Tesis), influirá en el éxito reproductor de las anchoas estudiadas en este capítulo. El estado de las anchoas en septiembre del año anterior era:

- La mayor mortalidad de los juveniles se dio en los inviernos de los años 2007 (invierno 2007-2008) y 2015 (invierno 2015-2016). Por otra parte, las anchoas del año 2015 fueron significativamente más pequeñas que las de 2007.
- Las adultas del año 2015 también fueron las más pequeñas.
- Los juveniles del año 2008 fueron los que menor tasa de mortalidad tuvieron.
- Las anchoas adultas del año 2008, aun no siendo las más grandes, fueron las que tuvieron mayor cantidad de M-Prot y M-Lip.

De este modo, si los inviernos de los tres años fueron similares, las anchoas del año 2015 que sobrevivieron al invierno serían las más pequeñas en la primavera siguiente (época de reproducción del año 2016). Por el contrario, las anchoas del año 2008 serían las que en mejor estado llegarían a la primavera siguiente (primavera del año 2009).

Las anchoas de edad 2+ tuvieron mayor contenido energético total (CET) que las anchoas de edad 1 (véase el Capítulo 2 de esta Tesis). Por ello, puede concluirse que la baja fecundidad de las anchoas del año 2016 podría ser debida, bien a una falta de individuos de mayor edad, bien a la presencia de individuos de menor talla, tanto en septiembre como en mayo, o bien,

finalmente, a un peor estado de los juveniles de septiembre del año anterior. Por el contrario, la alta fecundidad de las anchoas del año 2009 pudo ser debida a una mejor condición y a una talla más grande de las anchoas en septiembre. Estas observaciones coinciden con lo encontrado en los numerosos trabajos bibliográficos que relacionan la edad y la talla con la fecundidad (Dominguez-Petit & Saborido-Rey, 2010; Evans *et al.*, 1996; Gatti *et al.*, 2018; Koops *et al.*, 2004; Lambert, 1987; Lambert & Dutil, 2000; Marteinsdottir & Steinarsson, 1998; Mehault *et al.*, 2010; Millan, 1999; Mion *et al.*, 2018; Nunes *et al.*, 2011b; Pauly, 2019; Uriarte *et al.*, 2012). Carr & Kaufman (2008) vieron que, en el caso del bacalao del Atlántico, los reproductores con mayor experiencia, los de mayor edad, eran más importantes entre los reproductores, debido a que aportaron mayor cantidad de huevos y de mejor calidad, que los reproductores menos experimentados (individuos más jóvenes). Barneche *et al.* (2018) mostraron que las hembras de los peces marinos más grandes, se reproducían desproporcionadamente más que las hembras más pequeñas, no solo en fecundidad, sino también en energía reproductiva total. Carter *et al.* (2015), sin embargo, determinaron que era el tamaño de la hembra, no la edad, la que influía en la calidad de los huevos en el pez de arrecife de coral *Plectropomus leopardus*.

En condiciones ambientales desfavorables, los organismos deben ajustar el tamaño de la maduración sexual para maximizar su aptitud (*fitness*) (Stearns & Koella, 1986). Por ejemplo, la reducción del crecimiento a menudo conduce a una reproducción más temprana y con un tamaño más pequeño (Alm, 1959). Brosset *et al.* (2016) observaron que, en el Golfo de Lion, el periodo de desove de la anchoa parecía haberse ampliado ligeramente (ahora empiezan a reproducirse a finales de abril en lugar de en mayo) en comparación con estudios de la década de 1960 (Aldebert & Tournier, 1971; Lee, 1961). Estos cambios podrían ser el resultado de ajustes fisiológicos (Nunes *et al.*, 2011b) al aumento de la temperatura del mar y al entorno cambiante: el calentamiento del agua podría promover una maduración más temprana de las gónadas (Erauskin-Extramiana *et al.*, 2019). Del mismo modo, en condiciones de una menor supervivencia adulta, la selección debería favorecer los genotipos capaces de reproducirse antes, con un tamaño más pequeño y con un mayor esfuerzo reproductor (Monaghan, 2008), lo que influirá en la condición de los individuos y la energía canalizada a la reproducción (Leal *et al.*, 2009). Tal aumento en el esfuerzo reproductor podría ser una respuesta a la proporción decreciente de hembras grandes, que generalmente producen más huevos y más grandes.

Teniendo en cuenta que en la última campaña oceanográfica BIOMAN que se realizó en mayo de este año, la talla de las anchoas fue muy pequeña y que en los últimos años se ha visto una tendencia a la baja de las tallas de las anchoas (ICES, 2020), puede que la fecundidad de la población haya disminuido, y que, en un futuro, esa disminución de talla y fecundidad influya en el estado de la población.

#### **4.5. Conclusiones**

- Los valores más bajos del índice musculosomático y los más altos del índice gonadosomático se encontraron en los machos de edad 2+ de la zona del Adur. La correlación negativa existente entre ambos índices fue indicativa de que esos individuos fueron los primeros en iniciar los preparativos para la reproducción primaveral de las anchoas en el Golfo de Bizkaia.
- En el extremo contrario se encontraba el caso de las anchoas hembras de 1 año de edad de la zona norte del Garona, ya que presentaban los valores más altos del índice musculosomático y los más bajos del índice gonadosomático.

- A partir de un mínimo de horas de luz diarias, el momento del inicio de la reproducción depende de la edad (o talla) de la anchoa y de la temperatura del agua de la zona donde vive. Cuanto mayor es la edad (o talla) y más alta la temperatura del agua, antes empiezan los preparativos para la reproducción. Lo contrario también es cierto.
- Los preparativos prerreproductivos más tempraneros se dieron en los machos de más edad residentes en el extremo sudoriental del Golfo de Bizkaia y los más tardíos en hembras jóvenes (edad 1) de la zona norte del Garona.
- En las condiciones iniciales, en anchoas de cualquier edad los genitales de los machos contenían más energía que los de las correspondientes hembras. Durante el crecimiento estudiado los genitales femeninos experimentaron mayor incremento energético que los masculinos, de tal manera que al finalizar el período modelado los genitales de las hembras de edad 2+ habían aumentado su contenido energético un 50 % más que los de los machos, en tanto que en las de edad 1 lo habían hecho en un 72%.
- El índice hepatosomático de los machos era independiente de la zona y de la edad de las anchoas. Sin embargo, este índice era dependiente de la edad en las hembras, adquiriendo los valores más elevados en las anchoas de edad 2+ de Garona y ligeramente más bajos en las de la zona del Adur.
- No se registraron diferencias significativas en los contenidos energéticos totales de las anchoas de edad 1, ni entre zonas, ni entre años, pero sí entre sexos; al final del crecimiento modelado, los contenidos energéticos totales de las hembras fueron mayores que los de los machos.
- Las hembras del año 2009 fueron las que mayor fecundidad tuvieron, invirtiendo mayor proporción de su contenido energético total que en los otros años. Por el contrario, las del año 2016 fueron las que menor fecundidad tuvieron. Cuando la muestra del año 2016 analizada por nosotros, con su ausencia de hembras de mayor edad (edad 3), en combinación con el menor tamaño de sus ejemplares, se coteja con la muestra del año 2009, con su elevado número de anchoas de más edad, asociado al mayor tamaño de las hembras, la causa de la diferencia de fecundidad entre esos dos años parece clara.

#### **4.6. Bibliografía**

- Abaunza, P., A.C. Fariña & P. Carrera (1995). Geographic variations in sexual maturity of horse mackerel, *Trachurus trachurus*, in the Galician and Cantabrian shelf. *Scientia Marina*, **59** (3-4): 211–222.
- Ajjad, A., T. Jakobsen & O. Nakken (1999) Sexual difference in maturation of Northeast Arctic cod. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, **25**: 1–15.
- Albaina, A. & X. Irigoien (2004). Relationships between frontal structures and zooplankton communities along a cross-shelf transect in the Bay of Biscay (1995 to 2003). *Marine Ecology Progress Series*, **284**: 65-75.
- Albaina, A. (2007). Relationships between mesoscale oceanographic structures and zooplankton communities in the Bay of Biscay. Tesis Doctoral. UPV/EHU & AZTI-Tecnalia (Pasaia).
- Albaina, A. & X. Irigoien (2007). Zooplankton communities and oceanographic structures in a high-resolution grid in the south-eastern corner of the Bay of Biscay. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **75**: 433-446.

- Albo-Puigserver, M., A. Muñoz, J. Navarro, M. Coll, H. Pethybridge, S. Sánchez & I. Palomera (2017). Ecological energetics of forage fish from the Mediterranean Sea: Seasonal dynamics and interspecific differences. *Deep-Sea Research II*, **140**: 74-82.
- Aldanondo, N., U. Cotano, N. Goikoetxea, G. Boyra, L. Ibaibarriaga, & X. Irigoien (2016). Interannual differences in growth and hatch-date distributions of early juvenile European anchovy in the Bay of Biscay: implications for recruitment. *Fisheries Oceanography*, **25 (2)**: 147–163.
- Aldebert, Y. & H. Tournier (1971). La reproduction de la sardine et de l'anchois dans le Golfe du Lion. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*, **35 (1)**: 57–75.
- Alheit, J., V.H. Alarcon & B.J. Macewicz (1984). Spawning frequency and sex ratio in the Peruvian anchovy, *Engraulis ringens*. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports*, **25**: 43-52.
- Allain, G., P. Petitgas & P. Lazure (2001). The influence of mesoscale ocean processes on anchovy (*Engraulis encrasicolus*) recruitment in the Bay of Biscay estimated with a three-dimensional hydrodynamic mode. *Fisheries Oceanography*, **10 (2)**: 151-163.
- Allain, G., P. Petitgas, P. Grellier & P. Lazure (2003). The selection process from larval to juvenile stages of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in the Bay of Biscay investigated by Lagrangian simulations and comparative otolith growth. *Fisheries Oceanography*, **12 (4/5)**: 407-418.
- Alm, G. (1959). Connection between maturity, size and age in fishes. *Institute of Freshwater Research Drottningholm Report*, **40**: 5–145.
- Arnold, L.M., W.D. Smith, P.D. Spencer, A.N. Evans, S.A. Heppell & S.S. Heppell (2018). The role of maternal age and context-dependent maternal effects in the offspring provisioning of a long-lived marine teleost. *Royal Society open science*, **3**: 170966.
- Atse, C.B., C. Audet & J. de la Noüe (2002). Effects of temperature and salinity on the reproductive success of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.): egg composition, milt characteristics and fry survival. *Aquaculture Research*, **33**: 299-309.
- Bachiller, E. & X. Irigoien (2015). Ingrauild predation between small pelagic fish in the Bay of Biscay: impact on anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) egg mortality. *Marine Biology*, **162**: 1351-1369.
- Bailey, K.M., M.F. Canino, J.M. Napp, S.M. Spring & A.L. Brown (1995). Contrasting years of prey levels, feeding conditions and mortality of larval walleye Pollock *Theragra chalcogramma* in the western Gulf of Alaska. . *Marine Ecology Progress Series*, **119**: 11-23.
- Bailey, K.M. & E.D. Houde (1989). Predation on Eggs and Larvae of Marine Fishes and the Recruitment Problem. *Advances in Marine Biology*, **25**: 1-83.
- Barneche, D.R., D.R. Robertson, C.R. White & D.J. Marshall (2018). Fish reproductive-energy output increases disproportionately with body size. *Science*, **360**: 642-643.
- Barroeta, Z., M.P. Olivar & I. Palomera (2017). Energy density of zooplankton and fish larvae in the southern Catalan Sea (NW Mediterranean). *Journal of Sea Research*, **124**: 1-9.

- Basilone, G., C. Guisande, B. Patti, S. Mazzola, A. Cuttitta, A. Bonanno, A.R. Vergara & I. Maneiro (2006). Effect of habitat conditions on reproduction of the European anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in the Strait of Sicily. *Fisheries Oceanography*, **15** (4): 271-280.
- Bellier, E., B. Planque & P. Petitgas (2007). Historical fluctuations in spawning location of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) and sardine (*Sardina pilchardus*) in the Bay of Biscay during 1967-73 and 2000-2004. *Fisheries Oceanography*, **16** (1): 1-15.
- Beverton, J.H. & S.J. Holt (1957). On the Dynamics of Exploited Fish Populations. Chapman & Hall, London.
- Birkeland, C. & P.K. Dayton (2005). The importance in fishery management of leaving the big ones. *TRENDS in Ecology and Evolution*, **20** (7): 356–358.
- Bonet, X., D. Bradshaw & R. Shine (1998). Capital versus income breeding: an ectothermic perspective. *Oikos*, **83** (2): 333-342.
- Borja, A., A. Fontán, J. Saenz & V. Valencia (2008). Climate, oceanography, and recruitment: the case of the Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus*). *Fisheries Oceanography*, **17** (6): 477- 493.
- Botas, J.A., E. Fernandez, A. Bode & R. Anadon (1980). A Persistent Upwelling off the Central Cantabrian Coast (Bay of Biscay). *Estruarine, Coastal and Shelf Science*, **30**: 185-199.
- Brosset, P., J. Lloret, M. Muñoz, C. Fauvel, E. Van Beveren, V. Marques, J.-M. Fromentin, F. Ménard & C. Saraux (2016). Body reserves mediate trade-offs between life-history traits: new insights from small pelagic fish reproduction. *Royal Society Open Science*, **3** (10): 1-15.
- Brown, R.W. & W.W. Taylor (1992). Effects of egg composition and prey density on the larval growth and survival of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis* Mitchell). *Journal of Fish Biology*, **40**: 381-394.
- Buckley, L.J., A.S. Smigielski, T.A. Halavik, E.M. Caldarone, B.R. Burns & G.C. Laurence (1991). Winter flounder *Pseudopleuronectes americanus* reproductive success. II. Effects of spawning time and female size on size, composition and viability of eggs and larvae. *Marine Ecology Progress Series*, **74**: 125-135.
- Burns, C.M. (2017). Fatty Acid Composition of the Maternal Diet Affects Egg and Larval Quality of Southern Flounder, *Paralichthys lethstigma*. Tesis Doctoral, University of Texas at Austin, Austin, Texas, USA.
- Burns, C.M. & L.A. Fuiman (2019). Maternally derived nutrients influence fatty acid composition and predator evasion behavior of larval southern flounder, *Paralichthys lethostigma*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **514-515**: 41-47.
- Canino, M.F., K.M. Bayley & L.S. Incze (1991). Temporal and geographic differences in feeding and nutritional condition of walleye pollock larvae *Theragra chalcogramma* in Shelikof Strait, Gulf of Alaska. *Marine Ecology Progress Series*, **79**: 27-35.
- Carr, J.P. & L. Kaufman (2008). Estimating the importance of maternal age, size, and spawning experience to recruitment of Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Biological Conservation*, **142**: 477-487.

- Carter, A.B., A.G. Carton, M.I. McCormick, A.J. Tobin & A.J. Williams (2015). Maternal size, not age, influences egg quality of a wild, protogynous coral reef fish *Plectropomus leopardus*. *Marine Ecology Progress Series*, **529**: 249-263.
- Casavola, N., A.G. Marano & E. Rizzi (1996). Batch fecundity of *Engraulis encrasicolus* L. in the south-western Adriatic sea. *Scientia Marina*, **60 (2-3)**: 369-377.
- Charbonneau, J.A., D.M. Keith & J.A. Hutchings (2019) Trends in the size and age structure of marine fishes. *ICES Journal of Marine Science*, **76 (4)**: 938-945.
- Costoya, X., D. Fernández-Nóvoa, M. deCastro, F. Santos, P. Lazure & M. Gómez-Gesteira (2016). Modulation of sea Surface temperatura warming in the Bay of Biscay by Loire and Gironde Rivers. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, **121**: 966-979.
- Danylchuk, A.J. & M.G. Fox (1994 ). Age and size-dependent variation in the seasonal timing and probability of reproduction among mature female pumpkinseed, *Leponis gibbosus*. *Environmental Biology of Fishes*, **39**: 119-127.
- Díaz E., J.M. Txurruka & F. Villate (2008). Biochemical composition and condition in anchovy larvae *Engraulis encrasicolus* during growth. *Marine Ecology Progress Series*, **361**: 227-238.
- Díaz E., J.M. Txurruka & F. Villate (2009). Biochemical composition and somatic growth of pelagic larvae of three fish species from the Bay of Biscay. *Marine Ecology Progress Series*, **382**: 173-183.
- Domínguez-Petit, R. & F. Saborido-Rey (2010). New bioenergetic perspective of European hake (*Merluccius merluccius* L.) reproductive ecology. *Fisheries Research*, **104**: 83-88.
- Doray, M., C. Hervy, M. Huret & P. Petitgas (2018). Spring habitats of small pelagic fish communities in the Bay of Biscay. *Progress in Oceanography*, **166**: 88-108.
- Drent, R.H. & S. Dean (1980). The Prudent Parent: Energetic Adjustments in Avian Breeding. *Ardea*, **55 (1-2)**: 225-252.
- Escribano, A. N. Aldanondo, A. Urtizberea, G. Boyra & U. Cotano (2019). Size- and density-dependent overwinter mortality of anchovy juveniles in the Bay of Biscay. *Continental Shelf Research*, **183**: 28-37.
- Erauskin-Extramiana, M., P. Alvarez, H. Arrizabalaga, L. Ibaibarriaga, A. Uriarte, U. Cotano, M. Santos, L. Ferrer, A. Cabré, X. Irigoien & G. Chust (2019). Historical trends and future distribution of anchovy spawning in the Bay of Biscay. *Deep-Sea Research, Part II*, **159**: 169-182.
- Evans, R.P., C.C. Parrish, J.A. Brown & P.J. Davis (1996). Biochemical composition of eggs from repeat and first-time spawning captive Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*). *Aquaculture*, **139**: 139-149.
- Evans, J.P. & A.J. Geffen (1998). Male characteristics, sperm traits, and reproductive success in winter-spawning Celtic Sea Atlantic herring, *Clupea harengus*. *Marine Biology*, **132**: 179-186.
- Flath, L.E. & J.S. Diana (1985). Seasonal Energy Dynamics of the Alewife in Southeastern Lake Michigan. *Transaction of the American Fisheries Society*, **114**: 328-337.

- Fernandes, J.A., X. Irigoien, N. Goikoetxea, J.A. Lozano, I. Inza, A. Pérez & A. Bode (2010). Fish recruitment prediction, using robust supervised classification methods. *Ecological Modelling*, **221**: 338-352.
- Garrido, S., R. Rosa, R. Ben-Hamadou, M.E. Cunha, M.A. Chicharo & C.D. van der Lingen (2008). Spatio-temporal variability in fatty acid trophic biomarkers in stomach contents and muscle of Iberian sardine (*Sardina pilchardus*) and its relationship with spawning. *Marine Biology*, **154**: 1053-1065.
- Gatti, P., P. Petitgas & M. Huret (2017). Comparing biological traits of anchovy and sardine in the Bay of Biscay: A modelling approach with the Dynamic Energy Budget. *Ecological Modelling*, **348**: 93-109.
- Gatti, P., L. Cominassi, E. Duhamel, P. Grellier, H. Le Delliou, S. Le Mestre, P. Petitgas, M. Rabiller, J. Spitz & M. Huret (2018). Bioenergetic condition of anchovy and sardine in the Bay of Biscay and English Channel. *Progress in Oceanography*, **166**: 120-138.
- Goikoetxea, N., A. Borja, A. Fontán, M. González & V. Valencia (2009). Trends and anomalies in sea-surface temperature, observed over the last 60 years, within the southeastern Bay of Biscay. *Continental Shelf Research*, **29**: 1060-1069.
- Guevara Fletcher, C.E. (2011). Variación del tamaño de los huevos en la anchoa Europea (*Engraulis encrasicolus* Linnaeus, 1758) en el golfo de Vizcaya. Trabajo Fin de Master, UPV/EHU & AZTI-Tecnalia (Pasaia).
- Hardy, R. & J.N. Keay (1972). Seasonal variations in the chemical composition of Cornish mackerel, *Scomber scombrus* (L.), with detailed reference to the lipids. *Journal of Food Science and Technology*, **7**: 125-137.
- Houlihan D.F., E.M. Mathers & A. Foster (1993). Biochemical correlates of growth rate in fish, Chapter 2, 45-71 pp. In: *Fish Ecophysiology*. pp. 421. J.C. Ranking & F.B. Jensen (Eds.) Chapman & Hall, London.
- Hunter, J.R. & R. Leong (1981). The spawning energetics of female northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fishery Bulletin*, **79 (2)**: 215-230.
- Ibaibarriaga, L., A. Uriarte, U. Laconcha, M. Bernal, M. Santos, M. Chifflet & X. Irigoien (2013). Modelling the spatio-temporal distribution of age-1 Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus*) at spawning time, *Scientia Marina*, **77 (3)**: 461-472.
- ICES (2018). Working Group on Acoustic and Egg Surveys for Sardine and Anchovy in ICES Areas 7, 8 and 9 (WGACEGG). ICES WGACEGG REPORT 2017 3-17 November 2017. 388 pp.
- ICES (2019). Working Group on Southern Horse Mackerel, Ancovy and Sardine (WGHANSA). *ICES Scientific Reports*, 1:34. 662 pp.
- ICES (2020). Working Group on Acoustic and Egg Surveys for Sardine and Anchovy in ICES areas 7, 8 and 9 (WGACEGG; outputs from 2019 meeting). *ICES Scientific Reports*, 2:44. 490 pp.
- Jégou, A.M. & P. Lazure (1995). Quelques aspects de la circulation sur le plateau atlantique, pp. 99-106. In: *Actas del IV Coloquio Internacional sobre Oceanografía del Golfo de Vizcaya*. O. Cendrero & I. Olaso (Eds). Instituto Español de Oceanografía, Santander, España.

- Jönsson, K.I. (1997). Capital and income breeding as alternative tactics of resource use in reproduction. *Oikos*, **78**: 57-66.
- Jonsson, N., B. Jonsson & L.P. Hansen (1991). Energetic cost of spawning in male and female Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Journal of Fish Biology*, **39**: 739-744.
- Kaitaranta, J.K. & R.G. Ackman (1981). Total Lipids and Lipid Classes of Fish Roe. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part B*, **69**: 725-729.
- Kartas, F. & J.P. Quignard (1984). La fécondité des poissons téléostéens. *Collection de Biologie des Milieux Marins* (Vol 5). pp. 121. Masson (Eds). Paris, Francia.
- Koutsikopoulos, C. & B. Le Cann (1996). Physical processes and hydrological structures related to the Bay of Biscay anchovy. *Scientia Marina*, **60 (2)**: 9-19.
- Koutsikopoulos, C., P. Beillois, C. Leroy & F. Taillefer (1998). Temporal trends and spatial structures of the sea surface temperature in the Bay of Biscay. *Oceanologica Acta*, **21 (2)**: 335-344.
- Koops, M.A., J.A. Hutchings & T.M. McIntyre (2004). Testing hypotheses about fecundity, body size and maternal condition in fishes. *Fish and Fisheries*, **5**: 120-130.
- La Mesa, M., F. Donato, G. Giannetti & E. Arneri (2009) Growth and mortality rates of European anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in the Adriatic Sea during the transition from larval to juvenile stages. *Fisheries Research*, **96**: 275-280.
- Lam, T.J. (1983). Environmental influences on gonadal activity in fish, Chapter 2, 65-116 pp. *In: Fish Physiology*, Vol IX. Part B. pp. 477. W.S. Hoar, D.J. Randall & E.M. Donaldson (Eds.). Academic Press, New York, London.
- Lambert, T.C. (1987). Duration and intensity of spawning in herring as related to the age structure of the mature population. *Marine Ecology Progress Series*, **39**: 209-220.
- Lambert, Y. & J.-D. Dutil (2000). Energetic consequences of reproduction in Atlantic cod (*Gadus morhua*) in relation to spawning level of somatic energy reserves. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **87**: 815-825.
- Leal, E.M., L.R. Castro & G. Claramunt (2009). Variability in oocyte size and batch fecundity in anchoveta (*Engraulis ringeus*, Jenyns 1842) from two spawning areas off the Chilean coast. *Scientia Marina*, **73 (1)**: 59-66.
- Lee, J.Y. (1961). La Sardine du golfe du lion (sardina pilchardus sardina regan). *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*, **25**: 418-513.
- Lisovenko, L.A. & D.P. Andrianov (1996). Reproductive biology of anchovy (*Engraulis encrasicolus ponticus* Alexandrov 1927) in the Black Sea. *Scientia Marina*, **60 (2)**: 209-218.
- Marteinsdottir, G. & A. Steinarsson (1998). Maternal influence on the size and viability of Iceland con *Gadus morhua* eggs and larvae. *Journal of Fish Biology*, **52**: 1241-1258.
- Mehault, S., R. Domínguez-Petit, S. Cerviño & F. Saborido-Rey (2010). Variability in total egg production and implications of the southern stock of European hake. *Fisheries Research*, **104**: 11-122.
- Millan, M. (1999). Reproductive characteristics and condition status of anchovy *Engraulis encrasicolus* L. from the Bay of Cadiz (SW Spain). *Fisheries Research*, **41**: 73-86.

- Mion, M., A. Thorsen, F. Vitale, J. Dierking, J.P. Herrmann, B. Huwer, B. von Dewitz & M. Casini (2018). Effect of fish length and nutritional condition on the fecundity of distressed Atlantic cod *Gadus morhua* from the Baltic Sea. *Journal of Fish Biology*, **92**: 1016-1034.
- Mommsen, T.P. & B. Korsgaard (2008). Vitellogenesis, Chapter 4, 113-170 pp. *In*: Fish Reproduction. pp. 629. M.J. Rocha, A. Arukwe & B.G. Kapoor (Eds.) Science Publishers, Enfield, USA.
- Monaghan, P. (2008). Early growth conditions, phenotypic development and environmental change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **363**: 1635–1645.
- Morgan, M.J. (2004). The relationship between fish condition and the probability of being mature in American plaice (*Hippoglossoides platessoides*). *ICES Journal of Marine Science*, **61**: 64-70,
- Motos, L. (1996). Reproductive biology and fecundity of the Bay of Biscay anchovy population (*Engraulis encrasicolus* L.). *Scientia Marina*, **60 (2)**: 195-207.
- Motos, L., A. Uriarte & V. Valencia (1996). The spawning environment of the Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.). *Scientia Marina*, **60 (2)**: 117–140.
- Nunes, C., A. Silva, E. Soares & K. Ganas (2011a). The Use of Hepatic and Somatic Indices and Histological Information to Characterize the Reproductive Dynamics of Atlantic Sardine *Sardine pilchardus* from the Portuguese Coast. *Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science*, **3**: 127–144.
- Nunes, C., A. Silva, V. Marques & K. Ganas (2011b). Integrating fish size, condition, and population demography in the estimation of Atlantic sardine annual fecundity. *Ciencias Marinas*, **37 (4B)**: 565–584.
- Palomera, I. (1992). Spawning of anchovy *Engraulis encrasicolus* in the Northwestern Mediterranean relative to hydrographic features in the region. *Marine Ecology Progress Series*, **79**: 215-223.
- Parrish, R.H., D.L. Mallicoate & R.A. Klingbeil (1986). Age dependent fecundity, number of spawnings per year, sex ratio and maturation stages in northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fishery Bulletin*, **84 (3)**: 503-517.
- Pauly, D. (2019). Female Fish Grow Bigger- Let's Deal with it. *Trends in Ecology & Evolution*, **34**: 181-182.
- Perez, K.O. & L.A. Fuiman (2015). Maternal diet and larval diet influence survival skills of larval red drum *Sciaenops ocellatus*. *Journal of Fish Biology*, **86**: 1286–1304.
- Puillat, I., P. Lazure, A.M. Jégou, L. Lampert & P.I. Miller (2004). Hydrographical variability on the French continental shelf in the Bay of Biscay, during the 1990s. *Continental Shelf Research*, **24**: 1143-1163.
- Rainuzzo, J.R., I.R. Kjell & Y. Olsen (1997). The significance of lipids at early stages of marine fish: a review. *Aquaculture*, **155**: 103-115.
- Rideout, R.M. & J. Tomkiewicz (2011). Skipped Spawning in Fishes: More Common than You Might Think. *Dynamics, Management, and Ecosystem Science*, **3**: 176-189.

- Riveiro, I., C. Guisande, M. Lloves, I. Maneiro & J.M. Cabanas (2000). Importance of parental effects on larval survival in *Sardina pilchardus*, **205**: 249-258.
- Sanz, A. & A. Uriarte (1989). Reproductive cycle and batch fecundity of the bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in 1987. *CalCOFI Report*, **30**: 127–135.
- Sanz, N., J.-L. García-Marín, J. Viñas, M. Roldán & C. Pla (2008). Spawning groups of European anchovy: population structure and management implications. *ICES Journal of Marine Science*, **65 (9)**: 1635–1644.
- Sargent, J.R., L.A. McEvoy & J.G. Bell (1997). Requirements, presentation and sources of polyunsaturated fatty acids in marine fish larval feeds. *Aquaculture*, **155 (1-4)**: 117-127.
- Sargent, J.R., R.D. Tocher & J.G. Bell (2002). The Lipids, Chapter 4, 181-257 pp. *In: Fish Nutrition*. pp. 824. J.E. Halver & R.W. Hardy (Eds.). Academic Press, California, USA.
- Somarakis, S., E. Schismenou, A. Siapatis, M. Giannoulaki, A. Kallianiotis & A. Machias (2012). High variability in the Daily Egg Production Method parameters of an eastern Mediterranean anchovy stock: Influence of environmental factors, fish condition and population density. *Fisheries Research*, **117–118**: 12–21.
- Srivastava, R.K. & J.A. Brown (1991). The biochemical characteristics and hatching performance of cultured and wild Atlantic salmon (*Salmo salar*) eggs. *Canadian Journal of Zoology*, **69 (9)**: 2436-2441.
- Stearns, S.C. (1992) The evolution of life histories. 249 pp. Oxford University Press, Oxford. UK.
- Stearns, S.C. & J.C. Koella (1986). The evolution of phenotypic plasticity in life-history traits: predictions of reaction norms for age and size at maturity. *Evolution*, **40**: 893–913.
- Takahashi, A., M. Kuroki, Y. Niizuma, A. Kato, S. Saitoh & Y. Watanuki (2001). Importance of the Japanese anchovy (*Engraulis japonicas*) to breeding rhinoceros auklets (*Cerorhinca monocerata*) on Teuri Island, Sea of Japan. *Marine Biology*, **139**: 361-371.
- Tocher, D.R. (2003). Metabolism and functions of lipids and fatty acids in teleost fish. *Reviews in Fisheries Science*, **11**: 107–184.
- Tsikliras, A.C. & K.I. Stergiou (2014). Size at maturity of Mediterranean marine fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **24**: 219-268.
- Uriarte, A., P. Prouzet & B. Villamor (1996). Bay of Biscay and Ibero Atlantic anchovy populations and their fisheries. *Scientia Marina*, **60 (2)**: 237-255.
- Uriarte, A., A. Alday, M. Santos & L. Motos (2012). A re-evaluation of the spawning fraction estimation procedures for Bay of Biscay anchovy, a species with short interspawning intervals. *Fisheries Research*, **117-118**: 96-111.
- Vaz, S. & P. Petitgas (2002). Study of the Bay of Biscay anchovy population dynamics using spatialised age-specific matrix models. ICES, CM 2002 / 0 : 07
- Villamor, B., P. Abaunza, P. Petitgas, J. Massé & A. Uriarte (2007). Bay of Biscay anchovy: a resource in crisis. *ICES Insight* 9–10.
- Wang, S.B. & E.D. Houde (1994). Energy storage and dynamics in bay anchovy *Anchoa mitchilli*. *Marine Biology*, **121**: 219-227.

Wiegand M.D. (1996). Composition, accumulation and utilization of yolk lipids in teleost fish.  
*Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **6**: 259-286.

## Discusión general

La presente Tesis estudia varios aspectos relacionados con la translocación de los diferentes componentes bioquímicos (proteínas, lípidos y carbohidratos) a través de los diferentes órganos (músculo, hígado, y en el caso de los adultos, también el genital) de las anchoas juveniles y adultas. La discusión general no sigue completamente el orden de los capítulos. En cambio, sigue la secuencia vital de la anchoa, empezando por los juveniles en el mes de septiembre y terminando con los adultos del mes de mayo.

### *Cambios fisiológicos y composición bioquímica de la anchoa*

Si una población, especialmente si vive sometida a cambiantes condiciones ambientales estacionales, va a poder perdurar en el tiempo, los individuos que la forman deberán dar una respuesta biológica, si no siempre podrá ser la adecuada, sí, al menos, deberá ser lo suficientemente buena como para poder superar los continuos desafíos, sean estos bióticos o abióticos, para poder sobrevivir hasta reproducirse al menos una vez. Para aquellos individuos que viven más de un ciclo anual, sobrevivir hasta su primera reproducción es el factor determinante de su éxito biológico. Además de a las variaciones en las condiciones medioambientales, estos organismos deben enfrentarse a fluctuaciones del suministro de alimento (Cushing, 1975), a la presión por parte de los depredadores (Aldanondo *et al.*, 2016; Díaz *et al.*, 2008; Garrido *et al.*, 2015; Huret *et al.*, 2018, entre otros), además de acumular suficientes reservas para, llegado el momento, poder reproducirse (Tytler & Calow, 1985), lo cual generará conflictos en la asignación de recursos a los diversos órganos y funciones (Calow, 1985; Hendry *et al.*, 2001; Kaspari *et al.*, 2000).

En las especies ovíparas de peces los individuos que se encuentran en las etapas más tempranas de su ciclo vital deben derivar toda su energía excedentaria al crecimiento somático para poder así abandonar lo antes posible la fase larvaria, fase en la que se da la mayor mortalidad, a causa, entre otras, de la depredación (Alheit, 1987; Butler, 1991; Chambers *et al.*, 1989; Hewitt *et al.*, 1985; Irigoien *et al.*, 2011; McGurk, 1986; Tagart & Leggett, 1987; Valdes-Szeinfeld, 1991; Ware & Lambert, 1985). Sin embargo, una vez superadas las etapas larvarias y tras acceder a la fase juvenil empieza a ser biológicamente conveniente no derivar toda la energía sobrante exclusivamente al crecimiento. Por ello, la selección natural ha favorecido los individuos que empiezan a acumular suficientes reservas energéticas para poder enfrentarse a periodos (de duración variable) de escasez de alimentos, como pueden ser los que ocurren durante los inviernos templados de nuestras latitudes. Desde esta perspectiva de los conflictos de reparto de recursos entre las diversas funciones y secciones corporales, se estudió la dinámica fisiológica de asignación de energía de las anchoas juveniles *Engraulis encrasicolus* (**Capítulo 1**). En ese estudio pudo constatar que a los 6.3 cm de longitud las anchoas juveniles sufrían un cambio fisiológico. En efecto, en los individuos juveniles con tallas inferiores a ese tamaño (desde los 3 hasta los 6.3 cm) el incremento en el contenido lipídico, medido en magnitudes gravimétricas, aumentaba a menor velocidad que a la que aumentaba su peso en materia orgánica magra. Es decir, por debajo de ese tamaño, parecía que la anchoa estaba priorizando la elaboración de estructuras funcionales, como puede ser el músculo, basadas fundamentalmente en proteínas, frente a la acumulación de reservas energéticas basadas principalmente en lípidos. A partir de esta longitud (>6.3 cm) la anchoa parecía que empezaba a dirigir parte de los recursos

energéticos remanentes a la acumulación de reservas en detrimento del crecimiento puro por hiperplasia. Post & Parkinson (2001) encontraron que el límite de tamaño en el que se daba ese cambio fisiológico en la trucha arcoíris (*Oncorhynchus mykiss*) era a los 10 cm.

El tener suficientes reservas energéticas y ser grande, sin embargo, puede que no sea suficiente para sobrevivir a ciertas épocas adversas, como puede ser el invierno. Pangle *et al.* (2005), por ejemplo, observaron que en el caso de los juveniles del arenque de lago (*Coregonus artedii*), el tamaño no influía en la mortalidad causada por eventos de rápido enfriamiento. Así, en esta tesis se observó (**Capítulo 3**) que, en aquellos años en los que en el mes de septiembre los porcentajes de proteínas y materia orgánica del músculo fueron inferiores al 10 % y al 11 % del peso vivo respectivamente, la tasa de mortalidad invernal fue más elevada, aunque las anchoas no siempre eran de pequeño tamaño. Probablemente, en esas circunstancias el músculo de la anchoa careciera de la suficiente fortaleza física para garantizar una natación eficiente y para enfrentarse sin sufrir daños físicos a la agresión mecánica producida por las fuertes marejadas invernales. Así mismo, cabe mencionar que, en casos puntuales, el catabolismo proteico podría suministrar aminoácidos glucogénicos que podrían ser utilizados con fines energéticos, sin llegar al punto de comprometer seriamente la supervivencia futura del individuo, toda vez que el catabolismo de las proteínas musculares conlleva el menoscabo de la función natatoria.

Una vez superado el invierno, los individuos se enfrentan a otro conflicto energético: seguir creciendo o empezar a desarrollar genitales para la reproducción (**Capítulos 2 y 4**). En este sentido, se encontraron diferencias dependientes de la edad en el proceso de maduración del genital, hecho este que también ha sido encontrado en otras especies de clupeiformes (Abad & Giraldez, 1992; Lamber, 1987; Ware & Tanasichuk, 1989). Para la anchoa europea del Golfo de Bizkaia la época de puesta empieza cuando, después de superar una temperatura umbral mínima, un rápido calentamiento del agua actúa como desencadenante de la puesta (Motos *et al.*, 1996). Empero, son las anchoas más grandes y de más edad las que empiezan a reproducirse primero (alcanzando su apogeo en mayo-junio; son, a su vez, las que marcan el inicio y final del ciclo reproductivo de toda la población) (Motos *et al.*, 1996; Sanz & Uriarte, 1989; Uriarte *et al.*, 1996). Las anchoas más jóvenes, por su parte, alcanzan la madurez sexual más tarde y tienen una etapa reproductora más corta (llegando a su máxima intensidad reproductiva a finales de la primavera y mediados del verano) (Bacha *et al.*, 2010; Bas & Morales, 1954; Lucio & Uriarte, 1990; Millan, 1999). De esta forma, mientras que las anchoas de edad 1 más grandes todavía seguían creciendo en el mes de marzo debido a que alcanzan la madurez sexual más tarde, las de edad 2 en ese momento ya estaban empezando a prepararse para la época de puesta.

De igual manera, se vio una translocación de los componentes bioquímicos durante el desarrollo genital y la puesta (**Capítulos 2 y 4**). El desarrollo de los genitales es un proceso energéticamente muy exigente (Flath & Diana, 1985). Las proteínas requeridas para su desarrollo serán sintetizadas a través del pool de aminoácidos de origen mixto: exógeno (derivados de la alimentación) y endógeno (provenientes del catabolismo de las proteínas de la propia anchoa, procedentes principalmente del músculo). Así mismo, se observó que las anchoas grandes de una misma cohorte, acumulaban proporcionalmente menos lípidos en el hígado que las anchoas pequeñas de la misma cohorte, seguramente debido a la mayor exportación de este componente al genital. Esa exportación fue más evidente en las anchoas de edad 2, sugiriendo que el hígado de estas tiene mayor capacidad metabólica para procesar los lípidos y canalizarlos al genital.

Asimismo, se observaron diferencias anatómicas entre la época previa a la puesta (marzo) y la fase de puesta (abril y mayo), así como entre ambos sexos durante la época reproductiva

(**Capítulo 2**), corroborando así un fenómeno también observado por Zastrow *et al.* (1991) para la *Anchoa mitchilli*. Mientras que en marzo no se encontraron diferencias gravimétricas entre los hígados de ambos sexos, una vez empezada la reproducción las hembras mostraron poseer un hígado más grande (entre 3 y 4 veces mayor) que el de los machos, sin que aparecieran evidencias de que en los machos existiera ninguna relación entre el tamaño del hígado y la formación del genital y la freza (**Capítulos 2 y 4**), resultado este que vendría a confirmar el obtenido también por Noguchi & Bito (1953). La yema de los huevos de los peces marinos provee a los embriones y a los recién nacidos de todas las proteínas, lípidos y carbohidratos necesarios para su desarrollo antes de que comiencen a alimentarse de manera exógena. Sin embargo, los lípidos transferidos desde el músculo, el hígado (Garrido *et al.*, 2008; Mommsen & Korsgaard, 2008; Somarakis *et al.*, 2012) o el alimento asimilado, necesitan un procesamiento metabólico previo a ser depositados en los huevos (Kaitaranta & Ackman, 1981), y que, en vista de las habilidades bioquímicas del hígado de vertebrados superiores, bien pudieran ser realizados en este órgano (Mommsen & Korsgaard, 2008; Tocher, 2003). Esa puede ser la razón de este dimorfismo sexual hepático, encontrado también en el sargo común por Pérez *et al.* (2007).

De la misma manera, el genital que las anchoas mostraron en marzo era alrededor de un 10 % del que tenían en abril y mayo. Así mismo, las hembras tenían un genital más grande (un 18 % en abril y un 32 % en mayo) que el de los machos. Sin embargo, debido a la gran desviación estándar que tuvieron las hembras, esas diferencias no fueron estadísticamente significativas. Aun así, los genitales de las hembras tenían una densidad energética mayor que la de los machos, particularidad esta también observada por Takahashi *et al.* (2007) y Berg & Finstan (2008). Así, se dedujo que la inversión energética gonadal era superior en las hembras que en los machos y por ello, resultó evidente que las hembras dedicaban a la reproducción mayor cantidad de reservas que los machos. Igualmente, la hiperalometría por parte de las anchoas de edad 2 de la relación entre la materia orgánica total y la materia orgánica contenida en el genital indicó que las anchoas más grandes de la misma cohorte invertían más que las pequeñas de dicha cohorte, quizás porque las pequeñas aún debían derivar parte de la energía asimilada al crecimiento somático (Bromley, 2003; Flath & Diana, 1985; Kjesbu *et al.*, 1998; Kjesbu, 2009; Lambert & Dutil, 2000; Ramsay & Withames, 1996; Ware & Tanisichuk, 1989) o bien debían destinar una cierta fracción de esos recursos en sufragar parte del gasto energético del metabolismo de rutina, habitualmente más elevado en los ejemplares pequeños que en los grandes (Shuter *et al.*, 1980; Shuter & Post, 1990).

También se pudo observar que los preparativos prerreproductivos se empiezan a dar antes en los machos que en las hembras (**Capítulo 4**), característica esta también descrita por Ajiad *et al.* (1999). Muestra de ello eran los menores índices musculosomático y los mayores índices gonadosomáticos encontrados en los machos de nuestro trabajo (la correlación negativa existente entre ambos índices sería indicativo de ese preparativo prerreproductivo). Abaunza *et al.* (1995) encontraron que los factores ambientales no afectaban de la misma manera a ambos sexos del chicharro (*Trachurus trachurus*). La razón de ello puede ser que los factores ambientales afectan en menor medida a la formación de los espermatozoides que a la maduración de los ovocitos y la ovulación (Lam, 1943). De esta manera, los machos podrían empezar a prepararse para la reproducción a temperaturas más bajas del umbral mínimo que necesitarían las hembras para empezar a prepararse.

Así mismo, también se pudo observar que los primeros en iniciar estos preparativos para la reproducción primaveral en las anchoas del Golfo de Bizkaia eran los machos de edad 2+ de la zona del Adur (**Capítulo 4**). En el extremo contrario se encontraban las anchoas hembras de 1

año de edad de la zona del Garona, que fueron las últimas en empezar los preparativos. Aunque el fotoperíodo es similar en ambas zonas, existe un gradiente térmico entre la ubicación más sureña (es decir la más próxima a la costa cantábrica, 43° 30' N) de la zona del Adur y la más norteña (46° 30' N) de la zona del Garona; es decir, una diferencia de unos 3 grados de latitud. Así, el agua va progresivamente adquiriendo mayor temperatura empezando en el sur y avanzando en dirección norte. Como el inicio de la época de puesta de la anchoa en el Golfo de Bizkaia está relacionada con el ascenso térmico que, como ya se ha dicho, empieza en la zona más meridional (Motos *et al.*, 1996), las anchoas residentes en la zona de Adur, serán las que primero empiecen a reproducirse.

Por otra parte, se observó que no solo el tamaño de las hembras era importante en la reproducción, sino también la edad. En este sentido, se observó que para un mismo tamaño (SL=12.4 cm), en el mes de abril las anchoas de edad 2 tenían un 9.5 % más de materia orgánica en el genital que las anchoas más jóvenes, corroborando de nuevo la iniciación en la puesta más temprana de las anchoas de más edad. Así mismo, los resultados mostraron que las anchoas más viejas invertían en la reproducción entre un 5 % y un 7 % más de lípidos que las anchoas de edad 1 (**Capítulo 2**). Peterson *et al.* (1986) y Evans *et al.* (1996) encontraron que el hecho de que las hembras fuesen o no primerizas en la puesta, influía en la cantidad de lípidos de los huevos de la platija atlántica (*Hipoglossus hippoglossus*).

Finalmente, se señaló que aquellos años en los que la fecundidad de las anchoas fue más alta, coincidió con la presencia de anchoas de edad 3 en la población (**Capítulo 4**). Carter *et al.* (2015) corroboró esta hipótesis, encontrando que la cantidad de lípido del huevo estaba directamente relacionada con el tamaño y la edad de la anchoa, siendo de mayor tamaño los huevos de aquellas anchoas de más edad. Un menor tamaño en las hembras de las anchoas del año 2016 y la falta de anchoas de edad 3 en la población parecen ser las causas de que en ese año la fecundidad fuese inferior a la de los demás años. Los cambios fisiológicos producidos por el aumento de la temperatura podrían haber favorecido unos genotipos capaces de reproducirse antes con un menor tamaño y un esfuerzo reproductor mayor (lo que, a la larga, tendrá como consecuencia la disminución de su condición biológica y la calidad de sus huevos, afectando así negativamente a los juveniles y a los reproductores futuros). Así, el haber reducido (o desaparecido) significativamente el número de individuos de más edad, podría haber disminuido el potencial reproductivo de la población (Birkeland & Dayton, 2005).

#### *Diferencias interanuales de las anchoas en los meses de septiembre y mayo*

Si hiciésemos caso al factor de condición de Fulton (Fulton, 1904), con el que se deduce que las anchoas más pesadas (en peso vivo) están en mejor estado de condición, podría pensarse que las anchoas de septiembre del año 2007 (tanto juveniles como adultas) eran las que en mejor estado estaban, debido a su gran tamaño y elevado peso vivo encontrados en este trabajo. Sin embargo, los valores más bajos de las densidades energéticas totales que se obtuvieron en esta tesis evidenciaron todo lo contrario (**Capítulo 3**), es decir, que eran las que en peor estado estaban. La razón de esta aparente paradoja se hace evidente si decimos, con un cierto tono peyorativo, que las anchoas de septiembre de 2007 eran “las más aguadas”. Así mismo, el hecho de que toda la población (tanto juveniles como adultos) mostraran los valores más bajos de entre todos los años estudiados podría indicar que las condiciones ambientales de ese año no serían las más adecuadas para que las anchoas estuvieran en buenas condiciones, lo que conllevaría que ese año las anchoas deberían enfrentarse al invierno en peores condiciones que

en los demás años. Por el contrario, la densidad energética total de las anchoas (juveniles y adultas) de septiembre del año 2016 fue la más alta. Por ello se podría deducir que estas anchoas serían las que en mejor estado estarían en vistas al invierno.

Finalmente, aunque en las anchoas de edad 1 no se encontraron diferencias interanuales en ninguna de las dos zonas de puesta (Adur y Garona) (tanto en machos como en hembras) durante la época de reproducción, sí se encontraron en las hembras de edad 2+ (**Capítulo 4**). En este sentido las hembras de mayo del año 2016 mostraron valores más bajos que los habituales en el contenido energético total y muscular en la zona de Adur, así como en el contenido energético del genital en la zona de Garona. Ese año el caudal de los dos ríos fue inferior al resto de los años, y aunque la anchoa se alimenta al mismo tiempo que se reproduce (es un reproductor según ingresos o *income breeder*) (Gatti *et al.*, 2017, Stearns, 1992), la menor esorrentía de ese año, es decir el más escaso aporte de materiales terrestres al mar por el menor caudal de esos ríos, pudo influir en la abundancia de zooplancton (haciendo que la proliferación primaveral del zooplancton fuese ese año más exigua). Y como la inversión en reproducción de las de más edad es mayor que la de las más jóvenes, la menor cantidad de zooplancton significaría un menor “ingreso de recursos” para las anchoas, reducción que en última instancia podría reflejarse en la menor cantidad de energía encontrada ese año en las anchoas de edad 2+.

# **ANEXOS**

## ANEXO 2.1: edad 1

### 2.1.1: Marzo

Datos para una anchoa de longitud estándar (SL) de 9.5 cm.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	7,43 ± 0.05			
Peso Húmedo (PH) (mg)	4181,70 ± 67.59			
Peso Seco (PS) (mg)	1005,59 ± 22.83			
% Hidratación (% H)	75,95			
Materia Orgánica (MO) (mg)	898,13 ± 27.91	877,00 ± 32,87	5,93 ± 0.83	19,56 ± 4.01
% Materia Orgánica		97,65	0,66	2,18
Proteínas	837,16 ± 34,73	818,19 ± 30,75	4,14 ± 0,67	14,83 ± 3,31
% Proteínas		97,73	0,49	1,77
Lípidos	51,89 ± 4,71	46,90 ± 3,81	1,45 ± 0,25	3,54 ± 0,65
% Lípidos		90,39	2,79	6,83
Carbohidratos (CH)	10,75 ± 1,02	9,69 ± 0,79	0,18 ± 0,03	0,89 ± 0,20
% Carbohidratos		90,12	1,62	8,25

MO	2638,73 ± 707,89	2423,12 ± 618,20	27,11 ± 9,66	234,40 ± 60,78
% Proteínas (% MO)		93,29	69,78	75,82
% Lípidos (% MO)		5,10	24,37	18,12
% Carbohidratos (% MO)		1,10	2,94	4,53

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	21846,09 ± 1008,35	21199,58 ± 877,91	152,99 ± 25,32	493,52 ± 105,12
E / PV (KJ / g)	2,94			
E / MO (J / mg)	24,32			
% E		97,04	0,70	2,26
Proteínas	19790,35 ± 821,08	19341,98 ± 727,00	97,85 ± 15,85	350,52 ± 78,23
% Proteínas		97,73	0,49	1,77
Lípidos	1871,35 ± 169,80	1691,42 ± 137,41	52,14 ± 8,91	127,78 ± 23,48
% Lípidos		90,39	2,79	6,83
CH	184,39 ± 17,47	166,18 ± 13,50	3,00 ± 0,56	15,21 ± 3,41
% CH		90,12	1,62	8,25

MO				
% Proteínas (% MO)		91,24	63,96	71,03
% Lípidos (% MO)		7,95	34,08	25,89
% Carbohidratos (% MO)		0,78	1,96	3,08

Datos para una anchoa de longitud estándar (SL) de **10.8 cm**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	11,45 ± 0,02			
Peso Húmedo (PH) (mg)	6652,93 ± 49,35			
Peso Seco (PS) (mg)	1637,43 ± 19,18			
% Hidratación (% H)	75,39			
Materia Orgánica (MO) (mg)	1438,41 ± 22,52	1367,36 ± 24,34	11,52 ± 0,09	22,68 ± 1,17
% Materia Orgánica		95,06	0,80	1,58
Proteínas	1292,82 ± 22,41	1267,20 ± 20,75	8,26 ± 0,59	17,36 ± 1,07
% Proteínas		98,02	0,64	1,34
Lípidos	86,73 ± 3,36	80,19 ± 2,88	2,60 ± 0,21	3,93 ± 0,27
% Lípidos		92,46	3,00	4,54
Carbohidratos (CH)	16,58 ± 0,68	15,20 ± 0,58	0,36 ± 0,03	1,03 ± 0,06
% Carbohidratos		91,65	2,15	6,20

MO				
% Proteínas (% MO)		92,67	71,70	76,51
% Lípidos (% MO)		5,86	22,59	17,34
% Carbohidratos (% MO)		1,11	3,09	4,53

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	33974,84 ± 662,75	33109,69 ± 604,48	295,36 ± 21,94	569,79 ± 36,33
E / PV	2,97			
E / MO	23,62			
% E		97,45	0,87	1,68
Proteínas	30562,20 ± 529,84	29956,58 ± 490,56	195,34 ± 13,90	410,28 ± 25,38
% Proteínas		98,02	0,64	1,34
Lípidos	3128,17 ± 121,28	2892,39 ± 103,92	93,91 ± 7,52	141,87 ± 9,84
% Lípidos		92,46	3,00	4,54
CH	284,47 ± 11,63	260,72 ± 10,00	6,12 ± 0,52	17,63 ± 1,11
% CH		91,65	2,15	6,20

MO				
% Proteínas (% MO)		90,48	66,13	72,01
% Lípidos (% MO)		8,74	31,79	24,90
% Carbohidratos (% MO)		0,79	2,07	3,09

Datos para una anchoa de longitud estándar (SL) de **12.1 cm**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	16,79 ± 0,06			
Peso Húmedo (PH) (mg)	10039,79 ± 3,98			
Peso Seco (PS) (mg)	2522,38 ± 4,71			
% Hidratación (% H)	74,88			
Materia Orgánica (MO) (mg)	2183,48 ± 3,89	2026,83 ± 0,04	20,76 ± 0,42	25,87 ± 2,82
% Materia Orgánica		92,83	0,95	1,18
Proteínas	1902,51 ± 7,69	1867,31 ± 5,25	15,25 ± 0,27	19,95 ± 2,17
% Proteínas		98,15	0,80	1,05
Lípidos	137,72 ± 1,02	129,01 ± 0,79	4,39 ± 0,04	4,32 ± 0,20
% Lípidos		93,68	3,18	3,13
Carbohidratos (CH)	24,50 ± 0,17	22,65 ± 0,03	0,67 ± 0,01	1,17 ± 0,13
% Carbohidratos		92,48	2,74	4,78

MO				
% Proteínas (% MO)		92,13	73,45	77,12
% Lípidos (% MO)		6,32	21,13	16,68
% Carbohidratos (% MO)		1,12	3,23	4,53

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	50362,46 ± 221,42	49184,85 ± 152,98	530,15 ± 7,87	647,45 ± 60,58
E / PV	3,00			
E / MO	23,07			
% E		97,66	1,05	1,29
Proteínas	44975,27 ± 181,82	44143,12 ± 124,13	360,46 ± 6,33	471,70 ± 51,36
% Proteínas		98,15	0,80	1,05
Lípidos	4966,97 ± 36,77	4653,14 ± 28,35	158,18 ± 1,37	155,65 ± 7,05
% Lípidos		93,68	3,18	3,13
CH	420,22 ± 2,84	388,60 ± 0,50	11,52 ± 0,17	20,10 ± 2,16
% CH		92,48	2,74	4,78

MO				
% Proteínas (% MO)		89,75	67,99	72,85
% Lípidos (% MO)		9,46	29,84	24,04
% Carbohidratos (% MO)		0,79	2,17	3,10

Datos para una anchoa de longitud estándar (SL) de **8.0 cm**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	4,16 ± 0,06			
Peso Húmedo (PH) (mg)	2244,64 ± 62,31			
Peso Seco (PS) (mg)	523,24 ± 19,49			
% Hidratación (% H)	76,69			
Materia Orgánica (MO) (mg)	477,82 ± 24,54	483,67 ± 30,59	2,44 ± 0,58	16,03 ± 5,97
% Materia Orgánica		94,33	0,08	0,25
Proteínas	468,93 ± 34,93	455,28 ± 29,73	1,64 ± 0,44	12,01 ± 4,76
% Proteínas		97,09	0,35	2,56
Lípidos	26,59 ± 4,32	22,85 ± 3,17	0,66 ± 0,18	3,08 ± 0,97
% Lípidos		85,95	2,47	11,58
Carbohidratos (CH)	6,09 ± 1,03	5,30 ± 0,72	0,07 ± 0,02	0,73 ± 0,29
% Carbohidratos		86,96	1,10	11,94

MO				
% Proteínas (% MO)		94,13	67,28	74,90
% Lípidos (% MO)		4,72	26,97	19,21
% Carbohidratos (% MO)		1,10	2,75	4,54

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	12149,02 ± 999,35	11677,99 ± 829,33	63,60 ± 17,42	407,43 ± 152,60
E / PV	2,92			
E / MO	25,43			
% E		96,12	0,52	3,35
Proteínas	10818,73 ± 825,81	10496,11 ± 702,73	38,75 ± 10,46	283,87 ± 112,62
% Proteínas		97,09	0,35	2,56
Lípidos	891,71 ± 155,89	756,94 ± 114,26	23,70 ± 6,61	111,07 ± 35,02
% Lípidos		85,95	2,47	11,58
CH	98,26 ± 17,65	84,62 ± 12,33	1,15 ± 0,35	12,48 ± 4,96
% CH		86,96	1,10	11,94

MO				
% Proteínas (% MO)		92,16	60,92	69,67
% Lípidos (% MO)		7,06	37,27	27,26
% Carbohidratos (% MO)		0,78	1,81	3,06

Datos para una anchoa de longitud estándar (SL) de **13.5 cm**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	24,29 ± 0,20			
Peso Húmedo (PH) (mg)	14923,52 ± 119,12			
Peso Seco (PS) (mg)	3824,41 ± 29,48			
% Hidratación (% H)	74,37			
Materia Orgánica (MO) (mg)	3264,06 ± 38,41	2961,24 ± 51,57	36,59 ± 3,75	29,37 ±
% Materia Orgánica		94,30	0,05	0,04
Proteínas	2763,03 ± 68,69	2712,70 ± 58,73	27,51 ± 3,05	22,82 ± 6,91
% Proteínas		98,18	1,00	0,83
Lípidos	215,92 ± 11,39	203,96 ± 9,85	7,25 ± 0,74	4,72 ± 0,80
% Lípidos		94,46	3,36	2,19
Carbohidratos (CH)	35,84 ± 1,92	33,27 ± 1,37	1,24 ± 0,15	1,33 ± 0,40
% Carbohidratos		92,85	3,45	3,71

MO				
% Proteínas (% MO)		91,61	75,18	77,72
% Lípidos (% MO)		6,89	19,80	16,07
% Carbohidratos (% MO)		1,12	3,37	4,53

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	78720,54 ± 2067,45	72055,10 ± 1767,00	932,92 ± 101,48	732,52 ± 198,97
E / PV	3,04			
E / MO	22,59			
% E		97,74	1,27	0,99
Proteínas	65318,07 ± 1623,79	71676,61 ± 1388,28	650,35 ± 72,19	539,53 ± 163,32
% Proteínas		98,18	1,00	0,83
Lípidos	7787,72 ± 410,80	7708,44 ± 355,30	261,39 ± 26,72	170,19 ± 28,78
% Lípidos		94,46	3,36	2,19
CH	614,76 ± 32,86	593,63 ± 23,42	21,19 ± 2,57	22,80 ± 6,87
% CH		92,85	3,45	3,71

MO				
% Proteínas (% MO)		89,00	69,71	73,65
% Lípidos (% MO)		10,21	28,02	23,23
% Carbohidratos (% MO)		0,79	2,27	3,11

### 2.1.2: Abril, machos

Datos para una anchoa de longitud estándar (SL) de **11.3 cm**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	14,56 ± 0,11			
Peso Húmedo (PH) (mg)	8611,11 ± 107,36			
Peso Seco (PS) (mg)	2146,90 ± 34,34			
% Hidratación (% H)	75,07			
Materia Orgánica (MO) (mg)	1868,66 ± 32,06	1750,06 ± 28,71	16,67 ± 0,43	168,24 ± 7,58
% Materia Orgánica		94,31	0,07	0,12
Proteínas	1773,46 ± 29,67	1615,87 ± 22,66	12,13 ± 0,40	145,45 ± 6,62
% Proteínas		91,11	0,68	8,20
Lípidos	127,81 ± 2,91	108,05 ± 2,37	3,61 ± 0,14	16,15 ± 0,40
% Lípidos		84,54	2,82	12,64
Carbohidratos (CH)	26,65 ± 0,95	19,52 ± 0,47	0,53 ± 0,02	6,60 ± 0,46
% Carbohidratos		73,24	1,99	24,77

MO				
% Proteínas (% MO)		92,33	72,79	86,45
% Lípidos (% MO)		6,17	21,66	9,60
% Carbohidratos (% MO)		1,12	3,18	3,92

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	46991,57 ± 822,86	42431,01 ± 629,27	426,13 ± 14,96	4134,42 ± 178,63
E / PV	3,23			
E / MO	25,15			
% E		90,29	0,91	8,80
Proteínas	41924,60 ± 701,48	41036,33 ± 535,61	286,82 ± 9,43	3438,51 ± 156,44
% Proteínas		91,11	0,68	8,20
Lípidos	4609,75 ± 105,09	3929,85 ± 85,62	130,22 ± 5,16	582,64 ± 14,31
% Lípidos		84,54	2,82	12,64
CH	457,21 ± 16,29	337,22 ± 8,03	9,10 ± 0,37	113,27 ± 7,89
% CH		73,24	1,99	24,77

MO				
% Proteínas (% MO)		90,03	67,31	83,17
% Lípidos (% MO)		9,18	30,56	14,09
% Carbohidratos (% MO)		0,79	2,13	2,74

Datos para una anchoa de longitud estándar (SL) de **12.3 cm**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	19,44 ± 0,03			
Peso Húmedo (PH) (mg)	11747,11 ± 8,38			
Peso Seco (PS) (mg)	2974,59 ± 7,16			
% Hidratación (% H)	74,68			
Materia Orgánica (MO) (mg)	2560,54 ± 1,69	2414,74 ± 6,61	25,99 ± 1,17	227,72 ± 0,92
% Materia Orgánica		94,31	0,06	0,09
Proteínas	2384,89 ± 16,05	2165,09 ± 13,46	19,26 ± 0,89	200,54 ± 1,69
% Proteínas		90,78	0,81	8,41
Lípidos	180,03 ± 3,26	154,68 ± 2,70	5,35 ± 0,21	20,00 ± 0,36
% Lípidos		85,92	2,97	11,11
Carbohidratos (CH)	35,70 ± 0,47	26,38 ± 0,33	0,86 ± 0,04	8,47 ± 0,10
% Carbohidratos		73,89	2,39	23,72

MO				
% Proteínas (% MO)		91,92	74,13	88,06
% Lípidos (% MO)		6,57	20,59	8,78
% Carbohidratos (% MO)		1,12	3,29	3,72

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	63484,60 ± 505,32	57214,17 ± 421,20	663,08 ± 29,25	5607,36 ± 54,87
E / PV	3,27			
E / MO	24,79			
% E		90,12	1,04	8,83
Proteínas	56378,91 ± 379,45	56228,63 ± 318,27	455,41 ± 21,12	4740,84 ± 40,07
% Proteínas		90,78	0,81	8,41
Lípidos	6493,22 ± 117,74	5749,35 ± 97,28	193,01 ± 7,43	721,24 ± 13,03
% Lípidos		85,92	2,97	11,11
CH	612,47 ± 8,13	464,11 ± 5,65	14,66 ± 0,71	145,27 ± 1,77
% CH		73,89	2,39	23,72

MO				
% Proteínas (% MO)		89,46	2,21	84,55
% Lípidos (% MO)		9,75	29,11	12,86
% Carbohidratos (% MO)		0,79	68,68	2,59

Datos para una anchoa de longitud estándar (SL) de **13.3 cm**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	25,37 ± 0,25			
Peso Húmedo (PH) (mg)	15640,65 ± 160,24			
Peso Seco (PS) (mg)	4017,61 ± 41,31			
% Hidratación (% H)	74,31			
Materia Orgánica (MO) (mg)	3423,20 ± 50,63	3097,21 ± 64,57	39,13 ± 4,50	301,02 ± 15,52
% Materia Orgánica		94,30	0,05	0,07
Proteínas	3134,48 ± 91,68	2835,34 ± 71,57	29,50 ± 3,69	269,64 ± 16,41
% Proteínas		90,46	0,94	8,60
Lípidos	247,36 ± 14,21	215,32 ± 11,88	7,69 ± 0,89	24,35 ± 1,44
% Lípidos		87,05	3,11	9,84
Carbohidratos (CH)	48,80 ± 2,83	34,82 ± 1,65	1,33 ± 0,18	10,65 ± 1,00
% Carbohidratos		74,40	2,84	22,76

MO				
% Proteínas (% MO)		91,55	75,39	89,58
% Lípidos (% MO)		6,95	19,65	8,09
% Carbohidratos (% MO)		1,12	3,39	3,54

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	83823,56 ± 2728,32	75390,92 ± 2148,69	997,59 ± 122,62	7435,05 ± 457,02
E / PV	3,30			
E / MO	24,49			
% E		89,94	1,19	8,87
Proteínas	74099,18 ± 2167,30	75171,16 ± 1691,97	697,42 ± 87,30	6374,28 ± 388,04
% Proteínas		90,46	0,94	8,60
Lípidos	8921,52 ± 512,46	8164,70 ± 428,45	277,40 ± 32,20	878,04 ± 51,81
% Lípidos		87,05	3,11	9,84
CH	802,85 ± 48,56	622,99 ± 28,27	22,77 ± 3,12	182,72 ± 17,17
% CH		74,40	2,84	22,76

MO				
% Proteínas (% MO)		88,91	69,91	85,73
% Lípidos (% MO)		10,30	27,81	11,81
% Carbohidratos (% MO)		0,79	2,28	2,46

Datos para una anchoa de longitud estándar (SL) de **10.5 cm**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	11,33 ± 0,17			
Peso Húmedo (PH) (mg)	6580,67 ± 148,29			
Peso Seco (PS) (mg)	1618,77 ± 44,69			
% Hidratación (% H)	75,40			
Materia Orgánica (MO) (mg)	1422,56 ± 44,42	1353,15 ± 44,31	11,35 ± 0,95	129,45 ± 11,09
% Materia Orgánica		94,31	0,07	0,15
Proteínas	1372,50 ± 49,84	1254,23 ± 39,16	8,13 ± 0,79	110,14 ± 9,90
% Proteínas		91,38	0,59	8,02
Lípidos	95,19 ± 5,41	79,19 ± 4,34	2,57 ± 0,26	13,43 ± 0,81
% Lípidos		83,19	2,70	14,11
Carbohidratos (CH)	20,71 ± 1,58	15,04 ± 0,82	0,35 ± 0,04	5,32 ± 0,72
% Carbohidratos		72,61	1,69	25,70

MO				
% Proteínas (% MO)		92,69	71,66	85,08
% Lípidos (% MO)		5,85	22,63	10,37
% Carbohidratos (% MO)		1,11	3,09	4,11

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	36234,19 ± 1400,52	32764,04 ± 1096,38	290,82 ± 28,73	3179,32 ± 275,40
E / PV	3,20			
E / MO	25,47			
% E		90,42	0,80	8,77
Proteínas	32445,81 ± 1178,20	31240,85 ± 925,63	192,19 ± 18,58	2603,68 ± 234,00
% Proteínas		91,87	0,59	8,02
Lípidos	3433,07 ± 195,25	2826,78 ± 156,69	92,62 ± 9,49	484,33 ± 29,07
% Lípidos		83,19	2,70	14,11
CH	355,30 ± 27,07	255,75 ± 14,07	6,02 ± 0,67	91,31 ± 12,34
% CH		72,61	1,69	25,70

MO				
% Proteínas (% MO)		90,50	66,08	81,89
% Lípidos (% MO)		8,72	31,85	15,23
% Carbohidratos (% MO)		0,79	2,07	2,87

Datos para una anchoa de longitud estándar (SL) de **14.0 cm**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	30,22 ± 0,47			
Peso Húmedo (PH) (mg)	18872,90 ± 330,31			
Peso Seco (PS) (mg)	4893,62 ± 91,50			
% Hidratación (% H)	74,07			
Materia Orgánica (MO) (mg)	4141,74 ± 103,79	3706,84 ± 121,82	51,20 ± 8,36	361,50 ± 30,35
% Materia Orgánica		94,30	0,04	0,06
Proteínas	3750,78 ± 167,05	3884,30 ± 128,34	39,02 ± 7,03	327,46 ± 31,68
% Proteínas		90,23	1,04	8,73
Lípidos	304,98 ± 25,65	267,52 ± 21,59	9,76 ± 1,66	27,70 ± 2,40
% Lípidos		87,72	3,20	9,08
Carbohidratos (CH)	55,93 ± 5,18	41,78 ± 2,96	1,77 ± 0,35	12,38 ± 1,87
% Carbohidratos		74,70	3,17	22,14

MO				
% Proteínas (% MO)		91,30	76,22	90,58
% Lípidos (% MO)		7,22	19,06	7,66
% Carbohidratos (% MO)		1,13	3,46	3,42

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	100627,59 ± 4963,05	90370,18 ± 3863,26	1304,82 ± 232,05	8952,58 ± 867,74
E / PV	3,33			
E / MO	24,30			
% E		89,81	1,30	8,90
Proteínas	88668,42 ± 3949,04	80004,80 ± 3033,97	922,47 ± 166,12	7741,15 ± 748,95
% Proteínas		90,23	1,04	8,73
Lípidos	10999,63 ± 925,07	9648,65 ± 778,52	351,95 ± 59,87	999,03 ± 86,68
% Lípidos		87,72	3,20	9,08
CH	959,54 ± 88,94	716,74 ± 50,77	30,40 ± 6,06	212,40 ± 32,11
% CH		74,70	3,17	22,14

MO				
% Proteínas (% MO)		88,53	70,70	86,47
% Lípidos (% MO)		10,68	26,97	11,16
% Carbohidratos (% MO)		0,79	2,33	2,37

### 2.1.3: Abril, hembras

Datos para una anchoa de longitud estándar (SL) de **11.3 cm**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	14,56 ± 0,11			
Peso Húmedo (PH) (mg)	8611,11 ± 107,36			
Peso Seco (PS) (mg)	2146,90 ± 34,34			
% Hidratación (% H)	75,07			
Materia Orgánica (MO) (mg)	1868,66 ± 32,06	1750,06 ± 28,71	45,90 ± 3,26	168,24 ± 7,58
% Materia Orgánica		94,31	0,09	0,12
Proteínas	1796,15 ± 31,71	1615,87 ± 22,66	34,83 ± 2,43	145,45 ± 6,62
% Proteínas		89,96	1,94	8,10
Lípidos	133,06 ± 3,22	108,05 ± 2,37	8,86 ± 0,45	16,15 ± 0,40
% Lípidos		81,20	6,66	12,14
Carbohidratos (CH)	25,14 ± 0,84	19,52 ± 0,47	1,58 ± 0,10	4,04 ± 0,27
% Carbohidratos		77,65	6,27	16,08

MO				
% Proteínas (% MO)		92,33	75,88	86,45
% Lípidos (% MO)		6,17	19,30	9,60
% Carbohidratos (% MO)		1,12	3,43	2,40

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	47691,31 ± 880,25	42431,01 ± 629,27	1169,81 ± 75,64	4090,49 ± 175,34
E / PV	3,28			
E / MO	25,52			
% E		88,97	2,45	8,58
Proteínas	42461,09 ± 749,52	38199,27 ± 535,61	823,30 ± 57,47	3438,51 ± 156,44
% Proteínas		89,96	1,94	8,10
Lípidos	4799,01 ± 116,31	3896,89 ± 85,62	319,48 ± 16,38	582,64 ± 14,31
% Lípidos		81,20	6,66	12,14
CH	431,22 ± 14,42	334,85 ± 8,03	27,03 ± 1,79	69,34 ± 4,60
% CH		77,65	6,27	16,08

MO				
% Proteínas (% MO)		90,03	70,38	84,06
% Lípidos (% MO)		9,18	27,31	14,24
% Carbohidratos (% MO)		0,79	2,31	1,70

Datos para una anchoa de longitud estándar (SL) de **12.3 cm**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	19,44 ± 0,03			
Peso Húmedo (PH) (mg)	11747,11 ± 8,38			
Peso Seco (PS) (mg)	2974,59 ± 7,16			
% Hidratación (% H)	74,68			
Materia Orgánica (MO) (mg)	2560,54 ± 1,69	2355,35 ± 6,61	69,67 ± 0,02	227,72 ± 0,92
% Materia Orgánica		94,31	0,07	0,09
Proteínas	2419,41 ± 15,67	2165,09 ± 13,46	53,78 ± 0,51	200,54 ± 1,69
% Proteínas		89,49	2,22	8,29
Lípidos	187,50 ± 3,42	154,68 ± 2,70	12,82 ± 0,36	20,00 ± 0,36
% Lípidos		82,50	6,84	10,67
Carbohidratos (CH)	34,12 ± 0,38	26,38 ± 0,33	2,47 ± 0,06	5,27 ± 0,00
% Carbohidratos		77,31	7,23	15,46

MO				
% Proteínas (% MO)		91,92	77,19	88,06
% Lípidos (% MO)		6,57	18,40	8,78
% Carbohidratos (% MO)		1,12	3,54	2,32

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	64542,80 ± 500,32	57214,17 ± 421,20	1776,06 ± 26,10	5552,56 ± 53,02
E / PV	3,32			
E / MO	25,21			
% E		88,65	2,75	8,60
Proteínas	57194,81 ± 370,49	51182,66 ± 318,27	1271,31 ± 12,15	4740,84 ± 40,07
% Proteínas		89,49	2,22	8,29
Lípidos	6762,64 ± 123,28	5578,97 ± 97,28	462,43 ± 12,97	721,24 ± 13,03
% Lípidos		82,50	6,84	10,67
CH	585,35 ± 6,55	452,54 ± 5,65	42,33 ± 0,98	90,48 ± 0,08
% CH		77,31	7,23	15,46

MO				
% Proteínas (% MO)		89,46	71,58	85,38
% Lípidos (% MO)		9,75	26,04	12,99
% Carbohidratos (% MO)		0,79	2,38	1,63

Datos para una anchoa de longitud estándar (SL) de **13.3 cm**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	25,37 ± 0,25			
Peso Húmedo (PH) (mg)	15640,65 ± 160,24			
Peso Seco (PS) (mg)	4017,61 ± 41,31			
% Hidratación (% H)	74,31			
Materia Orgánica (MO) (mg)	3423,20 ± 50,63	3097,21 ± 64,57	102,36 ± 7,14	301,02 ± 15,52
% Materia Orgánica		94,30	0,06	0,07
Proteínas	3185,25 ± 95,11	2835,34 ± 71,57	80,27 ± 7,12	269,64 ± 16,41
% Proteínas		89,01	2,52	8,47
Lípidos	257,70 ± 15,25	215,32 ± 11,88	18,03 ± 1,93	24,35 ± 1,44
% Lípidos		83,56	7,00	9,45
Carbohidratos (CH)	45,29 ± 2,50	34,82 ± 1,65	3,73 ± 0,42	6,74 ± 0,43
% Carbohidratos		76,88	8,24	14,88

MO				
% Proteínas (% MO)		91,55	72,42	89,58
% Lípidos (% MO)		6,95	17,61	8,09
% Carbohidratos (% MO)		1,12	3,65	2,24

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	85370,66 ± 2841,00	75390,92 ± 2148,69	2611,78 ± 245,12	7367,95 ± 447,19
E / PV	3,36			
E / MO	24,94			
% E		88,31	3,06	8,63
Proteínas	75299,28 ± 2248,31	67027,48 ± 1691,97	1897,52 ± 168,30	6374,28 ± 388,04
% Proteínas		89,01	2,52	8,47
Lípidos	9294,37 ± 549,85	7766,08 ± 428,45	650,25 ± 69,59	878,04 ± 51,81
% Lípidos		83,56	7,00	9,45
CH	777,00 ± 42,84	597,36 ± 28,27	64,01 ± 7,23	115,63 ± 7,34
% CH		76,88	8,24	14,88

MO				
% Proteínas (% MO)		86,91	72,65	86,51
% Lípidos (% MO)		10,30	24,90	11,92
% Carbohidratos (% MO)		0,79	2,45	1,57

Datos para una anchoa de longitud estándar (SL) de **10.5 cm**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	11,33 ± 0,17			
Peso Húmedo (PH) (mg)	6580,67 ± 148,29			
Peso Seco (PS) (mg)	1618,77 ± 44,69			
% Hidratación (% H)	75,40			
Materia Orgánica (MO) (mg)	1422,56 ± 44,42	1353,15 ± 44,31	31,98 ± 4,10	129,45 ± 11,09
% Materia Orgánica		94,31	0,11	0,15
Proteínas	1388,27 ± 52,24	1254,23 ± 39,16	23,91 ± 3,19	110,14 ± 9,90
% Proteínas		90,34	1,72	7,93
Lípidos	99,05 ± 5,89	79,19 ± 4,34	6,43 ± 0,74	13,43 ± 0,81
% Lípidos		79,95	6,49	13,56
Carbohidratos (CH)	19,32 ± 1,35	15,04 ± 0,82	1,07 ± 0,15	3,21 ± 0,38
% Carbohidratos		77,85	5,53	16,62

MO				
% Proteínas (% MO)		92,69	74,76	85,08
% Lípidos (% MO)		5,85	20,11	10,37
% Carbohidratos (% MO)		1,11	3,34	2,48

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	36722,54 ± 1470,65	32764,04 ± 1096,38	815,42 ± 104,61	3143,08 ± 269,65
E / PV	3,24			
E / MO	25,81			
% E		89,22	2,22	8,56
Proteínas	32818,78 ± 1235,05	29649,94 ± 925,63	565,15 ± 75,43	2603,68 ± 234,00
% Proteínas		90,34	1,72	7,93
Lípidos	3572,39 ± 212,44	2856,12 ± 156,69	231,94 ± 26,68	484,33 ± 29,07
% Lípidos		79,95	6,49	13,56
CH	331,37 ± 23,16	257,97 ± 14,07	18,33 ± 2,51	55,07 ± 6,58
% CH		77,85	5,53	16,62

MO				
% Proteínas (% MO)		90,50	2,25	82,84
% Lípidos (% MO)		8,72	28,44	15,41
% Carbohidratos (% MO)		0,79	69,31	1,75

Datos para una anchoa de longitud estándar (SL) de **14.0 cm**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	30,22 ± 0,47			
Peso Húmedo (PH) (mg)	18872,90 ± 330,31			
Peso Seco (PS) (mg)	4893,62 ± 91,50			
% Hidratación (% H)	74,07			
Materia Orgánica (MO) (mg)	4141,74 ± 103,79	3706,84 ± 121,82	131,76 ± 15,59	361,50 ± 30,35
% Materia Orgánica		94,30	0,05	0,06
Proteínas	3816,15 ± 175,05	3384,30 ± 128,34	104,40 ± 15,03	327,46 ± 3,168
% Proteínas		89,68	2,74	8,65
Lípidos	317,77 ± 27,64	267,52 ± 21,59	22,55 ± 3,66	27,70 ± 2,40
% Lípidos		84,19	7,10	8,72
Carbohidratos (CH)	54,59 ± 4,68	41,78 ± 2,96	4,90 ± 0,86	7,92 ± 0,85
% Carbohidratos		76,53	8,97	14,50

MO				
% Proteínas (% MO)		91,30	79,23	90,58
% Lípidos (% MO)		7,22	17,11	7,66
% Carbohidratos (% MO)		1,13	3,72	2,19

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	102611,29 ± 5215,48	90370,18 ± 3863,26	3365,11 ± 501,93	8876,00 ± 850,29
E / PV	3,40			
E / MO	24,77			
% E		88,07	3,28	8,65
Proteínas	90213,83 ± 4138,22	80004,80 ± 3033,97	2467,89 ± 355,30	7741,15 ± 748,95
% Proteínas		88,68	2,74	8,58
Lípidos	11460,93 ± 997,04	9648,65 ± 778,52	813,25 ± 131,85	999,03 ± 86,68
% Lípidos		84,19	7,10	8,72
CH	936,53 ± 80,21	716,74 ± 50,77	83,97 ± 14,78	135,82 ± 14,66
% CH		76,53	8,97	14,50

MO				
% Proteínas (% MO)		88,53	73,34	87,21
% Lípidos (% MO)		10,68	24,17	11,26
% Carbohidratos (% MO)		0,79	2,50	1,53

#### 2.1.4: Mayo, machos

Datos para una anchoa de longitud estándar (SL) de **11.2 cm**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	13,28 ± 0,13			
Peso Húmedo (PH) (mg)	7801,53 ± 121,73			
Peso Seco (PS) (mg)	1935,48 ± 38,08			
% Hidratación (% H)	75,19			
Materia Orgánica (MO) (mg)	1690,59 ± 36,79	1594,38 ± 34,84	14,47 ± 0,67	152,81 ± 9,10
% Materia Orgánica		94,31	0,07	0,13
Proteínas	1614,15 ± 37,83	1472,34 ± 29,18	10,47 ± 0,59	131,33 ± 8,06
% Proteínas		91,21	0,65	8,14
Lípidos	114,68 ± 3,99	96,40 ± 3,23	3,19 ± 0,20	15,10 ± 0,56
% Lípidos		84,06	2,78	13,16
Carbohidratos (CH)	24,29 ± 1,22	17,74 ± 0,62	0,46 ± 0,03	6,10 ± 0,57
% Carbohidratos		73,01	1,88	25,11

MO				
% Proteínas (% MO)		92,46	72,37	85,95
% Lípidos (% MO)		6,05	22,01	9,88
% Carbohidratos (% MO)		1,11	3,15	3,99

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	42711,39 ± 1059,02	38587,25 ± 816,77	370,33 ± 21,52	3753,81 ± 220,73
E / PV	3,22			
E / MO	24,23 ±			
% E		90,68	0,84	8,48
Proteínas	38158,57 ± 894,25	34806,22 ± 689,79	247,61 ± 13,84	3104,74 ± 190,63
% Proteínas		91,21	0,65	8,14
Lípidos	4136,08 ± 143,88	3476,76 ± 116,42	114,91 ± 7,17	544,42 ± 20,30
% Lípidos		84,06	2,78	13,16
CH	416,74 ± 20,89	304,27 ± 10,57	7,82 ± 0,52	104,65 ± 9,80
% CH		73,01	1,88	25,11

MO				
% Proteínas (% MO)		90,20	66,86	82,71
% Lípidos (% MO)		9,01	31,03	14,50
% Carbohidratos (% MO)		0,79	2,11	2,79

Datos para una anchoa de longitud estándar (SL) de **12.1 cm**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	17,04 ± 0,02			
Peso Húmedo (PH) (mg)	10202,30 ± 44,48			
Peso Seco (PS) (mg)	2565,27 ± 17,46			
% Hidratación (% H)	74,86			
Materia Orgánica (MO) (mg)	2219,33 ± 14,28	2058,20 ± 8,82	21,24 ± 0,32	198,48 ± 3,32
% Materia Orgánica		94,31	0,06	0,10
Proteínas	2084,72 ± 4,88	1895,77 ± 2,58	15,62 ± 0,20	173,33 ± 2,50
% Proteínas		90,94	0,75	8,31
Lípidos	154,06 ± 0,21	131,43 ± 0,19	4,48 ± 0,02	18,15 ± 0,00
% Lípidos		85,31	2,91	11,78
Carbohidratos (CH)	31,26 ± 0,23	23,01 ± 0,06	0,69 ± 0,01	7,56 ± 0,18
% Carbohidratos		73,60	2,20	24,20

MO				
% Proteínas (% MO)		91,11	73,52	87,33
% Lípidos (% MO)		6,39	21,07	9,14
% Carbohidratos (% MO)		1,12	3,24	3,81

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	55375,33 ± 111,79	49950,94 ± 54,92	542,41 ± 5,51	4881,98 ± 62,38
E / PV	3,25			
E / MO	24,95			
% E		90,20	0,98	8,82
Proteínas	49282,73 ± 115,47	44815,97 ± 60,94	369,18 ± 4,62	4097,59 ± 59,16
% Proteínas		90,94	0,75	8,31
Lípidos	5556,34 ± 7,66	4740,27 ± 6,98	161,43 ± 0,77	654,64 ± 0,10
% Lípidos		85,31	2,91	11,78
CH	536,26 ± 3,97	394,70 ± 0,97	11,81 ± 0,12	129,75 ± 3,13
% CH		73,60	2,20	24,20

MO				
% Proteínas (% MO)		89,72	68,06	83,93
% Lípidos (% MO)		9,49	29,76	13,41
% Carbohidratos (% MO)		0,79	2,18	2,66

Datos para una anchoa de longitud estándar (SL) de **13.0 cm**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	21,49 ± 0,15			
Peso Húmedo (PH) (mg)	13087,37 ± 81,03			
Peso Seco (PS) (mg)	3331,92 ± 17,64			
% Hidratación (% H)	74,54			
Materia Orgánica (MO) (mg)	2857,09 ± 22,89	2611,78 ± 32,19	30,33 ± 2,29	253,01 ± 6,28
% Materia Orgánica		94,31	0,05	0,08
Proteínas	2643,95 ± 47,38	2397,08 ± 38,56	22,63 ± 1,82	224,25 ± 7,01
% Proteínas		90,66	0,86	8,48
Lípidos	202,93 ± 7,35	175,25 ± 6,14	6,14 ± 0,44	21,54 ± 0,77
% Lípidos		86,36	3,02	10,61
Carbohidratos (CH)	39,54 ± 1,34	29,29 ± 0,83	1,01 ± 0,09	9,23 ± 0,42
% Carbohidratos		74,09	2,55	23,36

MO				
% Proteínas (% MO)		91,78	74,60	88,63
% Lípidos (% MO)		6,71	20,23	8,51
% Carbohidratos (% MO)		1,12	3,33	3,65

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	70500,21 ± 1408,18	66490,16 ± 1147,33	773,52 ± 60,34	6236,53 ± 200,51
E / PV	3,28			
E / MO	24,68			
% E		90,06	1,10	8,85
Proteínas	62503,05 ± 1120,17	56666,88 ± 911,46	534,88 ± 43,03	5301,29 ± 165,68
% Proteínas		90,66	0,86	8,48
Lípidos	7318,90 ± 265,03	6320,75 ± 221,56	221,33 ± 15,81	776,83 ± 27,66
% Lípidos		86,36	3,02	10,61
CH	678,25 ± 22,98	502,53 ± 14,31	17,31 ± 1,49	158,41 ± 7,17
% CH		74,09	2,55	23,36

MO				
% Proteínas (% MO)		89,25	69,15	85,00
% Lípidos (% MO)		9,96	28,61	12,46
% Carbohidratos (% MO)		0,79	2,24	2,54

Datos para una anchoa de longitud estándar (SL) de **9.5 cm**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	7,80 ± 0,22			
Peso Húmedo (PH) (mg)	4405,66 ± 172,39			
Peso Seco (PS) (mg)	1062,21 ± 49,43			
% Hidratación (% H)	75,89			
Materia Orgánica (MO) (mg)	946,94 ± 50,78	921,87 ± 53,76	6,39 ± 1,06	87,55 ± 12,67
% Materia Orgánica		97,35	0,67	9,25
Proteínas	936,61 ± 61,89	859,41 ± 49,85	4,47 ± 0,83	72,73 ± 11,21
% Proteínas		91,76	0,48	7,77
Lípidos	61,55 ± 6,61	49,81 ± 5,18	1,54 ± 0,29	10,19 ± 1,14
% Lípidos		80,93	2,51	16,56
Carbohidratos (CH)	14,24 ± 1,93	10,19 ± 1,02	0,19 ± 0,04	3,86 ± 0,87
% Carbohidratos		71,57	1,33	27,11

MO				
% Proteínas (% MO)		93,22	69,99	83,08
% Lípidos (% MO)		5,40	24,16	11,64
% Carbohidratos (% MO)		1,11	2,96	4,41

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	24605,65 ± 1734,65	22287,76 ± 1382,60	164,70 ± 31,04	2153,19 ± 321,01
E / PV	3,16			
E / MO	25,98			
% E		90,58	0,67	8,75
Proteínas	22141,55 ± 1463,08	20316,43 ± 1178,40	105,75 ± 19,73	1719,37 ± 264,94
% Proteínas		91,76	0,48	7,77
Lípidos	2219,83 ± 238,46	1796,52 ± 186,71	55,70 ± 10,63	367,61 ± 41,12
% Lípidos		80,93	2,51	16,56
CH	244,27 ± 33,12	174,81 ± 17,49	3,25 ± 0,68	66,21 ± 14,95
% CH		71,57	1,33	27,11

MO				
% Proteínas (% MO)		91,16	64,21	79,85
% Lípidos (% MO)		8,06	33,82	17,07
% Carbohidratos (% MO)		0,78	1,97	3,07

Datos para una anchoa de longitud estándar (SL) de **13.5 cm**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	24,28 ± 0,28			
Peso Húmedo (PH) (mg)	14919,23 ± 175,85			
Peso Seco (PS) (mg)	3823,26 ± 44,80			
% Hidratación (% H)	74,37			
Materia Orgánica (MO) (mg)	3263,10 ± 51,20	2960,42 ± 62,69	36,58 ± 3,98	287,48 ± 13,62
% Materia Orgánica		90,72	1,12	8,81
Proteínas	2996,25 ± 86,50	2711,96 ± 68,84	27,50 ± 3,24	256,79 ± 14,41
% Proteínas		90,51	0,92	8,57
Lípidos	234,70 ± 12,92	203,89 ± 10,84	7,25 ± 0,78	23,57 ± 1,29
% Lípidos		86,87	3,09	10,04
Carbohidratos (CH)	44,75 ± 2,52	33,26 ± 1,50	1,23 ± 0,16	10,26 ± 0,86
% Carbohidratos		74,33	2,76	22,92

MO				
% Proteínas (% MO)		91,61	75,18	89,33
% Lípidos (% MO)		6,89	19,81	8,20
% Carbohidratos (% MO)		1,12	3,37	3,57

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	80064,05 ± 2553,91	72035,11 ± 2044,04	932,53 ± 107,71	7096,40 ± 402,16
E / PV	3,30			
E / MO	24,33 ±			
% E		89,97	1,16	8,86
Proteínas	70831,32 ± 2044,76	64110,80 ± 1627,31	650,07 ± 76,71	6070,46 ± 340,75
% Proteínas		90,51	0,92	8,57
Lípidos	8464,99 ± 465,94	7353,70 ± 390,97	261,29 ± 28,29	850,01 ± 46,69
% Lípidos		86,87	3,09	10,04
CH	767,73 ± 43,21	570,62 ± 25,76	21,18 ± 2,72	175,94 ± 14,73
% CH		74,33	2,76	22,92

MO				
% Proteínas (% MO)		89,00	69,71	85,54
% Lípidos (% MO)		10,21	28,02	11,98
% Carbohidratos (% MO)		0,79	2,27	2,48

### 2.1.5: Mayo, hembras

Datos para una anchoa de longitud estándar (SL) de **11.2 cm**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	13,28 ± 0,13			
Peso Húmedo (PH) (mg)	7801,53 ± 121,73			
Peso Seco (PS) (mg)	1935,48 ± 38,08			
% Hidratación (% H)	75,19			
Materia Orgánica (MO) (mg)	1690,59 ± 36,79	1592,36 ± 34,84	40,19 ± 3,69	152,81 ± 9,10
% Materia Orgánica		94,19	2,38	9,04
Proteínas	1634,01 ± 40,06	1472,34 ± 29,18	30,33 ± 2,82	131,33 ± 2,50
% Proteínas		90,11	1,86	8,04
Lípidos	119,37 ± 4,38	96,40 ± 3,23	7,88 ± 0,59	15,10 ± 0,00
% Lípidos		80,76	6,60	12,65
Carbohidratos (CH)	22,82 ± 1,06	17,74 ± 0,62	1,37 ± 0,13	3,71 ± 0,14
% Carbohidratos		77,73	5,99	16,28

MO				
% Proteínas (% MO)		92,46	75,47	85,95
% Lípidos (% MO)		6,05	19,59	9,88
% Carbohidratos (% MO)		1,11	3,40	2,43

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	43324,68 ± 1123,04	38587,25 ± 816,77	1024,56 ± 89,88	3712,87 ± 216,38
E / PV	3,26			
E / MO	25,63			
% E		89,07	2,36	8,57
Proteínas	38628,04 ± 947,00	34806,22 ± 689,79	717,08 ± 66,58	3104,74 ± 190,63
% Proteínas		90,11	1,86	8,04
Lípidos	4305,22 ± 157,86	3476,76 ± 116,42	284,05 ± 21,15	544,42 ± 20,30
% Lípidos		80,76	6,60	12,65
CH	391,42 ± 18,18	304,27 ± 10,57	23,43 ± 2,15	63,72 ± 5,46
% CH		77,73	5,99	16,28

MO				
% Proteínas (% MO)		90,20	69,99	83,62
% Lípidos (% MO)		9,01	27,72	14,66
% Carbohidratos (% MO)		0,79	2,29	1,72

Datos para una anchoa de longitud estándar (SL) de **12.1 cm**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	17,04 ± 0,02			
Peso Húmedo (PH) (mg)	10202,30 ± 44,48			
Peso Seco (PS) (mg)	2565,27 ± 17,46			
% Hidratación (% H)	74,86			
Materia Orgánica (MO) (mg)	2219,33 ± 14,28	2058,20 ± 8,82	57,64 ± 1,76	198,48 ± 3,32
% Materia Orgánica		92,74	2,60	8,94
Proteínas	2113,25 ± 6,17	1895,77 ± 2,58	44,15 ± 1,09	173,33 ± 2,50
% Proteínas		89,71	2,09	8,20
Lípidos	160,42 ± 0,12	131,43 ± 0,19	10,84 ± 0,07	18,15 ± 0,00
% Lípidos		81,93	6,76	11,31
Carbohidratos (CH)	29,69 ± 0,23	23,01 ± 0,06	2,01 ± 0,03	4,67 ± 0,14
% Carbohidratos		77,48	6,78	15,74

MO				
% Proteínas (% MO)		92,11	76,59	87,33
% Lípidos (% MO)		6,39	18,81	9,14
% Carbohidratos (% MO)		1,12	3,49	2,35

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	56252,55 ± 145,24	49950,94 ± 54,92	1469,20 ± 28,71	4832,41 ± 61,82
E / PV	3,30			
E / MO	25,35			
% E		88,80	2,61	8,59
Proteínas	49957,27 ± 145,77	44815,97 ± 60,94	1043,72 ± 25,67	4097,59 ± 59,16
% Proteínas		89,71	2,09	8,20
Lípidos	5785,87 ± 4,39	4740,27 ± 6,98	390,96 ± 2,50	654,64 ± 0,10
% Lípidos		81,93	6,76	11,31
CH	509,41 ± 3,86	394,70 ± 0,97	34,53 ± 0,54	80,18 ± 2,36
% CH		77,48	6,78	15,74

MO				
% Proteínas (% MO)		89,72	71,04	84,79
% Lípidos (% MO)		9,49	26,61	13,55
% Carbohidratos (% MO)		0,79	2,35	1,66

Datos para una anchoa de longitud estándar (SL) de **13.0 cm**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	21,49 ± 0,15			
Peso Húmedo (PH) (mg)	13087,37 ± 81,03			
Peso Seco (PS) (mg)	3331,92 ± 17,64			
% Hidratación (% H)	74,54			
Materia Orgánica (MO) (mg)	2857,09 ± 22,89	2611,78 ± 32,19	80,56 ± 2,41	253,01 ± 6,28
% Materia Orgánica		91,41	2,82	8,86
Proteínas	2683,88 ± 48,28	2397,08 ± 38,56	62,55 ± 2,71	224,25 ± 7,01
% Proteínas		89,31	2,33	8,36
Lípidos	211,37 ± 7,80	175,25 ± 6,14	14,58 ± 0,89	21,54 ± 0,77
% Lípidos		82,91	6,90	10,19
Carbohidratos (CH)	37,96 ± 1,16	29,29 ± 0,83	2,88 ± 0,18	5,79 ± 0,15
% Carbohidratos		77,16	7,60	15,24

MO				
% Proteínas (% MO)		91,78	77,65	88,63
% Lípidos (% MO)		6,71	18,10	8,51
% Carbohidratos (% MO)		1,12	3,58	2,29

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	71721,69 ± 1442,57	63490,16 ± 1147,33	2054,15 ± 99,34	6177,38 ± 195,91
E / PV	3,34			
E / MO	25,10			
% E		88,52	2,86	8,61
Proteínas	63446,93 ± 1141,23	56666,88 ± 911,46	1478,75 ± 64,10	5301,29 ± 165,68
% Proteínas		89,31	2,33	8,36
Lípidos	7623,49 ± 281,44	6320,75 ± 221,56	525,91 ± 32,22	776,83 ± 27,66
% Lípidos		82,91	6,90	10,19
CH	651,27 ± 19,90	502,53 ± 14,31	49,48 ± 3,02	99,26 ± 2,57
% CH		77,16	7,60	15,24

MO				
% Proteínas (% MO)		89,25	71,99	85,82
% Lípidos (% MO)		9,96	25,60	12,58
% Carbohidratos (% MO)		0,79	2,41	1,61

Datos para una anchoa de longitud estándar (SL) de **10.5 cm**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	10,78 ± 0,19			
Peso Húmedo (PH) (mg)	6235,73 ± 155,24			
Peso Seco (PS) (mg)	1529,79 ± 46,34			
% Hidratación (% H)	75,47			
Materia Orgánica (MO) (mg)	1346,96 ± 46,31	1285,23 ± 46,69	29,74 ± 4,16	122,83 ± 11,54
% Materia Orgánica		95,42	2,21	9,12
Proteínas	1318,54 ± 55,23	1192,19 ± 41,69	22,17 ± 3,24	104,17 ± 10,30
% Proteínas		90,42	1,68	7,90
Lípidos	93,39 ± 6,23	74,41 ± 4,59	6,03 ± 0,77	12,94 ± 0,87
% Lípidos		79,68	6,46	13,86
Carbohidratos (CH)	18,33 ± 1,42	14,27 ± 0,87	0,99 ± 0,15	3,07 ± 0,40
% Carbohidratos		77,88	5,39	16,73

MO				
% Proteínas (% MO)		92,76	74,54	84,81
% Lípidos (% MO)		5,79	20,28	10,54
% Carbohidratos (% MO)		1,11	3,32	2,50

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	34852,78 ± 1554,86	31112,15 ± 1166,15	758,64 ± 106,96	2981,99 ± 281,76
E / PV	3,23			
E / MO	25,88			
% E		89,27	2,18	8,56
Proteínas	31170,25 ± 1305,70	28183,44 ± 985,54	524,14 ± 76,62	2462,66 ± 243,54
% Proteínas		90,42	1,68	7,90
Lípidos	3368,13 ± 224,85	2683,86 ± 165,70	217,54 ± 27,78	466,74 ± 31,38
% Lípidos		79,68	6,46	13,86
CH	314,39 ± 24,31	244,85 ± 14,91	16,95 ± 2,56	52,59 ± 6,84
% CH		77,88	5,39	16,73

MO				
% Proteínas (% MO)		90,59	69,09	82,58
% Lípidos (% MO)		8,63	28,67	15,65
% Carbohidratos (% MO)		0,79	2,23	1,76

Datos para una anchoa de longitud estándar (SL) de **14.0 cm**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	27,31 ± 0,43			
Peso Húmedo (PH) (mg)	16926,65 ± 291,28			
Peso Seco (PS) (mg)	4365,15 ± 78,33			
% Hidratación (% H)	74,21			
Materia Orgánica (MO) (mg)	3708,85 ± 85,86	3340,36 ± 99,47	113,83 ± 10,97	325,12 ± 22,62
% Materia Orgánica		90,06	3,07	8,77
Proteínas	3436,72 ± 139,37	3054,47 ± 105,15	89,65 ± 10,62	292,60 ± 23,61
% Proteínas		88,88	2,61	8,51
Lípidos	281,42 ± 21,42	235,91 ± 16,73	19,81 ± 2,69	25,70 ± 1,90
% Lípidos		83,83	7,04	9,13
Carbohidratos (CH)	48,99 ± 3,54	37,60 ± 2,31	4,18 ± 0,61	7,21 ± 0,62
% Carbohidratos		76,74	8,54	14,72

MO				
% Proteínas (% MO)		91,44	78,76	90,00
% Lípidos (% MO)		7,06	17,40	7,91
% Carbohidratos (% MO)		1,13	3,67	2,22

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	92234,39 ± 4124,68	81361,10 ± 3128,69	2905,47 ± 358,80	7967,82 ± 637,19
E / PV	3,38			
E / MO	24,87			
% E		88,21	3,15	8,64
Proteínas	81244,06 ± 3294,81	72207,69 ± 2485,64	2119,32 ± 251,15	6917,05 ± 558,02
% Proteínas		88,88	2,61	8,51
Lípidos	10149,91 ± 769,06	8508,48 ± 603,43	714,40 ± 97,14	927,04 ± 68,49
% Lípidos		83,83	7,04	9,13
CH	840,42 ± 60,80	644,94 ± 39,62	71,75 ± 10,51	123,73 ± 10,67
% CH		76,74	8,54	14,72

MO				
% Proteínas (% MO)		88,75	72,94	86,81
% Lípidos (% MO)		10,46	24,59	11,63
% Carbohidratos (% MO)		0,79	2,47	1,55

### 2.1.6: Caso particular

Datos para una anchoa de longitud estándar (SL) de **12.4 cm** para el mes de **marzo**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	18,24 ± 5,68			
Peso Húmedo (PH) (mg)	10970,66 ± 3623,94			
Peso Seco (PS) (mg)	2768,50 ± 951,32			
% Hidratación (% H)	74,76			
Materia Orgánica (MO) (mg)	2388,96 ± 798,29	2206,23 ± 702,78	23,57 ± 10,28	26,62 ± 3,20
% Materia Orgánica		92,35	0,99	1,21
Proteínas	2067,96 ± 649,10	2030,00 ± 638,66	17,40 ± 7,82	20,56 ± 2,61
% Proteínas		98,16	0,84	0,99
Lípidos	152,24 ± 55,33	142,93 ± 53,00	4,91 ± 1,95	4,40 ± 0,38
% Lípidos		93,88	3,22	2,89
Carbohidratos (CH)	26,66 ± 8,45	24,69 ± 7,95	0,77 ± 0,35	1,21 ± 0,14
% Carbohidratos		92,59	2,89	4,52

MO				
% Proteínas (% MO)		92,01	17,84	77,26
% Lípidos (% MO)		6,48	20,82	16,54
% Carbohidratos (% MO)		1,12	3,27	4,53

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	54834,85 ± 17485,30	53567,78 ± 17145,86	601,51 ± 261,48	665,56 ± 77,97
E / PV	3,01			
E / MO	22,95			
% E		97,69	1,10	1,21
Proteínas	48886,57 ± 15344,61	47989,15 ± 15097,93	411,32 ± 184,90	486,09 ± 61,78
% Proteínas		98,16	0,84	0,99
Lípidos	5490,91 ± 1995,70	5155,13 ± 1911,48	176,99 ± 70,50	158,79 ± 13,71
% Lípidos		93,88	3,22	2,89
CH	457,37 ± 145,00	423,50 ± 136,45	13,20 ± 6,07	20,67 ± 2,47
% CH		92,59	2,89	4,52

MO				
% Proteínas (% MO)		86,59	68,38	73,04
% Lípidos (% MO)		9,62	29,42	23,86
% Carbohidratos (% MO)		0,79	2,19	3,11

Datos para una anchoa **macho** de longitud estándar (SL) de **12.4 cm** para el mes de **abril**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	19,98 ± 4,98			
Peso Húmedo (PH) (mg)	12100,69 ± 3207,18			
Peso Seco (PS) (mg)	3068,67 ± 847,78			
% Hidratación (% H)	74,64			
Materia Orgánica (MO) (mg)	2638,73 ± 707,89	2423,12 ± 618,20	27,11 ± 9,66	234,40 ± 60,78
% Materia Orgánica		91,83	1,03	8,88
Proteínas Tot	2453,35 ± 624,48	2226,43 ± 560,68	20,13 ± 7,40	206,79 ± 56,40
% Proteínas (% Proteínas Tot)		90,75	0,82	8,43
Lípidos Tot	186,04 ± 53,61	160,08 ± 47,93	5,56 ± 1,80	20,41 ± 3,89
% Lípidos (% Lípidos Tot)		86,04	2,99	10,97
Carbohidratos (CH) Tot	36,72 ± 9,24	27,15 ± 7,01	0,89 ± 0,34	8,67 ± 1,90
% Carbohidratos (% CH Tot)		73,94	2,44	23,62

MO				
% Proteínas (% MO)		91,88	74,26	88,22
% Lípidos (% MO)		6,61	20,49	8,71
% Carbohidratos (% MO)		1,12	3,30	3,70

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	65337,05 ± 16854,97	58871,99 ± 15103,20	691,71 ± 245,57	5773,35 ± 1506,21
E / PV	3,27			
E / MO	24,76			
% E		90,11	1,06	8,84
Proteínas Tot	57997,26 ± 14762,76	52632,81 ± 13254,43	475,96 ± 175,03	4888,49 ± 1333,29
% Proteínas (% Proteínas Tot)		90,75	0,82	8,43
Lípidos Tot	6709,93 ± 1933,65	5773,44 ± 1728,52	200,40 ± 64,74	736,09 ± 140,39
% Lípidos (% Lípidos Tot)		86,04	2,99	10,97
CH Tot	629,86 ± 158,57	465,74 ± 120,25	15,35 ± 5,79	148,76 ± 32,53
% CH (% CH Tot)		73,94	2,44	23,62

MO				
% Proteínas (% MO)		89,40	68,81	84,67
% Lípidos (% MO)		9,81	28,97	12,75
% Carbohidratos (% MO)		0,79	2,22	2,58

Datos para una anchoa **hembra** de longitud estándar (SL) de **12.4 cm** para el mes de **abril**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	19,98 ± 4,98			
Peso Húmedo (PH) (mg)	12100,69 ± 3207,18			
Peso Seco (PS) (mg)	3068,67 ± 847,78			
% Hidratación (% H)	74,64			
Materia Orgánica (MO) (mg)	2638,73 ± 707,89	2423,12 ± 618,20	72,50 ± 24,57	234,40 ± 60,78
% Materia Orgánica		91,83	2,75	8,88
Proteínas	2489,27 ± 636,70	2226,43 ± 560,68	56,06 ± 19,62	206,79 ± 56,40
% Proteínas		89,44	2,25	8,31
Lípidos	193,77 ± 55,89	160,08 ± 47,93	13,28 ± 4,08	20,41 ± 3,89
% Lípidos		82,61	6,85	10,53
Carbohidratos (CH)	35,13 ± 9,19	27,15 ± 7,01	2,58 ± 0,92	5,41 ± 1,25
% Carbohidratos		77,27	7,33	15,40

MO				
% Proteínas (% MO)		82,29	76,02	86,62
% Lípidos (% MO)		6,21	19,20	9,51
% Carbohidratos (% MO)		1,12	3,44	2,39

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	66437,77 ± 17225,16	58871,99 ± 15103,20	1848,39 ± 626,76	5717,39 ± 1495,21
E / PV	3,33			
E / MO	25,18			
% E		88,61	2,78	8,61
Proteínas	58846,46 ± 15051,57	52632,81 ± 13254,43	1325,16 ± 463,84	4888,49 ± 1333,29
% Proteínas		89,44	2,25	8,31
Lípidos	6988,58 ± 2015,96	5773,44 ± 1728,52	479,05 ± 147,05	736,09 ± 140,39
% Lípidos		82,61	6,85	10,53
CH	602,74 ± 157,64	465,74 ± 120,25	44,18 ± 15,87	92,81 ± 21,52
% CH		77,27	7,33	15,40

MO				
% Proteínas (% MO)		89,40	71,69	85,50
% Lípidos (% MO)		9,81	25,92	12,87
% Carbohidratos (% MO)		0,79	2,39	1,62

Datos para una anchoa **macho** de longitud estándar (SL) de **12.4 cm** para el mes de **mayo**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	18,45 ± 3,99			
Peso Húmedo (PH) (mg)	11107,55 ± 2556,33			
Peso Seco (PS) (mg)	2804,78 ± 673,56			
% Hidratación (% H)	74,75			
Materia Orgánica (MO) (mg)	2419,19 ± 563,71	2232,55 ± 494,13	23,99 ± 7,49	215,63 ± 48,53
% Materia Orgánica		92,28	0,99	8,91
Proteínas	2260,84 ± 499,14	2053,85 ± 448,57	17,72 ± 5,72	189,26 ± 44,85
% Proteínas		90,84	0,78	8,37
Lípidos	169,22 ± 42,39	144,99 ± 37,82	4,98 ± 1,41	19,24 ± 3,17
% Lípidos		85,68	2,95	11,37
Carbohidratos (CH)	33,87 ± 7,39	24,99 ± 5,60	0,78 ± 0,26	8,10 ± 1,53
% Carbohidratos		73,78	2,32	23,91

MO				
% Proteínas (% MO)		92,34	72,76	86,42
% Lípidos (% MO)		6,17	21,69	9,62
% Carbohidratos (% MO)		1,12	3,18	3,93

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	60130,56 ± 13455,24	54211,24 ± 12064,13	612,23 ± 190,31	5307,08 ± 1200,80
E / PV	3,26			
E / MO	24,86			
% E		90,16	1,02	8,83
Proteínas	53446,24 ± 11799,67	48553,10 ± 10604,16	418,99 ± 135,14	4474,16 ± 1060,37
% Proteínas		90,84	0,78	8,37
Lípidos	6103,34 ± 1528,82	5229,52 ± 1363,93	179,79 ± 50,72	694,02 ± 114,17
% Lípidos		85,68	2,95	11,37
CH	580,98 ± 126,75	428,62 ± 96,03	13,45 ± 4,45	138,90 ± 26,26
% CH		73,78	2,32	23,91

MO				
% Proteínas (% MO)		89,56	68,44	84,31
% Lípidos (% MO)		9,65	29,37	13,08
% Carbohidratos (% MO)		0,79	2,20	2,62

Datos para una anchoa **hembra** de longitud estándar (SL) de **12.4 cm** para el mes de **mayo**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	18,45 ± 3,99			
Peso Húmedo (PH) (mg)	11107,55 ± 2556,33			
Peso Seco (PS) (mg)	2804,78 ± 673,56			
% Hidratación (% H)	74,75			
% PS (% PH)				
Materia Orgánica (MO tot) (mg)	2419,19 ± 563,71	2232,55 ± 494,13	64,62 ± 19,15	215,63 ± 48,53
% MO (% PS)				
% Materia Orgánica (% MO tot)		92,28	2,67	8,91
Proteínas (Prot tot)	2292,84 ± 508,66	2053,85 ± 448,57	49,73 ± 15,24	189,26 ± 44,85
% Proteínas (% Prot tot)		89,58	2,17	8,25
Lípidos (Lip tot)	176,23 ± 44,19	144,99 ± 37,82	11,99 ± 3,21	19,24 ± 3,17
% Lípidos (% Lip tot)		82,27	6,81	10,92
Carbohidratos (CH tot)	32,29 ± 7,32	24,99 ± 5,60	2,28 ± 0,72	5,03 ± 1,01
% Carbohidratos (% CH tot)		77,38	7,05	15,57

MO				
% Proteínas (% MO)		92,34	75,85	86,42
% Lípidos (% MO)		6,17	19,32	9,62
% Carbohidratos (% MO)		1,12	3,43	3,93

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (KJ)	61,113 ± 13,744	54,211 ± 12,064	1,647 ± 0,488	5,254 ± 1,192
E / PV	3,31			
E / MO	25,26			
% E		88,71	2,70	8,60
Proteínas (KJ)	54,203 ± 12,023	48,553 ± 10,604	1,176 ± 0,360	4,474 ± 1,060
% Proteínas		89,58	2,17	8,25
Lípidos (KJ)	6,356 ± 1,594	5,230 ± 1,364	0,433 ± 0,116	0,694 ± 0,114
% Lípidos		82,27	6,81	10,92
CH (J)	553,91 ± 125,63	428,62 ± 96,03	39,04 ± 12,29	86,24 ± 17,31
% CH		77,38	7,05	15,57

MO				
% Proteínas (% MO)		89,56	71,37	85,15
% Lípidos (% MO)		9,65	26,26	13,21
% Carbohidratos (% MO)		0,79	2,37	1,64

## ANEXO 2.2: edad 2

### 2.2.1: Marzo

Datos para una anchoa de longitud estándar (SL) de **12.0 cm**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	16,87 ± 0,16			
Peso Húmedo (PH) (mg)	9610,83 ± 222,06			
Peso Seco (PS) (mg)	2355,06 ± 72,17			
% Hidratación (% H)	75,50			
Materia Orgánica (MO) (mg)	2061,86 ± 77,42	2010,41 ± 82,93	24,78 ± 2,27	21,76 ± 3,25
% Materia Orgánica		97,50	1,20	1,06
Proteínas	1901,39 ± 85,70	1867,69 ± 79,23	17,87 ± 2,51	15,84 ± 3,95
% Proteínas		98,23	0,94	0,83
Lípidos	122,85 ± 9,94	112,76 ± 7,91	5,81 ± 0,93	4,29 ± 1,10
% Lípidos		91,78	4,73	3,49
Carbohidratos (CH)	25,38 ± 2,03	23,19 ± 1,57	1,11 ± 0,18	1,09 ± 0,29
% Carbohidratos		91,37	4,36	4,28

MO				
% Proteínas (% MO)		92,90	72,11	72,77
% Lípidos (% MO)		5,61	23,43	19,70
% Carbohidratos (% MO)		1,15	4,46	4,99

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	49815,21 ± 2419,32	48616,70 ± 2185,40	650,86 ± 96,05	547,65 ± 137,87
E / PV (KJ / g)	2,95			
E / MO (J / mg)	24,16			
% E		97,59	1,31	1,10
Proteínas	44948,94 ± 2025,85	44152,09 ± 1872,97	422,44 ± 59,44	374,41 ± 93,44
% Proteínas		98,23	0,94	0,83
Lípidos	4430,89 ± 358,57	4066,83 ± 285,47	209,44 ± 33,59	154,62 ± 39,52
% Lípidos		91,78	4,73	3,49
CH	435,38 ± 34,90	397,78 ± 26,96	18,98 ± 3,03	18,62 ± 4,91
% CH		91,37	4,36	4,28

MO				
% Proteínas (% MO)		90,82	64,91	68,37
% Lípidos (% MO)		8,37	32,18	28,23
% Carbohidratos (% MO)		0,82	2,92	3,40

Datos para una anchoa de longitud estándar (SL) de **12.7 cm**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	19,79 ± 0,00			
Peso Húmedo (PH) (mg)	11532,71 ± 101,73			
Peso Seco (PS) (mg)	2879,04 ± 36,51			
% Hidratación (% H)	75,04			
Materia Orgánica (MO) (mg)	2519,59 ± 45,43	2360,12 ± 48,20	28,72 ± 0,53	25,82 ± 0,98
% Materia Orgánica		93,67	1,14	1,02
Proteínas	2222,10 ± 46,89	2181,48 ± 45,76	21,13 ± 1,02	19,49 ± 0,11
% Proteínas		98,17	0,95	0,88
Lípidos	147,01 ± 6,31	136,05 ± 4,93	6,36 ± 0,63	4,60 ± 0,75
% Lípidos		92,55	4,33	3,13
Carbohidratos (CH)	29,64 ± 0,54	27,10 ± 0,41	1,23 ± 0,11	1,30 ± 0,02
% Carbohidratos		91,46	4,14	4,40

MO				
% Proteínas (% MO)		92,43	73,58	75,49
% Lípidos (% MO)		5,76	22,15	17,80
% Carbohidratos (% MO)		1,15	4,28	5,05

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	58340,97 ± 1345,43	56942,11 ± 1266,67	750,00 ± 48,88	648,87 ± 29,89
E / PV	2,95			
E / MO	23,15			
% E		97,60	1,29	1,11
Proteínas	52530,40 ± 1108,56	51570,15 ± 1081,86	499,50 ± 24,09	460,76 ± 2,61
% Proteínas		98,17	0,95	0,88
Lípidos	5302,15 ± 227,60	4906,99 ± 177,70	229,43 ± 22,89	165,74 ± 27,01
% Lípidos		92,55	4,33	3,13
CH	508,42 ± 9,28	464,97 ± 7,10	21,07 ± 1,90	22,37 ± 0,27
% CH		91,46	4,14	4,40

MO				
% Proteínas (% MO)		90,57	66,60	71,01
% Lípidos (% MO)		8,62	30,59	25,54
% Carbohidratos (% MO)		0,82	2,81	3,45

Datos para una anchoa de longitud estándar (SL) de **13.4 cm**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	23,02 ± 0,21			
Peso Húmedo (PH) (mg)	13705,27 ± 67,11			
Peso Seco (PS) (mg)	3482,17 ± 16,12			
% Hidratación (% H)	74,59			
Materia Orgánica (MO) (mg)	3046,26 ± 2,47	2762,49 ± 0,47	33,25 ± 1,61	30,35 ± 7,70
% Materia Orgánica		90,68	1,09	1,00
Proteínas	2590,98 ± 7,39	2542,53 ± 0,61	24,88 ± 0,81	23,57 ± 5,97
% Proteínas		98,13	0,96	0,91
Lípidos	175,53 ± 0,81	163,59 ± 0,33	7,00 ± 0,27	4,94 ± 0,20
% Lípidos		93,20	3,99	2,81
Carbohidratos (CH)	34,53 ± 1,40	31,61 ± 1,03	1,37 ± 0,03	1,55 ± 0,40
% Carbohidratos		91,55	3,96	4,49

MO				
% Proteínas (% MO)		92,04	74,84	77,67
% Lípidos (% MO)		5,92	21,05	16,28
% Carbohidratos (% MO)		1,14	4,12	5,10

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	68174,01 ± 169,79	66547,92 ± 20,31	864,07 ± 8,72	762,02 ± 140,75
E / PV	2,96			
E / MO	22,38			
% E		97,61	1,27	1,12
Proteínas	61250,80 ± 174,80	60105,35 ± 14,44	588,15 ± 19,14	557,29 ± 141,22
% Proteínas		98,13	0,96	0,91
Lípidos	6330,87 ± 29,11	5900,28 ± 11,85	252,43 ± 9,88	178,16 ± 7,38
% Lípidos		93,20	3,99	2,81
CH	592,34 ± 24,10	542,28 ± 17,72	23,48 ± 0,54	26,57 ± 6,91
% CH		91,55	3,96	4,49

MO				
% Proteínas (% MO)		90,32	68,07	73,13
% Lípidos (% MO)		8,87	29,21	23,38
% Carbohidratos (% MO)		0,81	2,72	3,49

Datos para una anchoa de longitud estándar (SL) de **11.0 cm**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	13,06 ± 0,32			
Peso Húmedo (PH) (mg)	7177,43 ± 326,97			
Peso Seco (PS) (mg)	1707,17 ± 100,26			
% Hidratación (% H)	76,21			
Materia Orgánica (MO) (mg)	1495,59 ± 101,70	1577,78 ± 113,88	19,91 ± 4,25	16,56 ± 6,32
% Materia Orgánica		105,50	1,33	1,11
Proteínas	1504,47 ± 120,74	1479,49 ± 109,79	13,84 ± 4,22	11,14 ± 6,74
% Proteínas		98,34	0,92	0,74
Lípidos	93,91 ± 12,78	84,90 ± 10,16	5,12 ± 1,27	3,89 ± 1,35
% Lípidos		90,40	5,45	4,14
Carbohidratos (CH)	20,10 ± 3,59	18,34 ± 2,85	0,96 ± 0,25	0,80 ± 0,49
% Carbohidratos		91,25	4,75	4,00

MO				
% Proteínas (% MO)		93,77	69,50	67,32
% Lípidos (% MO)		5,38	25,72	23,50
% Carbohidratos (% MO)		1,16	4,80	4,86

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	39297,75 ± 3376,97	38351,93 ± 3010,45	528,22 ± 149,84	417,59 ± 216,68
E / PV	3,01			
E / MO	26,28			
% E		97,59	1,34	1,06
Proteínas	35565,73 ± 2854,38	34975,15 ± 2595,32	327,12 ± 99,66	263,45 ± 159,39
% Proteínas		98,34	0,92	0,74
Lípidos	3387,18 ± 461,01	3062,12 ± 366,31	184,71 ± 45,87	140,34 ± 48,83
% Lípidos		90,40	5,45	4,14
CH	344,84 ± 61,59	314,66 ± 48,82	16,39 ± 4,31	13,79 ± 8,46
% CH		91,25	4,75	4,00

MO				
% Proteínas (% MO)		91,20	61,93	63,09
% Lípidos (% MO)		7,98	34,97	33,61
% Carbohidratos (% MO)		0,82	3,10	3,30

Datos para una anchoa de longitud estándar (SL) de **14.0 cm**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	25,93 ± 0,42			
Peso Húmedo (PH) (mg)	15691,23 ± 247,67			
Peso Seco (PS) (mg)	4042,17 ± 74,43			
% Hidratación (% H)	74,24			
Materia Orgánica (MO) (mg)	3535,09 ± 55,99	3135,96 ± 52,74	37,45 ± 3,70	34,45 ± 15,63
% Materia Orgánica		88,71	1,06	0,97
Proteínas	2933,28 ± 65,82	2877,64 ± 50,07	28,36 ± 2,59	27,27 ± 13,15
% Proteínas		98,10	0,97	0,93
Lípidos	202,62 ± 5,47	189,78 ± 4,96	7,59 ± 0,08	5,25 ± 0,43
% Lípidos		93,66	3,75	2,59
Carbohidratos (CH)	39,06 ± 3,41	35,79 ± 2,47	1,50 ± 0,05	1,77 ± 0,89
% Carbohidratos		91,63	3,84	4,53

MO				
% Proteínas (% MO)		91,76	75,73	79,15
% Lípidos (% MO)		6,05	20,27	15,24
% Carbohidratos (% MO)		1,14	4,00	5,14

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	77320,73 ± 1811,64	75486,33 ± 1404,88	969,94 ± 64,88	864,46 ± 341,87
E / PV	2,98			
E / MO	21,87			
% E		97,63	1,25	1,12
Proteínas	69342,63 ± 1556,03	68027,50 ± 1183,76	670,44 ± 61,33	644,68 ± 310,93
% Proteínas		98,10	0,97	0,93
Lípidos	7307,97 ± 197,16	6844,79 ± 178,74	273,78 ± 2,77	189,41 ± 15,65
% Lípidos		93,66	3,75	2,59
CH	670,13 ± 58,45	614,04 ± 42,38	25,71 ± 0,79	30,37 ± 15,29
% CH		91,63	3,84	4,53

MO				
% Proteínas (% MO)		90,12	69,12	74,58
% Lípidos (% MO)		6,07	28,23	21,91
% Carbohidratos (% MO)		0,81	2,65	3,51

### 2.2.2: Abril, machos

Datos para una anchoa de longitud estándar (SL) de **12.9 cm**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	23,74 ± 0,33			
Peso Húmedo (PH) (mg)	14189,83 ± 298,42			
Peso Seco (PS) (mg)	3618,09 ± 86,38			
% Hidratación (% H)	74,50			
Materia Orgánica (MO) (mg)	3164,91 ± 86,89	2853,14 ± 67,19	34,27 ± 0,93	324,35 ± 15,19
% Materia Orgánica		90,15	1,08	10,25
Proteínas	2938,06 ± 73,55	2623,87 ± 59,96	25,72 ± 0,25	288,46 ± 13,84
% Proteínas		89,31	0,88	9,82
Lípidos	204,32 ± 6,46	169,90 ± 4,96	7,14 ± 0,37	27,28 ± 1,13
% Lípidos		83,15	3,50	13,35
Carbohidratos (CH)	44,55 ± 0,41	32,63 ± 0,32	1,40 ± 0,05	10,53 ± 0,68
% Carbohidratos		73,23	3,14	23,63

MO				
% Proteínas (% MO)		91,96	75,07	88,94
% Lípidos (% MO)		5,95	20,84	8,41
% Carbohidratos (% MO)		1,14	4,09	3,25

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	77589,35 ± 1978,59	68715,70 ± 1590,78	889,77 ± 8,22	7983,89 ± 379,58
E / PV	3,27			
E / MO	24,52			
% E		88,56	1,15	10,29
Proteínas	69455,74 ± 1738,65	62028,35 ± 1417,43	608,13 ± 5,89	6819,27 ± 327,11
% Proteínas		89,31	0,88	9,82
Lípidos	7369,29 ± 232,89	6127,65 ± 178,87	257,62 ± 13,22	984,03 ± 40,80
% Lípidos		83,15	3,50	13,35
CH	764,32 ± 7,05	559,70 ± 5,51	24,02 ± 0,89	180,59 ± 11,67
% CH		73,23	3,14	23,63

MO				
% Proteínas (% MO)		90,27	68,35	85,41
% Lípidos (% MO)		8,92	28,95	12,33
% Carbohidratos (% MO)		0,81	2,70	2,26

Datos para una anchoa de longitud estándar (SL) de **13.5 cm**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	27,25 ± 0,02			
Peso Húmedo (PH) (mg)	16605,22 ± 45,68			
Peso Seco (PS) (mg)	4302,39 ± 6,83			
% Hidratación (% H)	74,09			
Materia Orgánica (MO) (mg)	3762,20 ± 14,04	3309,47 ± 2,53	39,40 ± 3,56	413,38 ± 3,69
% Materia Orgánica		87,97	1,05	10,99
Proteínas	3431,99 ± 11,76	3033,34 ± 5,76	29,98 ± 2,50	368,68 ± 3,50
% Proteínas		88,38	0,87	10,74
Lípidos	244,05 ± 2,61	202,13 ± 1,91	7,87 ± 0,07	34,05 ± 0,63
% Lípidos		82,82	3,22	13,95
Carbohidratos (CH)	53,47 ± 2,73	37,74 ± 2,15	1,56 ± 0,05	14,18 ± 0,53
% Carbohidratos		70,57	2,92	26,51

MO				
% Proteínas (% MO)		91,66	76,08	89,19
% Lípidos (% MO)		6,11	19,96	8,24
% Carbohidratos (% MO)		1,14	3,96	3,43

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	90851,78 ± 148,80	79645,78 ± 241,85	1019,13 ± 62,62	10186,87 ± 114,33
E / PV	3,33			
E / MO	24,15			
% E		87,67	1,12	11,21
Proteínas	81132,33 ± 278,01	71708,06 ± 136,17	708,67 ± 59,15	8715,59 ± 82,68
% Proteínas		88,38	0,87	10,74
Lípidos	8802,10 ± 94,04	7290,33 ± 68,72	283,70 ± 2,69	1228,07 ± 22,63
% Lípidos		82,82	3,22	13,95
CH	917,35 ± 46,75	647,38 ± 36,96	26,75 ± 0,78	243,21 ± 9,01
% CH		70,57	2,92	26,51

MO				
% Proteínas (% MO)		90,03	69,54	85,56
% Lípidos (% MO)		9,15	27,84	12,06
% Carbohidratos (% MO)		0,81	2,63	2,39

Datos para una anchoa de longitud estándar (SL) de **14.0 cm**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	30,42 ± 0,31			
Peso Húmedo (PH) (mg)	18830,21 ± 229,26			
Peso Seco (PS) (mg)	4941,86 ± 82,07			
% Hidratación (% H)	73,76			
Materia Orgánica (MO) (mg)	4320,19 ± 67,64	3735,77 ± 78,38	44,20 ± 6,19	501,89 ± 28,04
% Materia Orgánica		86,47	1,02	11,62
Proteínas	3898,24 ± 107,34	3415,86 ± 76,83	33,95 ± 4,74	448,43 ± 25,78
% Proteínas		87,63	0,87	11,50
Lípidos	282,27 ± 13,11	232,95 ± 9,78	8,54 ± 0,51	40,78 ± 2,82
% Lípidos		82,53	3,03	14,45
Carbohidratos (CH)	62,03 ± 6,13	42,51 ± 4,01	1,71 ± 0,14	17,81 ± 1,98
% Carbohidratos		68,54	2,75	28,71

MO				
% Proteínas (% MO)		91,44	76,81	89,35
% Lípidos (% MO)		6,24	19,32	8,12
% Carbohidratos (% MO)		1,14	3,86	3,55

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	103398,92 ± 3115,40	89881,83 ± 2237,68	1139,98 ± 132,89	12377,12 ± 744,84
E / PV	3,40			
E / MO	23,93			
% E		86,93	1,10	11,97
Proteínas	92154,38 ± 2537,58	80750,83 ± 1816,17	802,60 ± 112,05	10600,95 ± 609,36
% Proteínas		87,63	0,87	11,50
Lípidos	10180,47 ± 472,75	8401,71 ± 352,75	308,07 ± 18,41	1470,70 ± 101,59
% Lípidos		82,53	3,03	14,45
CH	1064,06 ± 105,07	729,29 ± 68,76	29,31 ± 2,43	305,47 ± 33,89
% CH		68,54	2,75	28,71

MO				
% Proteínas (% MO)		89,84	70,41	85,65
% Lípidos (% MO)		9,35	27,02	11,88
% Carbohidratos (% MO)		0,81	2,57	2,47

Datos para una anchoa de longitud estándar (SL) de **12.5 cm**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	21,57 ± 0,50			
Peso Húmedo (PH) (mg)	12725,59 ± 427,75			
Peso Seco (PS) (mg)	3208,89 ± 125,22			
% Hidratación (% H)	74,78			
Materia Orgánica (MO) (mg)	2807,65 ± 122,29	2580,19 ± 102,48	31,19 ± 0,55	274,17 ± 22,94
% Materia Orgánica		91,90	1,11	9,77
Proteínas	2645,39 ± 115,48	2378,95 ± 93,48	23,18 ± 1,02	243,26 ± 20,99
% Proteínas		89,93	0,88	9,20
Lípidos	181,20 ± 10,75	151,02 ± 8,24	6,71 ± 0,62	23,47 ± 1,89
% Lípidos		83,34	3,70	12,95
Carbohidratos (CH)	39,34 ± 2,03	29,57 ± 0,69	1,31 ± 0,11	8,47 ± 1,23
% Carbohidratos		75,15	3,32	21,53

MO				
% Proteínas (% MO)		92,20	74,31	88,72
% Lípidos (% MO)		5,85	21,51	8,56
% Carbohidratos (% MO)		1,15	4,18	3,09

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	69747,46 ± 3152,48	62192,66 ± 2518,77	812,39 ± 48,16	6742,41 ± 585,55
E / PV	3,23			
E / MO	24,84			
% E		89,17	1,16	9,67
Proteínas	62537,04 ± 2730,05	56238,43 ± 2209,78	547,99 ± 24,10	5750,61 ± 496,17
% Proteínas		89,93	0,88	9,20
Lípidos	6535,47 ± 387,66	5446,96 ± 297,15	242,01 ± 22,23	846,50 ± 68,29
% Lípidos		83,34	3,70	12,95
CH	674,95 ± 34,77	507,26 ± 11,84	22,39 ± 1,83	145,30 ± 21,09
% CH		75,15	3,32	21,53

MO				
% Proteínas (% MO)		90,43	67,45	85,29
% Lípidos (% MO)		8,76	29,79	12,55
% Carbohidratos (% MO)		0,82	2,76	2,16

Datos para una anchoa de longitud estándar (SL) de **14.0 cm**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	30,42 ± 0,31			
Peso Húmedo (PH) (mg)	18830,21 ± 229,26			
Peso Seco (PS) (mg)	4941,86 ± 82,07			
% Hidratación (% H)	73,76			
Materia Orgánica (MO) (mg)	4320,19 ± 67,64	3735,77 ± 78,38	44,20 ± 6,19	501,89 ± 28,04
% Materia Orgánica		86,47	1,02	11,62
Proteínas	3898,24 ± 107,34	3415,86 ± 76,83	33,95 ± 4,74	448,43 ± 25,78
% Proteínas		87,63	0,87	11,50
Lípidos	282,27 ± 13,11	232,95 ± 9,78	8,54 ± 0,51	40,78 ± 2,82
% Lípidos		82,53	3,03	14,45
Carbohidratos (CH)	62,03 ± 6,13	42,51 ± 4,01	1,71 ± 0,14	17,81 ± 1,98
% Carbohidratos		68,54	2,75	28,71

MO				
% Proteínas (% MO)		91,44	76,81	89,35
% Lípidos (% MO)		6,24	19,32	8,12
% Carbohidratos (% MO)		1,14	3,86	3,55

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	103398,92 ± 3115,40	89881,83 ± 2237,68	1139,98 ± 132,89	12377,12 ± 744,84
E / PV	3,40			
E / MO	23,93			
% E		86,93	1,10	11,97
Proteínas	92154,38 ± 2537,58	80750,83 ± 1816,17	802,60 ± 112,05	10600,95 ± 609,36
% Proteínas		87,63	0,87	11,50
Lípidos	10180,47 ± 472,75	8401,71 ± 352,75	308,07 ± 18,41	1470,70 ± 101,59
% Lípidos		82,53	3,03	14,45
CH	1064,06 ± 105,07	729,29 ± 68,76	29,31 ± 2,43	305,47 ± 33,89
% CH		68,54	2,75	28,71

MO				
% Proteínas (% MO)		89,84	70,41	85,65
% Lípidos (% MO)		9,35	27,02	11,88
% Carbohidratos (% MO)		0,81	2,57	2,47

### 2.2.3: Abril, hembras

Datos para una anchoa de longitud estándar (SL) de **12.9 cm**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	23,74 ± 0,33			
Peso Húmedo (PH) (mg)	14189,83 ± 299,42			
Peso Seco (PS) (mg)	3618,09 ± 86,38			
% Hidratación (% H)	74,50			
Materia Orgánica (MO) (mg)	3164,91 ± 86,89	2853,14 ± 67,19	115,62 ± 5,89	324,35 ± 15,19
% Materia Orgánica		90,15	3,65	10,25
Proteínas	3005,42 ± 78,52	2623,87 ± 59,96	93,09 ± 4,73	288,46 ± 13,84
% Proteínas		87,30	3,10	9,60
Lípidos	215,78 ± 6,75	169,90 ± 4,96	18,60 ± 0,66	27,28 ± 1,13
% Lípidos		78,74	8,62	12,64
Carbohidratos (CH)	44,20 ± 0,24	32,63 ± 0,32	3,92 ± 0,11	7,66 ± 0,44
% Carbohidratos		73,81	8,87	17,32

MO				
% Proteínas (% MO)		91,96	80,51	88,94
% Lípidos (% MO)		5,95	16,08	8,41
% Carbohidratos (% MO)		1,14	3,39	2,36

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	79589,02 ± 2103,63	68715,70 ± 1590,78	2938,68 ± 137,31	7934,64 ± 375,53
E / PV	3,35			
E / MO	25,15			
% E		86,34	3,69	9,97
Proteínas	71048,24 ± 1856,25	62028,35 ± 1417,43	2200,62 ± 111,71	6819,27 ± 327,11
% Proteínas		87,30	3,10	9,60
Lípidos	7782,45 ± 243,32	6127,65 ± 178,87	670,77 ± 23,65	984,03 ± 40,80
% Lípidos		78,74	8,62	12,64
CH	758,33 ± 4,07	559,70 ± 5,51	67,29 ± 1,96	131,34 ± 7,62
% CH		73,81	8,87	17,32

MO				
% Proteínas (% MO)		90,27	74,88	85,94
% Lípidos (% MO)		8,92	22,83	12,40
% Carbohidratos (% MO)		0,81	2,29	1,66

Datos para una anchoa de longitud estándar (SL) de **13.5 cm**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	27,25 ± 0,02			
Peso Húmedo (PH) (mg)	16605,22 ± 45,68			
Peso Seco (PS) (mg)	4302,39 ± 6,83			
% Hidratación (% H)	74,09			
Materia Orgánica (MO) (mg)	3762,20 ± 14,04	3309,47 ± 2,53	138,98 ± 0,98	413,38 ± 3,69
% Materia Orgánica		87,97	3,69	10,99
Proteínas	3514,44 ± 10,49	3033,34 ± 5,76	112,43 ± 1,23	368,68 ± 3,50
% Proteínas		86,31	3,20	10,49
Lípidos	258,07 ± 3,12	202,13 ± 1,91	21,89 ± 0,58	34,05 ± 0,63
% Lípidos		78,33	8,48	13,19
Carbohidratos (CH)	51,64 ± 2,32	37,74 ± 2,15	4,65 ± 0,16	9,26 ± 0,00
% Carbohidratos		73,07	9,00	17,93

MO				
% Proteínas (% MO)		91,66	80,89	89,19
% Lípidos (% MO)		6,11	15,75	8,24
% Carbohidratos (% MO)		1,14	3,34	3,35

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	93275,10 ± 400,17	79645,78 ± 241,85	3526,83 ± 52,95	10102,49 ± 105,37
E / PV	3,42			
E / MO	24,79			
% E		85,39	3,78	10,83
Proteínas	83081,41 ± 248,03	71708,06 ± 136,17	2657,75 ± 29,17	8715,59 ± 82,68
% Proteínas		86,31	3,20	10,49
Lípidos	9307,77 ± 112,39	7290,33 ± 68,72	789,37 ± 21,04	1228,07 ± 22,63
% Lípidos		78,33	8,48	13,19
CH	885,92 ± 39,75	647,38 ± 36,96	79,71 ± 2,73	158,83 ± 0,06
% CH		73,07	9,00	17,93

MO				
% Proteínas (% MO)		90,03	75,36	86,27
% Lípidos (% MO)		9,15	22,38	12,16
% Carbohidratos (% MO)		0,81	2,26	1,57

Datos para una anchoa de longitud estándar (SL) de **14.0 cm**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	30,42 ± 0,31			
Peso Húmedo (PH) (mg)	18830,21 ± 229,26			
Peso Seco (PS) (mg)	4941,86 ± 82,07			
% Hidratación (% H)	73,76			
Materia Orgánica (MO) (mg)	4320,19 ± 67,64	3735,77 ± 78,38	160,80 ± 8,01	501,89 ± 28,04
% Materia Orgánica		86,47	3,72	11,62
Proteínas	3994,78 ± 109,92	3415,86 ± 76,83	130,49 ± 7,32	448,43 ± 25,78
% Proteínas		85,51	3,27	11,23
Lípidos	298,68 ± 14,43	232,95 ± 9,78	24,96 ± 1,83	40,78 ± 2,82
% Lípidos		77,99	8,36	13,65
Carbohidratos (CH)	58,69 ± 5,00	42,51 ± 4,01	5,32 ± 0,43	10,85 ± 0,55
% Carbohidratos		72,44	9,07	18,49

MO				
% Proteínas (% MO)		91,44	81,15	89,35
% Lípidos (% MO)		6,24	15,52	8,12
% Carbohidratos (% MO)		1,14	3,31	2,16

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	106215,91 ± 3204,68	89881,83 ± 2237,68	4076,27 ± 246,53	12257,81 ± 720,47
E / PV	3,49			
E / MO	24,59			
% E		84,62	3,84	11,54
Proteínas	94436,59 ± 2598,49	80750,83 ± 1816,17	3084,80 ± 172,96	10600,95 ± 609,36
% Proteínas		85,51	3,27	11,23
Lípidos	10772,56 ± 520,46	8401,71 ± 352,75	900,16 ± 66,12	1470,70 ± 101,59
% Lípidos		77,99	8,36	13,65
CH	1006,76 ± 85,74	729,29 ± 68,76	91,31 ± 7,46	186,17 ± 9,51
% CH		72,44	9,07	18,49

MO				
% Proteínas (% MO)		86,84	75,68	86,48
% Lípidos (% MO)		9,35	22,08	12,00
% Carbohidratos (% MO)		0,71	2,24	1,52

Datos para una anchoa de longitud estándar (SL) de **12.0 cm**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	19,06 ± 0,67			
Peso Húmedo (PH) (mg)	11050,42 ± 548,08			
Peso Seco (PS) (mg)	2746,65 ± 160,15			
% Hidratación (% H)	75,14			
Materia Orgánica (MO) (mg)	2403,95 ± 153,92	2271,77 ± 135,79	85,87 ± 13,48	220,52 ± 28,50
% Materia Orgánica		94,50	3,57	9,17
Proteínas	2365,57 ± 162,94	2102,20 ± 125,41	68,45 ± 11,35	194,91 ± 26,18
% Proteínas		88,87	2,89	8,24
Lípidos	163,91 ± 15,70	130,11 ± 11,15	14,41 ± 2,06	19,39 ± 2,49
% Lípidos		79,38	8,79	11,83
Carbohidratos (CH)	34,90 ± 2,97	26,11 ± 1,75	3,00 ± 0,42	5,79 ± 0,80
% Carbohidratos		74,82	8,60	16,58

MO				
% Proteínas (% MO)		92,54	79,72	88,39
% Lípidos (% MO)		5,73	16,78	8,79
% Carbohidratos (% MO)		1,15	3,49	2,62

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	62432,49 ± 4469,24	54836,69 ± 3396,79	2189,37 ± 349,78	5406,42 ± 722,67
E / PV	3,28			
E / MO	25,97			
% E		87,83	3,51	8,66
Proteínas	55922,07 ± 3851,96	49696,11 ± 2964,80	1618,23 ± 268,20	4607,73 ± 618,96
% Proteínas		88,87	2,89	8,24
Lípidos	5911,68 ± 566,30	4692,59 ± 402,03	519,68 ± 74,31	699,42 ± 89,96
% Lípidos		79,38	8,79	11,83
CH	598,75 ± 50,99	448,00 ± 29,97	51,46 ± 7,27	99,28 ± 13,74
% CH		74,82	8,60	16,58

MO				
% Proteínas (% MO)		90,63	73,91	85,23
% Lípidos (% MO)		8,56	23,74	12,94
% Carbohidratos (% MO)		0,82	2,35	1,84

Datos para una anchoa de longitud estándar (SL) de **14.5 cm**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	33,84 ± 0,70			
Peso Húmedo (PH) (mg)	21259,31 ± 569,53			
Peso Seco (PS) (mg)	5648,84 ± 194,76			
% Hidratación (% H)	73,43			
Materia Orgánica (MO) (mg)	4936,91 ± 171,43	4206,95 ± 172,80	184,91 ± 16,39	605,23 ± 62,48
% Materia Orgánica		85,21	3,75	12,26
Proteínas	4530,64 ± 236,72	3838,64 ± 164,95	150,46 ± 14,55	541,54 ± 57,22
% Proteínas		84,73	3,32	11,95
Lípidos	344,69 ± 29,17	267,71 ± 20,02	28,35 ± 3,31	48,63 ± 5,85
% Lípidos		77,67	8,23	14,11
Carbohidratos (CH)	66,57 ± 8,27	47,79 ± 6,20	6,07 ± 0,76	12,71 ± 1,31
% Carbohidratos		71,79	9,12	19,10

MO				
% Proteínas (% MO)		91,25	81,37	89,48
% Lípidos (% MO)		6,36	15,33	8,04
% Carbohidratos (% MO)		1,14	3,28	2,10

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	120678,36 ± 6790,01	101220,85 ± 4727,70	4683,56 ± 476,19	14773,95 ± 1586,13
E / PV	3,57			
E / MO	24,44			
% E		83,88	3,88	12,24
Proteínas	107104,25 ± 5596,04	90745,51 ± 3899,41	3556,81 ± 343,92	12801,93 ± 1352,71
% Proteínas		84,73	3,32	11,95
Lípidos	12432,08 ± 1052,12	9655,52 ± 721,98	1022,62 ± 119,23	1753,95 ± 210,91
% Lípidos		77,67	8,23	14,11
CH	1142,03 ± 141,85	819,82 ± 106,31	104,13 ± 13,03	218,08 ± 22,51
% CH		71,79	9,12	19,10

MO				
% Proteínas (% MO)		89,65	75,94	86,65
% Lípidos (% MO)		9,54	21,83	11,87
% Carbohidratos (% MO)		0,81	2,22	1,48

#### 2.2.4: Mayo, machos

Datos para una anchoa de longitud estándar (SL) de **12.3 cm**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	18,84 ± 0,19			
Peso Húmedo (PH) (mg)	10902,45 ± 231,86			
Peso Seco (PS) (mg)	2706,15 ± 73,44			
% Hidratación (% H)	75,18			
Materia Orgánica (MO) (mg)	2368,57 ± 78,10	2244,74 ± 77,02	27,42 ± 1,36	215,98 ± 18,69
% Materia Orgánica		94,77	1,16	9,12
Proteínas	2288,83 ± 91,54	2077,95 ± 72,49	20,05 ± 1,73	190,82 ± 17,33
% Proteínas		90,79	0,88	8,34
Lípidos	153,52 ± 9,66	128,30 ± 7,16	6,18 ± 0,77	19,05 ± 1,73
% Lípidos		83,57	4,02	12,41
Carbohidratos (CH)	33,08 ± 2,44	25,81 ± 1,03	1,19 ± 0,14	6,08 ± 1,27
% Carbohidratos		78,02	3,59	18,39

MO				
% Proteínas (% MO)		95,57	73,14	88,35
% Lípidos (% MO)		5,72	22,53	8,82
% Carbohidratos (% MO)		1,15	4,33	2,82

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	60212,55 ± 2554,39	54192,87 ± 1989,37	717,29 ± 71,05	5302,38 ± 499,98
E / PV	3,20			
E / MO	25,42			
% E		90,00	1,19	8,81
Proteínas	54107,90 ± 2164,12	49122,79 ± 1713,63	474,08 ± 40,83	4511,04 ± 409,66
% Proteínas		90,79	0,88	8,34
Lípidos	5537,09 ± 348,46	4627,28 ± 258,16	222,84 ± 27,80	686,97 ± 62,50
% Lípidos		83,57	4,02	12,41
CH	567,56 ± 41,82	442,81 ± 17,59	20,38 ± 2,42	104,37 ± 21,81
% CH		78,02	3,59	18,39

MO				
% Proteínas (% MO)		90,64	66,09	85,08
% Lípidos (% MO)		8,54	31,07	12,96
% Carbohidratos (% MO)		0,82	2,84	1,97

Datos para una anchoa de longitud estándar (SL) de **13.2 cm**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	23,53 ± 0,02			
Peso Húmedo (PH) (mg)	14047,08 ± 87,54			
Peso Seco (PS) (mg)	3578,00 ± 26,70			
% Hidratación (% H)	74,53			
Materia Orgánica (MO) (mg)	3129,92 ± 34,71	2826,40 ± 26,97	33,97 ± 1,43	319,32 ± 7,55
% Materia Orgánica		90,30	1,09	10,20
Proteínas	2909,29 ± 30,06	2599,88 ± 23,79	25,48 ± 0,66	283,94 ± 6,94
% Proteínas		89,36	0,88	9,76
Lípidos	202,04 ± 2,95	168,03 ± 2,11	7,10 ± 0,29	26,90 ± 0,54
% Lípidos		83,17	3,51	13,32
Carbohidratos (CH)	44,04 ± 0,41	32,33 ± 0,80	1,39 ± 0,04	10,32 ± 0,36
% Carbohidratos		73,40	3,16	23,44

MO				
% Proteínas (% MO)		91,99	75,00	88,92
% Lípidos (% MO)		5,95	20,90	8,42
% Carbohidratos (% MO)		1,14	4,10	3,23

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	76818,01 ± 810,16	68076,17 ± 624,92	882,19 ± 4,49	7859,65 ± 189,73
E / PV	3,27			
E / MO	24,54			
% E		88,62	1,15	10,23
Proteínas	68775,72 ± 710,71	61461,15 ± 562,37	602,24 ± 15,72	6712,33 ± 164,06
% Proteínas		89,36	0,88	9,76
Lípidos	7286,81 ± 106,42	6060,46 ± 76,25	256,09 ± 10,62	970,26 ± 19,55
% Lípidos		83,17	3,51	13,32
CH	755,49 ± 6,98	554,57 ± 13,70	23,86 ± 0,62	177,06 ± 6,11
% CH		73,40	3,16	23,44

MO				
% Proteínas (% MO)		90,28	68,27	85,40
% Lípidos (% MO)		8,90	29,03	12,34
% Carbohidratos (% MO)		0,81	2,70	2,25

Datos para una anchoa de longitud estándar (SL) de **14.1 cm**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	28,96 ± 0,22			
Peso Húmedo (PH) (mg)	17798,59 ± 142,74			
Peso Seco (PS) (mg)	4644,35 ± 52,36			
% Hidratación (% H)	73,91			
Materia Orgánica (MO) (mg)	4060,61 ± 39,78	3537,45 ± 51,05	41,97 ± 5,08	460,10 ± 17,97
% Materia Orgánica		87,12	1,03	11,33
Proteínas	3680,79 ± 71,30	3237,90 ± 50,95	32,10 ± 3,80	410,78 ± 16,55
% Proteínas		87,97	0,87	11,16
Lípidos	264,36 ± 8,88	218,53 ± 6,65	8,23 ± 0,33	37,60 ± 1,90
% Lípidos		82,66	3,11	14,22
Carbohidratos (CH)	58,02 ± 4,71	40,29 ± 3,25	1,64 ± 0,10	16,09 ± 1,36
% Carbohidratos		69,44	2,82	27,74

MO				
% Proteínas (% MO)		91,53	76,49	89,28
% Lípidos (% MO)		6,18	19,60	8,17
% Carbohidratos (% MO)		1,14	3,91	3,50

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	97543,86 ± 2086,39	85117,07 ± 1500,31	1083,76 ± 103,23	11343,04 ± 482,86
E / PV	3,37			
E / MO	24,02			
% E		87,26	1,11	11,63
Proteínas	87013,78 ± 1685,54	76544,06 ± 1204,54	758,91 ± 89,77	9710,82 ± 391,23
% Proteínas		87,97	0,87	11,16
Lípidos	9534,70 ± 320,12	7881,83 ± 240,00	296,73 ± 11,73	1356,14 ± 68,38
% Lípidos		82,66	3,11	14,22
CH	995,38 ± 80,74	691,18 ± 55,77	28,12 ± 1,73	276,08 ± 23,25
% CH		69,44	2,82	27,74

MO				
% Proteínas (% MO)		89,93	70,03	85,61
% Lípidos (% MO)		9,26	27,38	11,96
% Carbohidratos (% MO)		0,81	2,59	2,43

Datos para una anchoa de longitud estándar (SL) de **12.0 cm**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	17,43 ± 0,23			
Peso Húmedo (PH) (mg)	9977,90 ± 264,11			
Peso Seco (PS) (mg)	2454,38 ± 83,27			
% Hidratación (% H)	75,40			
Materia Orgánica (MO) (mg)	2148,63 ± 87,05	2076,70 ± 88,66	25,53 ± 2,12	188,37 ± 20,27
% Materia Orgánica		96,65	1,19	8,77
Proteínas	2111,61 ± 105,23	1927,17 ± 84,01	18,49 ± 2,38	165,95 ± 18,83
% Proteínas		91,27	0,88	7,86
Lípidos	139,99 ± 11,06	117,12 ± 8,21	5,91 ± 0,90	16,95 ± 1,94
% Lípidos		83,67	4,22	12,11
Carbohidratos (CH)	30,01 ± 3,14	23,93 ± 1,51	1,13 ± 0,17	4,95 ± 1,45
% Carbohidratos		79,74	3,76	16,50

MO				
% Proteínas (% MO)		92,80	72,43	88,10
% Lípidos (% MO)		5,64	23,16	9,00
% Carbohidratos (% MO)		1,15	4,42	2,63

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	55482,23 ± 2940,18	50193,15 ± 2308,26	669,66 ± 91,79	4619,42 ± 540,13
E / PV	3,18			
E / MO	25,82			
% E		90,47	1,21	8,33
Proteínas	49918,52 ± 2487,56	45558,33 ± 1985,99	437,05 ± 56,34	3923,14 ± 445,24
% Proteínas		91,27	0,88	7,86
Lípidos	5048,85 ± 398,80	4224,30 ± 296,28	213,23 ± 32,54	611,32 ± 69,97
% Lípidos		83,67	4,22	12,11
CH	514,85 ± 53,82	410,52 ± 25,99	19,37 ± 2,92	84,96 ± 24,92
% CH		79,74	3,76	16,50

MO				
% Proteínas (% MO)		90,77	65,26	84,93
% Lípidos (% MO)		8,42	31,84	13,23
% Carbohidratos (% MO)		0,82	2,89	1,84

Datos para una anchoa de longitud estándar (SL) de **14.5 cm**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	31,62 ± 0,35			
Peso Húmedo (PH) (mg)	19678,16 ± 277,96			
Peso Seco (PS) (mg)	5187,65 ± 100,27			
% Hidratación (% H)	73,64			
Materia Orgánica (MO) (mg)	4534,62 ± 85,19	3899,60 ± 96,66	46,05 ± 7,03	537,19 ± 35,91
% Materia Orgánica		86,00	1,02	11,85
Proteínas	4078,57 ± 132,78	3562,86 ± 94,32	35,48 ± 5,47	480,24 ± 33,00
% Proteínas		87,36	0,87	11,77
Lípidos	297,21 ± 16,30	244,95 ± 12,11	8,80 ± 0,65	43,46 ± 3,54
% Lípidos		82,42	2,96	14,62
Carbohidratos (CH)	65,37 ± 7,22	44,35 ± 4,58	1,77 ± 0,17	19,25 ± 2,47
% Carbohidratos		67,84	2,70	29,46

MO				
% Proteínas (% MO)		91,36	77,05	89,40
% Lípidos (% MO)		6,28	19,11	8,09
% Carbohidratos (% MO)		1,14	3,83	3,58

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	108258,41 ± 3850,92	93821,48 ± 2744,90	1186,42 ± 155,75	13250,51 ± 950,27
E / PV	3,42			
E / MO	23,87			
% E		86,66	1,10	12,24
Proteínas	96417,43 ± 3139,02	84225,96 ± 2229,77	838,70 ± 129,20	11352,76 ± 780,05
% Proteínas		87,36	0,87	11,77
Lípidos	10719,64 ± 588,03	8834,75 ± 436,61	317,43 ± 23,59	1567,45 ± 127,84
% Lípidos		82,42	2,96	14,62
CH	1121,35 ± 123,88	760,76 ± 78,52	30,29 ± 2,97	330,30 ± 42,38
% CH		67,84	2,70	29,46

MO				
% Proteínas (% MO)		89,77	70,69	85,68
% Lípidos (% MO)		9,42	26,76	11,83
% Carbohidratos (% MO)		0,81	2,55	2,49

### 2.2.5: Mayo, hembras

Datos para una anchoa de longitud estándar (SL) de **12.3 cm**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	18,84 ± 0,19			
Peso Húmedo (PH) (mg)	10902,45 ± 231,86			
Peso Seco (PS) (mg)	2706,15 ± 73,44			
% Hidratación (% H)	75,18			
Materia Orgánica (MO) (mg)	2368,57 ± 78,10	2244,74 ± 77,02	84,49 ± 10,27	215,98 ± 18,69
% Materia Orgánica		94,77	3,57	9,12
Proteínas	2336,08 ± 98,49	2077,95 ± 72,49	67,31 ± 8,67	190,82 ± 17,33
% Proteínas		88,95	2,88	8,17
Lípidos	161,56 ± 10,48	128,30 ± 7,16	14,21 ± 1,59	19,05 ± 1,73
% Lípidos		79,41	8,80	11,79
Carbohidratos (CH)	34,47 ± 1,97	25,81 ± 1,03	2,96 ± 0,32	5,71 ± 0,62
% Carbohidratos		74,87	8,58	16,55

MO				
% Proteínas (% MO)		92,57	79,67	88,35
% Lípidos (% MO)		5,72	16,82	8,82
% Carbohidratos (% MO)		1,15	3,50	2,64

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	61643,30 ± 2740,14	54192,87 ± 1989,37	2154,53 ± 267,98	5295,89 ± 482,79
E / PV	3,27			
E / MO	26,03			
% E		87,91	3,50	8,59
Proteínas	55224,98 ± 2328,33	49122,79 ± 1713,63	1591,15 ± 205,04	4511,04 ± 409,66
% Proteínas		88,95	2,88	8,17
Lípidos	5826,90 ± 378,09	4627,28 ± 258,16	512,65 ± 57,43	686,97 ± 62,50
% Lípidos		79,41	8,80	11,79
CH	591,41 ± 33,72	442,81 ± 17,59	50,73 ± 5,51	97,88 ± 10,62
% CH		74,87	8,58	16,55

MO				
% Proteínas (% MO)		90,64	73,85	85,18
% Lípidos (% MO)		8,54	23,79	12,97
% Carbohidratos (% MO)		0,82	2,35	1,85

Datos para una anchoa de longitud estándar (SL) de **13.2 cm**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	23,53 ± 0,02			
Peso Húmedo (PH) (mg)	14047,08 ± 87,54			
Peso Seco (PS) (mg)	3578,00 ± 26,70			
% Hidratación (% H)	74,53			
Materia Orgánica (MO) (mg)	3129,92 ± 34,71	2826,40 ± 26,97	114,26 ± 3,75	319,32 ± 7,55
% Materia Orgánica		90,30	3,65	10,20
Proteínas	2975,77 ± 33,67	2599,88 ± 23,79	91,96 ± 2,94	283,94 ± 6,94
% Proteínas		87,37	3,09	9,54
Lípidos	213,34 ± 3,00	168,03 ± 2,11	18,41 ± 0,35	26,90 ± 0,54
% Lípidos		78,76	8,63	12,61
Carbohidratos (CH)	43,77 ± 0,45	32,33 ± 0,80	3,88 ± 0,05	7,57 ± 0,30
% Carbohidratos		73,85	8,86	17,28

MO				
% Proteínas (% MO)		91,99	80,48	88,92
% Lípidos (% MO)		5,95	16,11	8,42
% Carbohidratos (% MO)		1,14	3,40	2,37

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	78792,78 ± 896,66	68076,17 ± 624,92	2904,22 ± 82,90	7812,38 ± 188,83
E / PV	3,35			
E / MO	25,17			
% E		86,40	3,69	9,92
Proteínas	70347,32 ± 796,03	61461,15 ± 562,37	2173,84 ± 69,60	6712,33 ± 164,06
% Proteínas		87,37	3,09	9,54
Lípidos	7694,54 ± 108,32	6060,46 ± 76,25	663,82 ± 12,52	970,26 ± 19,55
% Lípidos		78,76	8,63	12,61
CH	750,92 ± 7,70	554,57 ± 13,70	66,56 ± 0,79	129,79 ± 5,22
% CH		73,85	8,86	17,28

MO				
% Proteínas (% MO)		90,28	74,85	85,92
% Lípidos (% MO)		8,90	22,86	12,42
% Carbohidratos (% MO)		0,81	2,29	1,66

Datos para una anchoa de longitud estándar (SL) de **14.1 cm**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	28,96 ± 0,22			
Peso Húmedo (PH) (mg)	17798,59 ± 142,74			
Peso Seco (PS) (mg)	4644,35 ± 52,36			
% Hidratación (% H)	73,91			
Materia Orgánica (MO) (mg)	4060,61 ± 39,78	3537,45 ± 51,05	150,65 ± 5,20	460,10 ± 17,97
% Materia Orgánica		87,12	3,71	11,33
Proteínas	3770,77 ± 72,37	3237,90 ± 50,95	122,09 ± 4,87	410,78 ± 16,55
% Proteínas		85,87	3,24	10,89
Lípidos	279,66 ± 9,87	218,53 ± 6,65	23,53 ± 1,32	37,60 ± 1,90
% Lípidos		78,14	8,41	13,45
Carbohidratos (CH)	55,40 ± 3,89	40,29 ± 3,25	5,01 ± 0,32	10,10 ± 0,32
% Carbohidratos		72,73	9,04	18,23

MO				
% Proteínas (% MO)		91,53	81,04	89,28
% Lípidos (% MO)		6,18	15,62	8,17
% Carbohidratos (% MO)		1,14	3,32	2,20

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	100177,96 ± 2133,69	85117,07 ± 1500,31	3820,67 ± 168,25	11240,22 ± 465,13
E / PV	3,46			
E / MO	24,67			
% E		84,97	3,81	11,22
Proteínas	89141,01 ± 1710,88	76544,06 ± 1204,54	2886,14 ± 115,11	9710,82 ± 391,23
% Proteínas		85,87	3,24	10,89
Lípidos	10086,59 ± 356,00	7881,83 ± 240,00	848,62 ± 47,62	1356,14 ± 68,38
% Lípidos		78,14	8,41	13,45
CH	950,36 ± 66,80	691,18 ± 55,77	85,91 ± 5,52	173,26 ± 5,52
% CH		72,73	9,04	18,23

MO				
% Proteínas (% MO)		89,93	75,54	86,39
% Lípidos (% MO)		9,26	22,21	12,07
% Carbohidratos (% MO)		0,81	2,25	1,54

Datos para una anchoa de longitud estándar (SL) de **11.0 cm**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	13,25 ± 0,32			
Peso Húmedo (PH) (mg)	7301,75 ± 325,55			
Peso Seco (PS) (mg)	1739,79 ± 99,99			
% Hidratación (% H)	76,17			
Materia Orgánica (MO) (mg)	1524,11 ± 101,52	1599,57 ± 113,13	51,47 ± 16,39	116,35 ± 20,70
% Materia Orgánica		104,95	3,38	7,63
Proteínas	1640,07 ± 142,52	1499,04 ± 108,98	39,97 ± 14,10	101,06 ± 19,44
% Proteínas		91,40	2,44	6,16
Lípidos	107,32 ± 15,11	86,28 ± 10,11	9,56 ± 2,81	11,48 ± 2,19
% Lípidos		80,39	8,91	10,69
Carbohidratos (CH)	24,43 ± 4,14	18,59 ± 2,79	1,93 ± 0,59	3,91 ± 0,76
% Carbohidratos		76,07	7,91	16,01

MO				
% Proteínas (% MO)		93,72	77,66	86,86
% Lípidos (% MO)		5,39	18,58	9,86
% Carbohidratos (% MO)		1,16	3,76	3,36

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	43060,86 ± 3985,09	38867,79 ± 2988,94	1322,99 ± 444,55	2870,08 ± 551,61
E / PV	3,25			
E / MO	28,25			
% E		90,26	3,07	6,67
Proteínas	38771,17 ± 3369,12	35437,25 ± 2576,29	944,85 ± 333,21	2389,07 ± 459,62
% Proteínas		91,40	2,44	6,16
Lípidos	3870,56 ± 544,98	3111,69 ± 364,75	344,97 ± 101,23	413,89 ± 79,00
% Lípidos		80,39	8,91	10,69
CH	419,13 ± 70,99	318,85 ± 47,90	33,17 ± 10,11	67,12 ± 12,99
% CH		76,07	7,91	16,01

MO				
% Proteínas (% MO)		91,17	72,42	83,24
% Lípidos (% MO)		8,01	26,08	14,42
% Carbohidratos (% MO)		0,82	2,51	2,34

Datos para una anchoa de longitud estándar (SL) de **15.5 cm**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	39,01 ± 0,78			
Peso Húmedo (PH) (mg)	24999,26 ± 720,77			
Peso Seco (PS) (mg)	6753,30 ± 261,94			
% Hidratación (% H)	72,99			
Materia Orgánica (MO) (mg)	5900,06 ± 239,23	4942,80 ± 246,25	222,57 ± 25,23	777,16 ± 105,80
% Materia Orgánica		83,78	3,77	13,17
Proteínas	5377,01 ± 354,89	4498,92 ± 235,71	181,64 ± 22,28	696,45 ± 96,89
% Proteínas		83,67	3,38	12,95
Lípidos	418,68 ± 45,88	323,33 ± 31,13	33,66 ± 4,97	61,70 ± 9,79
% Lípidos		77,23	8,04	14,74
Carbohidratos (CH)	79,07 ± 12,07	56,03 ± 8,64	7,24 ± 1,13	15,81 ± 2,31
% Carbohidratos		70,86	9,15	19,99

MO				
% Proteínas (% MO)		91,02	81,61	89,61
% Lípidos (% MO)		6,54	15,12	7,94
% Carbohidratos (% MO)		1,13	3,25	2,03

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	143569,59 ± 10251,36	118977,10 ± 6842,97	5631,97 ± 725,31	18960,52 ± 2683,08
E / PV	3,68			
E / MO	24,33			
% E		82,87	3,92	13,21
Proteínas	127112,52 ± 8389,54	106354,46 ± 5572,19	4293,95 ± 526,78	16464,12 ± 2290,57
% Proteínas		83,67	3,38	12,95
Lípidos	15100,54 ± 1654,72	11661,44 ± 1122,59	1213,86 ± 179,19	2225,24 ± 352,93
% Lípidos		77,23	8,04	14,74
CH	1356,53 ± 207,10	961,20 ± 148,19	124,16 ± 19,33	271,17 ± 39,58
% CH		70,86	9,15	19,99

MO				
% Proteínas (% MO)		89,39	76,24	86,83
% Lípidos (% MO)		9,80	21,55	11,74
% Carbohidratos (% MO)		0,81	2,20	1,43

### 2.2.6: Caso particular

Datos para una anchoa de longitud estándar (SL) de **12.4 cm** para el mes de **marzo**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	18,36 ± 2,80			
Peso Húmedo (PH) (mg)	10585,58 ± 1818,25			
Peso Seco (PS) (mg)	2619,60 ± 491,27			
% Hidratación (% H)	75,25			
Materia Orgánica (MO) (mg)	2292,97 ± 429,27	2186,98 ± 0,07	26,77 ± 3,69	36,69 ± 6,87
% Materia Orgánica		95,38	1,17	1,60
Proteínas	2074,92 ± 303,50	2026,12 ± 294,26	19,52 ± 3,06	29,28 ± 6,19
% Proteínas		97,65	0,94	1,41
Lípidos	135,95 ± 22,60	124,44 ± 21,56	6,09 ± 0,52	5,42 ± 0,52
% Lípidos		91,53	4,48	3,99
Carbohidratos (CH)	26,98 ± 3,78	25,17 ± 3,67	1,23 ± 0,00	0,59 ± 0,11
% Carbohidratos		93,27	4,55	2,18

MO				
% Proteínas (% MO)		92,64	72,91	79,82
% Lípidos (% MO)		5,69	22,74	14,78
% Carbohidratos (% MO)		1,15	4,59	1,60

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	54417,27 ± 8054,85	52817,45 ± 7796,86	701,96 ± 91,00	897,86 ± 166,99
E / PV	2,96			
E / MO	23,73			
% E		97,06	1,29	1,65
Proteínas	49051,20 ± 7174,86	47897,58 ± 6956,32	461,35 ± 72,26	692,26 ± 146,28
% Proteínas		97,65	0,94	1,41
Lípidos	4903,22 ± 815,11	4488,16 ± 777,53	219,54 ± 18,75	195,53 ± 18,83
% Lípidos		91,53	4,48	3,99
CH	462,85 ± 64,89	431,71 ± 63,01	21,07 ± 0,00	10,07 ± 1,89
% CH		93,27	4,55	2,18

MO				
% Proteínas (% MO)		90,69	65,72	77,10
% Lípidos (% MO)		8,50	31,27	21,78
% Carbohidratos (% MO)		0,82	3,00	1,12

Datos para una anchoa **macho** de longitud estándar (SL) de **12.4 cm** para el mes de **abril**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	21,06 ± 2,94			
Peso Húmedo (PH) (mg)	12377,04 ± 1950,49			
Peso Seco (PS) (mg)	3112,17 ± 535,90			
% Hidratación (% H)	74,86			
Materia Orgánica (MO) (mg)	2723,19 ± 468,07	2515,66 ± 0,07	30,47 ± 4,03	262,67 ± 61,07
% Materia Orgánica		92,38	1,12	9,65
Proteínas	2576,53 ± 379,24	2321,05 ± 320,88	22,58 ± 3,33	232,90 ± 55,02
% Proteínas		90,08	0,88	9,04
Lípidos	175,81 ± 29,30	146,61 ± 24,10	6,61 ± 0,57	22,60 ± 4,64
% Lípidos		83,39	3,76	12,85
Carbohidratos (CH)	38,13 ± 6,63	28,85 ± 4,01	1,28 ± 0,12	8,00 ± 2,50
% Carbohidratos		75,66	3,36	20,98

MO				
% Proteínas (% MO)		92,26	74,11	88,66
% Lípidos (% MO)		5,83	21,69	8,60
% Carbohidratos (% MO)		1,15	4,21	3,05

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	67904,25 ± 10135,84	60652,32 ± 8523,36	794,10 ± 101,38	6457,84 ± 1511,10
E / PV	3,23			
E / MO	24,94			
% E		89,32	1,17	9,51
Proteínas	60909,09 ± 8965,14	54869,67 ± 7585,59	533,77 ± 78,79	5505,65 ± 1300,75
% Proteínas		90,08	0,88	9,04
Lípidos	6341,09 ± 1056,89	5287,79 ± 869,06	238,32 ± 2,44	814,97 ± 167,40
% Lípidos		83,39	3,76	12,85
CH	654,08 ± 113,80	494,86 ± 68,71	22,00 ± 2,14	137,22 ± 42,95
% CH		75,66	3,36	20,98

MO				
% Proteínas (% MO)		90,47	67,22	85,26
% Lípidos (% MO)		8,72	30,01	12,62
% Carbohidratos (% MO)		0,82	2,77	2,12

Datos para una anchoa **hembra** de longitud estándar (SL) de **12.4 cm** para el mes de **abril**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	21,06 ± 2,94			
Peso Húmedo (PH) (mg)	12377,04 ± 1950,49			
Peso Seco (PS) (mg)	3112,17 ± 535,90			
% Hidratación (% H)	74,86			
Materia Orgánica (MO) (mg)	2723,19 ± 468,07	2515,66 ± 0,07	98,35 ± 18,30	262,67 ± 61,70
% Materia Orgánica		92,38	3,61	9,65
Proteínas	2632,74 ± 391,06	2321,05 ± 320,88	78,79 ± 15,15	232,90 ± 55,02
% Proteínas		88,16	2,99	8,85
Lípidos	185,37 ± 31,31	146,61 ± 24,10	16,17 ± 2,58	22,60 ± 4,64
% Lípidos		79,09	8,72	12,19
Carbohidratos (CH)	38,78 ± 5,67	28,85 ± 4,01	3,39 ± 0,57	6,55 ± 1,10
% Carbohidratos		74,39	8,73	16,88

MO				
% Proteínas (% MO)		92,68	79,49	88,23
% Lípidos (% MO)		5,68	16,98	8,91
% Carbohidratos (% MO)		1,15	3,52	2,70

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	69588,96 ± 10471,27	60652,32 ± 8523,36	2503,72 ± 460,91	6432,92 ± 1487,01
E / PV	3,31			
E / MO	25,55			
% E		87,16	3,60	9,24
Proteínas	62237,87 ± 9244,58	54869,67 ± 7585,59	1862,55 ± 358,23	5505,65 ± 1300,75
% Proteínas		88,16	2,99	8,85
Lípidos	6685,83 ± 1129,39	5287,79 ± 869,06	583,06 ± 92,94	814,97 ± 167,40
% Lípidos		79,09	8,72	12,19
CH	665,26 ± 97,30	494,86 ± 68,71	58,10 ± 9,73	112,30 ± 18,86
% CH		74,39	8,73	16,88

MO				
% Proteínas (% MO)		90,47	74,39	85,59
% Lípidos (% MO)		8,72	23,29	12,67
% Carbohidratos (% MO)		0,82	2,32	1,75

Datos para una anchoa **macho** de longitud estándar (SL) de **12.4 cm** para el mes de **mayo**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	19,32 ± 4,08			
Peso Húmedo (PH) (mg)	11223,91 ± 2659,30			
Peso Seco (PS) (mg)	2794,21 ± 720,04			
% Hidratación (% H)	75,10			
Materia Orgánica (MO) (mg)	2445,49 ± 629,10	2303,51 ± 0,10	28,08 ± 5,41	225,88 ± 77,06
% Materia Orgánica		94,19	1,15	9,24
Proteínas	2351,03 ± 505,18	2130,68 ± 431,27	20,60 ± 4,48	199,75 ± 69,43
% Proteínas		90,63	0,88	8,50
Lípidos	158,31 ± 38,31	132,24 ± 31,70	6,27 ± 0,76	19,80 ± 5,86
% Lípidos		83,53	3,96	12,51
Carbohidratos (CH)	34,17 ± 8,71	26,47 ± 5,38	1,21 ± 0,17	6,49 ± 3,16
% Carbohidratos		77,47	3,54	18,99

MO				
% Proteínas (% MO)		93,23	71,12	87,57
% Lípidos (% MO)		5,52	24,31	9,37
% Carbohidratos (% MO)		1,16	4,59	2,24

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	61874,29 ± 13473,75	55592,88 ± 11430,80	733,95 ± 136,25	5547,46 ± 1906,70
E / PV	3,20			
E / MO	25,30			
% E		89,85	1,19	8,97
Proteínas	55578,36 ± 11942,42	50369,34 ± 10195,25	487,02 ± 105,90	4722,00 ± 1641,28
% Proteínas		90,63	0,88	8,50
Lípidos	5709,77 ± 1381,90	4769,45 ± 1143,21	226,20 ± 27,47	714,12 ± 211,22
% Lípidos		83,53	3,96	12,51
CH	586,17 ± 149,42	454,10 ± 92,35	20,73 ± 2,88	111,34 ± 54,20
% CH		77,47	3,54	18,99

MO				
% Proteínas (% MO)		90,60	66,36	85,12
% Lípidos (% MO)		8,58	30,82	12,87
% Carbohidratos (% MO)		0,82	2,82	2,01

Datos para una anchoa **hembra** de longitud estándar (SL) de **12.4 cm** para el mes de **mayo**.

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Peso vivo (PV) (g)	19,32 ± 4,08			
Peso Húmedo (PH) (mg)	11223,91 ± 2659,30			
Peso Seco (PS) (mg)	2794,21 ± 720,04			
% Hidratación (% H)	75,10			
Materia Orgánica (MO) (mg)	2445,49 ± 629,10	2303,51 ± 0,10	87,50 ± 24,60	225,88 ± 77,06
% Materia Orgánica		94,19	3,58	9,24
Proteínas	2400,23 ± 521,18	2130,68 ± 431,27	69,80 ± 20,37	199,75 ± 69,43
% Proteínas		88,77	2,91	8,32
Lípidos	166,68 ± 41,02	132,24 ± 31,70	14,64 ± 3,46	19,80 ± 5,86
% Lípidos		79,34	8,78	11,88
Carbohidratos (CH)	35,40 ± 7,53	26,47 ± 5,38	3,05 ± 0,76	5,88 ± 1,39
% Carbohidratos		74,77	8,62	16,62

MO				
% Proteínas (% MO)		92,50	79,77	88,43
% Lípidos (% MO)		5,74	16,73	8,77
% Carbohidratos (% MO)		1,15	3,49	2,60

	Total	Músculo	Hígado	Gónada
Energía (E) (J)	63360,22 ± 13926,56	55592,88 ± 11430,80	2230,28 ± 619,47	5537,06 ± 1876,29
E / PV	3,28			
E / MO	25,91			
% E		87,74	3,52	8,74
Proteínas	56741,36 ± 12318,00	50369,34 ± 10195,25	1650,02 ± 481,48	4722,00 ± 1641,28
% Proteínas		88,77	2,91	8,32
Lípidos	6011,49 ± 1479,34	4769,45 ± 1143,21	527,92 ± 124,91	714,12 ± 211,22
% Lípidos		79,34	8,78	11,88
CH	607,36 ± 129,22	454,10 ± 92,35	52,33 ± 13,08	100,94 ± 23,79
% CH		74,77	8,62	16,62

MO				
% Proteínas (% MO)		90,60	73,98	85,28
% Lípidos (% MO)		8,58	23,67	12,90
% Carbohidratos (% MO)		0,82	2,35	1,82

## ANEXO 4.1: Edad 1

### 4.1.1. Adur

El **Peso Vivo** (PV) (mg).

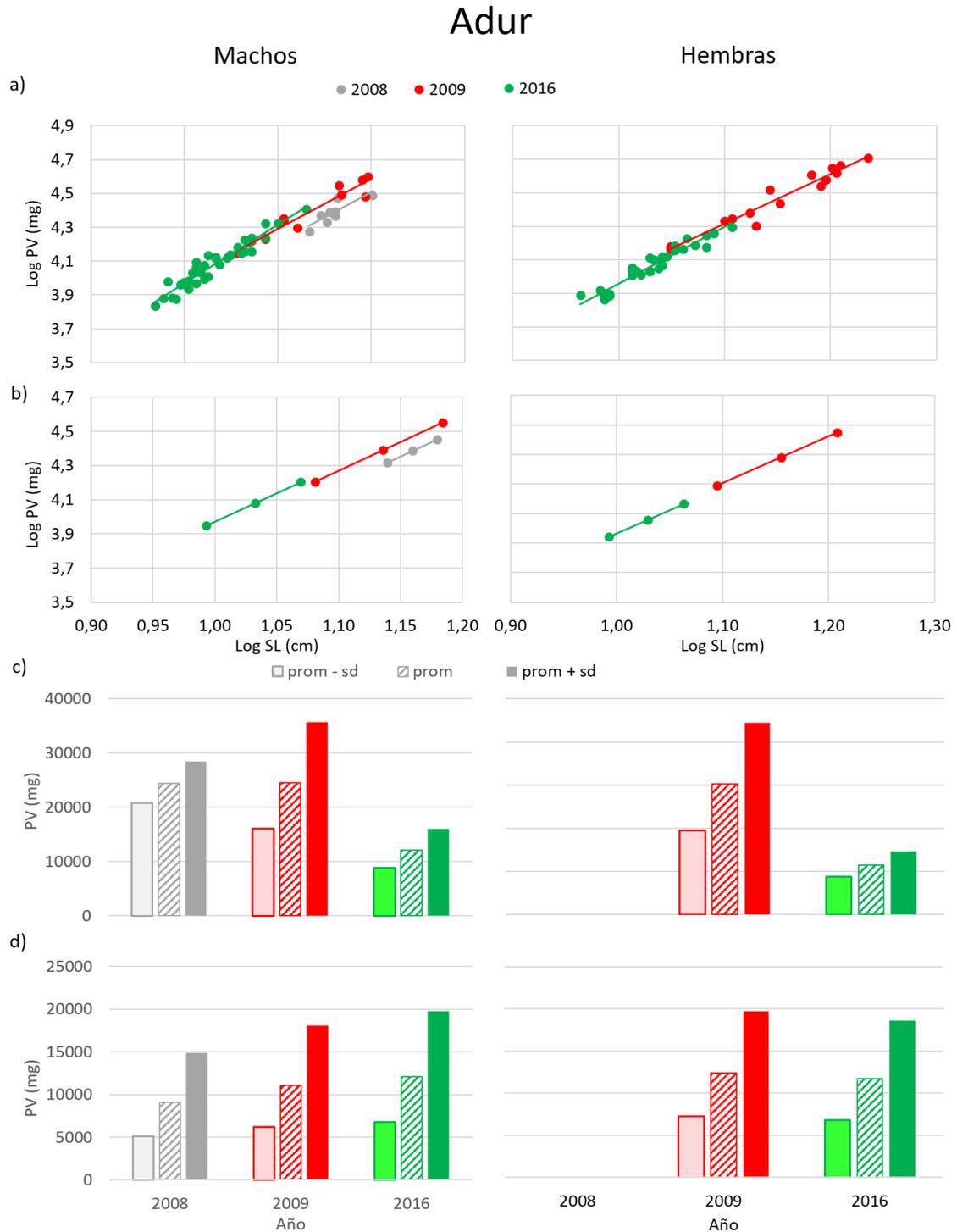


Figura 1: Resultados de las anchoas de edad 1. a) Regresiones doble logarítmicas de los datos experimentales originales de los pesos vivos (PV) frente a la longitud estándar (SL) para los diferentes años estudiados (2008, 2009 y 2016) en la zona de Adur para los dos sexos (Machos y Hembras); b) Rectas de regresión doble logarítmicas de PV frente a SL resultantes tras aplicar

las ecuaciones obtenidas en los análisis de la ANCOVA a las SL promedio y desviaciones estándar de cada año ( $SL1a \pm Sd1a$ ); c) Histogramas representando los PV tras aplicar las ecuaciones de las ANCOVAs a los puntos de la Figura 1a; d) Histogramas representando los PV de las anchoas modeladas obtenidas tras aplicar para cada año las ecuaciones obtenidas en la ANCOVA a una SL y a una desviación estándar media global de todas las anchoas analizadas ( $SL1 = 10.781 \pm 1.698$ ). Las ecuaciones de las regresiones se muestran en la Tabla 1.

Tabla 1: Ecuaciones de los resultados experimentales originales (Ecuaciones originales) y las de las resultantes de las ANCOVAs (Resultados ANCOVA) de la Figura 1 de las regresiones doble logarítmicas del peso vivo frente a la longitud estándar (SL) para los diferentes años (2008, 2009 y 2016) de Adur en los dos sexos (Machos y Hembras). También se muestran las SL promedio y las desviaciones estándar correspondientes a cada año ( $SL1a \pm Sd1a$ ), así como la SL y la desviación estándar global de todas las anchoas analizadas ( $SL1 \pm Sd1$ ) utilizadas para obtener los valores de las anchoas modeladas de los dos sexos (Machos y Hembras). a= Intercepto u Ordenada en el origen de la recta de regresión. b= Pendiente de la recta de regresión. n= número de anchoas utilizadas para las regresiones.

Adur									
	Año	Ecuaciones originales				Resultados ANCOVA		$SL1a \pm Sd1a$	$SL1 \pm Sd1$
		n	R <sup>2</sup>	a	b	a	b		
Machos	2008	8	0.716	0.902	3.004	0.485	3.364	$14.450 \pm 0.620$	$10.781 \pm 1.698$
	2009	11	0.924	1.037	2.959	0.569	3.364	$13.666 \pm 1.615$	
	2016	42	0.926	0.490	3.478	0.607	3.364	$10.786 \pm 0.946$	
Hembras	2009	15	0.945	1.072	2.949	0.831	3.159	$14.292 \pm 1.856$	
	2016	35	0.930	0.560	3.398	0.806	3.159	$10.700 \pm 0.871$	

#### 4.3.1.1.A. Variabilidad interanual de M-Prot, M-Lip y M-CH frente a M-E.

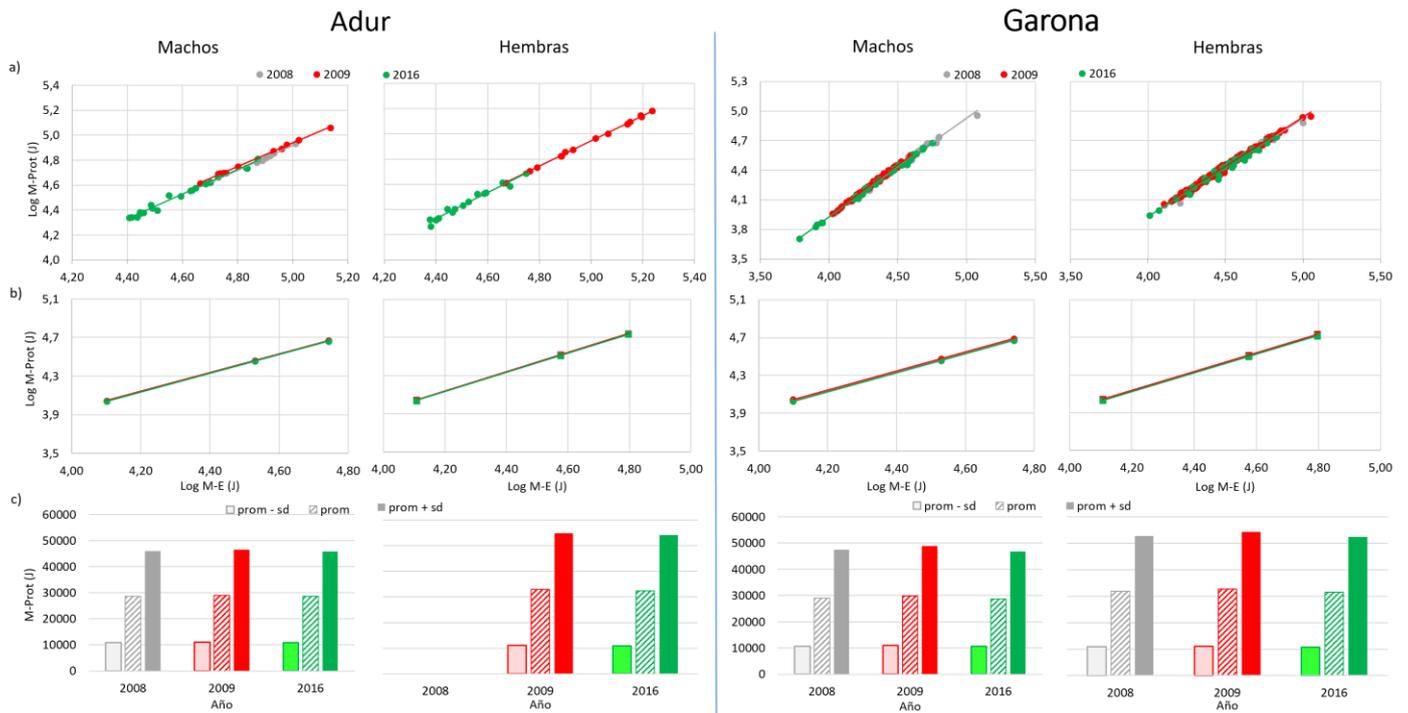


Figura 4: Resultados de las anchoas de edad 1. a) Regresiones doble logarítmicas de los datos experimentales originales de las proteínas musculares (M-Prot) frente al contenido energético del músculo (M-E) para los diferentes años estudiados (2008, 2009 y 2016) en las dos zonas de muestreo (Adur y Garona) para los dos sexos (Machos y Hembras); b) Rectas de regresión doble logarítmicas de M-Prot frente a M-E resultantes tras aplicar las ecuaciones obtenidas en los análisis de la ANCOVA a los M-E promedio y desviaciones estándar de cada año ( $M-E1a \pm Sd1a$ ); c) Histogramas representando las M-Prot tras aplicar las ecuaciones de las ANCOVAs a los puntos de la Figura 3a; d) Histogramas representando las M-Prot de las anchoas modeladas obtenidas tras aplicar para cada año las ecuaciones obtenidas en la ANCOVA a un M-E y a una desviación estándar media global de todas las anchoas analizadas para cada sexo ( $M-E1 \pm Sd1 = 33.83 \pm 21.25$  KJ para los machos y  $M-E1 \pm Sd1 = 37.65 \pm 24.90$  KJ para las hembras). Las ecuaciones de las regresiones se muestran en la Tabla 2, así como las SL promedio y sus desviaciones estándar correspondientes a cada año ( $M-E1a \pm Sd1a$ ), al igual que el M-E y la desviación estándar global ( $M-E1 \pm Sd1$ ) utilizadas para los histogramas de las anchoas modeladas.

Tabla 2: Ecuaciones de los resultados experimentales originales (Ecuaciones originales) y las de las resultantes de las ANCOVAs (Resultados ANCOVA) de la Figura 4 de las regresiones doble logarítmicas del contenido energético proteico muscular frente al contenido energético del músculo (M-E) para los diferentes años (2008, 2009 y 2016), las dos zonas (Adur y Garona) y los dos sexos (Machos y Hembras). También se muestran las M-E promedio y las desviaciones estándar correspondientes a cada año (M-E1a  $\pm$  Sd1a), así como la M-E y la desviación estándar global de todas las anchoas analizadas (M-E1  $\pm$  Sd1) utilizadas para obtener los valores de las anchoas modeladas de los dos sexos (Machos y Hembras). a= Intercepción u Ordenada en el origen de la recta de regresión. b= Pendiente de la recta de regresión.

Adur									
	Año	Ecuaciones originales				Resultados ANCOVA		M-E1a $\pm$ Sd1a	M-E1 $\pm$ Sd1
		n	R <sup>2</sup>	a	b	a	b		
Machos	2008	8	0.996	-0.066	0.997	0.059	0.971	78.95 $\pm$ 14.35	33.83 $\pm$ 21.25
	2009	11	0.998	0.203	0.947	0.064	0.971	76.48 $\pm$ 28.08	
	2016	20	0.986	0.013	0.981	0.058	0.971	41.10 $\pm$ 15.12	
Hembras	2009	15	0.999	-0.055	0.9997	-0.100	1.009	100.9 $\pm$ 42.80	37.65 $\pm$ 24.90
	2016	15	0.971	-0.217	1.033	-0.106	1.009	34.29 $\pm$ 9.751	

Garona									
	Año	Ecuaciones originales				Resultados ANCOVA		M-E1a $\pm$ Sda	ME1 $\pm$ Sd1
		n	R <sup>2</sup>	a	b	a	b		
Machos	2008	29	0.992	-0.018	0.990	-0.093	1.006	39.38 $\pm$ 20.98	33.83 $\pm$ 21.25
	2009	90	0.993	-0.160	1.025	-0.080	1.006	23.49 $\pm$ 6.894	
	2016	31	0.997	-0.089	1.004	-0.099	1.006	27.21 $\pm$ 13.59	
Hembras	2008	22	0.993	-0.031	0.991	-0.060	0.997	42.14 $\pm$ 22.42	37.65 $\pm$ 24.90
	2009	166	0.994	-0.065	1.001	-0.047	0.997	32.05 $\pm$ 15.96	
	2016	35	0.984	-0.016	0.987	-0.063	0.997	34.12 $\pm$ 15.11	

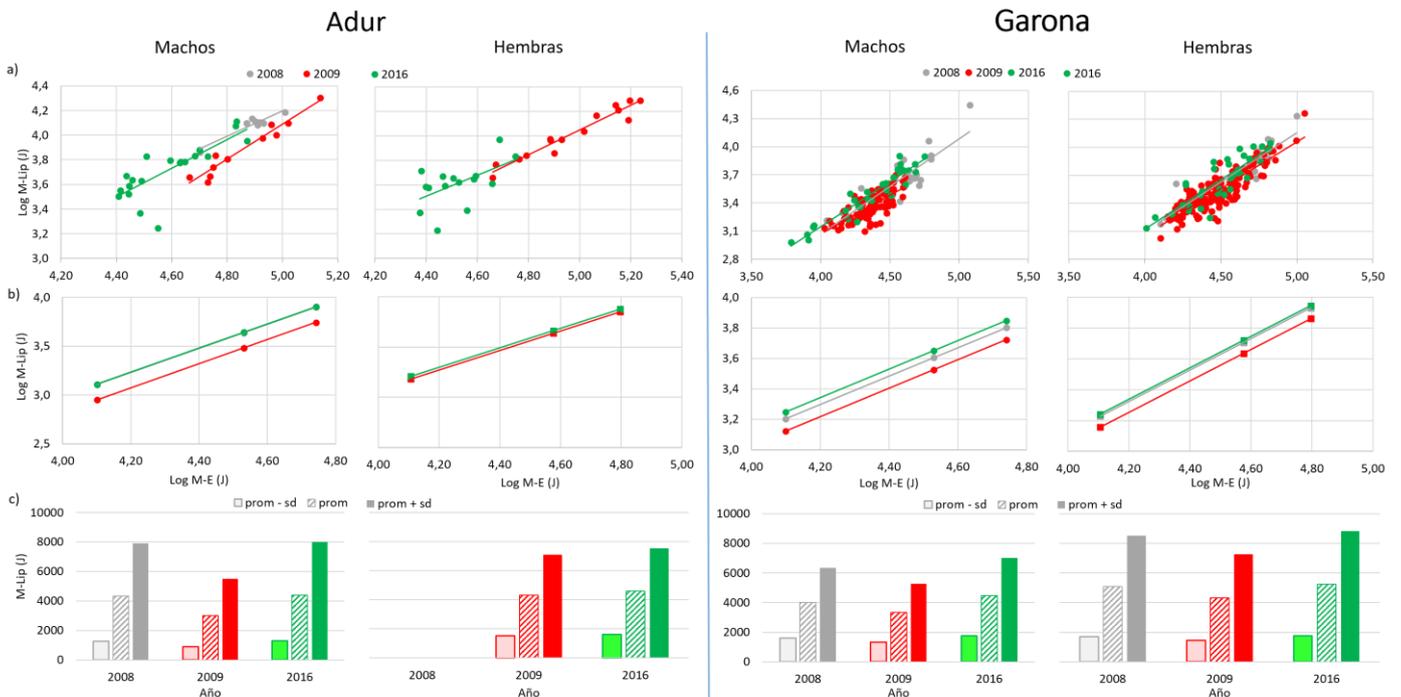


Figura 5: Resultados de las anchoas de edad 1. a) Regresiones doble logarítmicas de los datos experimentales originales de los lípidos musculares (M-Lip) frente al contenido energético del músculo (M-E) para los diferentes años

estudiados (2008, 2009 y 2016) en las dos zonas de muestreo (Adur y Garona) para los dos sexos (Machos y Hembras); b) Rectas de regresión doble logarítmicas de M-Lip frente a M-E resultantes tras aplicar las ecuaciones obtenidas en los análisis de la ANCOVA a los M-E promedio y desviaciones estándar de cada año ( $M-E1a \pm Sd1a$ ); c) Histogramas representando las M-Lip tras aplicar las ecuaciones de las ANCOVAs a los puntos de la Figura 4a; d) Histogramas representando las M-Lip de las anchoas modeladas obtenidas tras aplicar para cada año las ecuaciones obtenidas en la ANCOVA a un M-E y a una desviación estándar media global de todas las anchoas analizadas para cada sexo ( $M-E1 \pm Sd1 = 33.83 \pm 21.25$  KJ para los machos y  $M-E1 \pm Sd1 = 37.65 \pm 24.90$  KJ para las hembras). Las ecuaciones de las regresiones se muestran en la Tabla 3. Asimismo, la M-E promedio y las desviaciones estándar correspondientes a cada año ( $M-E1a \pm Sd1a$ ), así como el M-E y la desviación estándar global ( $M-E1 \pm Sd1$ ) utilizadas para los histogramas de las anchoas modeladas son las mismas que aparecen en la Tabla 2.

Tabla 3: Ecuaciones de los resultados experimentales originales (Ecuaciones originales) y las de las resultantes de las ANCOVAs (Resultados ANCOVA) de la Figura 5 de las regresiones doble logarítmicas del contenido energético lipídico muscular frente al contenido energético del músculo para los diferentes años (2008, 2009 y 2016), las dos zonas (Adur y Garona) y los dos sexos (Machos y Hembras). a= Intercepto u Ordenada en el origen de la recta de regresión. b= Pendiente de la recta de regresión.

<b>Adur</b>							
		<b>Ecuaciones originales</b>				<b>Resultados ANCOVA</b>	
<b>Año</b>		<b>n</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>a</b>	<b>b</b>	<b>a</b>	<b>B</b>
Machos	2008	8	0.892	-0.976	1.035	-1.967	1.237
	2009	11	0.943	-2.997	1.417	-2.123	1.237
	2016	20	0.627	-1.634	1.166	-1.961	1.237
Hembras	2009	15	0.935	-1.006	1.011	-0.797	0.969
	2016	15	0.308	-0.251	0.854	-0.777	0.969

<b>Garona</b>							
		<b>Ecuaciones originales</b>				<b>Resultados ANCOVA</b>	
<b>Año</b>		<b>n</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>a</b>	<b>b</b>	<b>a</b>	<b>b</b>
Machos	2008	29	0.765	-0.991	1.015	-0.631	0.935
	2009	90	0.570	-0.223	0.823	-0.711	0.935
	2016	31	0.895	-0.713	0.964	-0.586	0.935
Hembras	2008	22	0.861	-1.136	1.058	-0.961	1.020
	2009	166	0.776	-0.938	0.999	-1.031	1.020
	2016	35	0.716	-1.166	1.069	-0.947	1.020

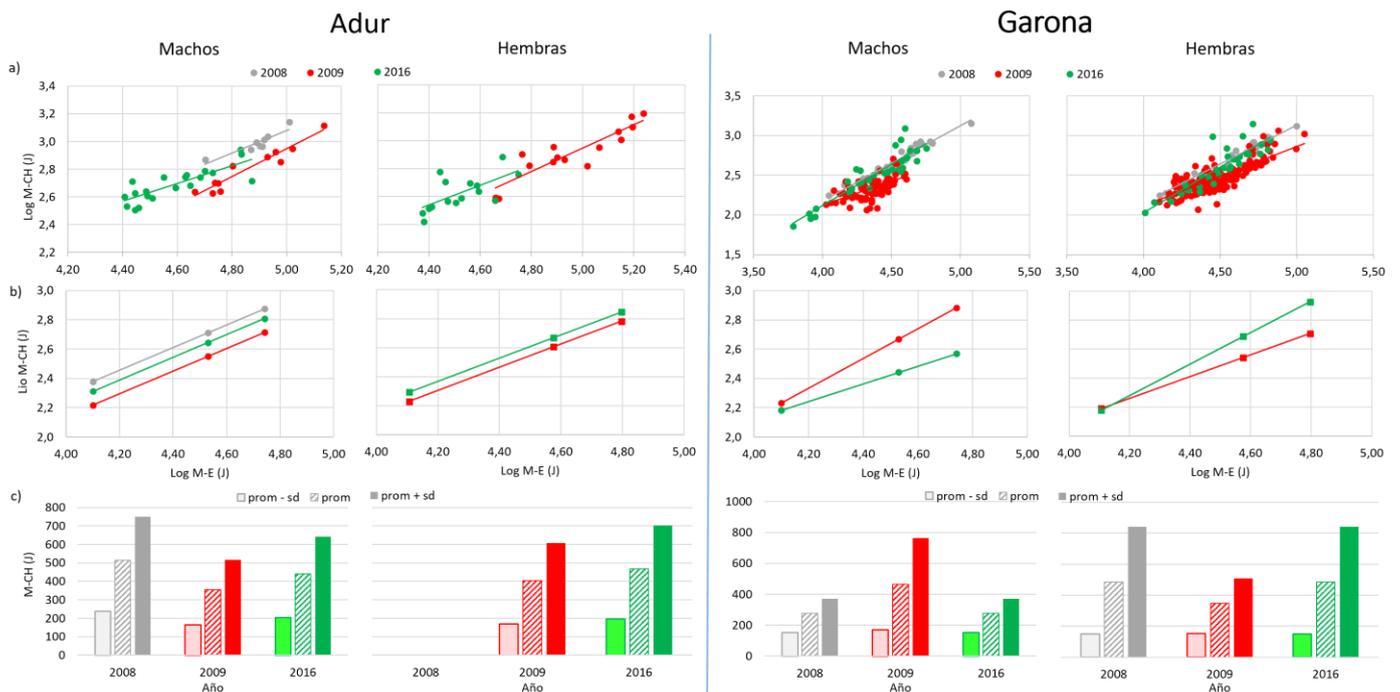


Figura 6: Resultados de las anchoas de edad 1. a) Regresiones doble logarítmicas de los datos experimentales originales de los carbohidratos musculares (M-CH) frente al contenido energético del músculo (M-E) para los diferentes años estudiados (2008, 2009 y 2016) en las dos zonas de muestreo (Adur y Garona) para los dos sexos (Machos y Hembras); b) Rectas de regresión doble logarítmicas de M-CH frente a M-E resultantes tras aplicar las ecuaciones obtenidas en los análisis de la ANCOVA a los M-E promedio y desviaciones estándar de cada año ( $M-E1a \pm Sd1a$ ); c) Histogramas representando las M-CH tras aplicar las ecuaciones de las ANCOVAs a los puntos de la Figura 5a; d) Histogramas representando las M-CH de las anchoas modeladas obtenidas tras aplicar para cada año las ecuaciones obtenidas en la ANCOVA a un M-E y a una desviación estándar media global de todas las anchoas analizadas para cada sexo ( $M-E1 \pm Sd1 = 33.83 \pm 21.25$  KJ para los machos y  $M-E1 \pm Sd1 = 37.65 \pm 24.90$  KJ para las hembras). Las ecuaciones de las regresiones se muestran en la Tabla 4. Asimismo, M-E promedio y las desviaciones estándar correspondientes a cada año ( $M-E1a \pm Sd1a$ ), así como el M-E y la desviación estándar global ( $M-E1 \pm Sd1$ ) utilizadas para los histogramas de las anchoas modeladas son las mismas que aparecen en la Tabla 2.

Tabla 4: Ecuaciones de los resultados experimentales originales (Ecuaciones originales) y las de las resultantes de las ANCOVAs (Resultados ANCOVA) de la Figura 6 de las regresiones doble logarítmicas del contenido energético de los carbohidratos musculares frente al contenido energético del músculo para los diferentes años (2008, 2009 y 2016), las dos zonas (Aduar y Garona) y los dos sexos (Machos y Hembras). a= Intercepción u Ordenada en el origen de la recta de regresión. b= Pendiente de la recta de regresión.

<b>Aduar</b>							
	<b>Año</b>	<b>Ecuaciones originales</b>				<b>Resultados ANCOVA</b>	
		<b>n</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>a</b>	<b>b</b>	<b>a</b>	<b>b</b>
Machos	2008	8	0.818	-1.029	0.822	-0.795	0.774
	2009	11	0.920	-2.083	1.006	-0.956	0.774
	2016	20	0.671	-0.262	0.643	-0.862	0.774
Hembras	2009	15	0.813	-1.254	0.840	-1.073	0.804
	2016	15	0.434	-0.559	0.704	-1.009	0.804

<b>Garona</b>							
	<b>Año</b>	<b>Ecuaciones originales</b>				<b>Resultados ANCOVA</b>	
		<b>n</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>a</b>	<b>b</b>	<b>a</b>	<b>b</b>
Machos	2008	29	0.956	-1.628	0.950	-1.934	1.016
	2009	90	0.388	-0.299	0.605	-0.299	0.605
	2016	31	0.834	-2.061	1.044	-1.934	1.016
Hembras	2008	22	0.975	-1.781	0.982	-2.274	1.084
	2009	166	0.650	-0.886	0.749	-0.886	0.749
	2016	35	0.747	-2.606	1.154	-2.274	1.084

Tabla 5: Edad 1 Músculo: Porcentajes de la energía total justificados por los diferentes componentes bioquímicos (C-BQ) al principio y al final de un proceso de crecimiento de 2 unidades estándar, para los dos sexos en las dos zonas. Etot= Energía total, obtenida como suma de las energías de los tres C-BQ. Inicial: porcentajes de las energías contenidas en los C-BQ con respecto a la Etot cuando esta es igual a prom - Sd. Final: porcentajes de dichas energías cuando Etot= prom + Sd. Ganancia: porcentajes de la energía total ganada durante el proceso de crecimiento (desde E tot= prom – Sd hasta E tot= prom + Sd) justificada por cada uno de los C-BQ. Δ: Variación del porcentaje justificado por el componente bioquímico en cuestión al inicio y al final del período de crecimiento. Las celdas en gris representan las variaciones negativas.

		Adur						Garona						
		Machos			Hembras			Machos			Hembras			
Año	C-BQ	Inicial	Final	Δ										
2008	Composición (%)	Prot	87.89	84.17	- 3.72									
		Lip	10.20	14.46	4.27									
		CH	1.92	1.37	- 0.54									
	Ganancia (%)	Prot	83.06						88.10			84.75		
		Lip	15.72						11.38			13.85		
		CH	1.21						0.53			1.40		
2009	Composición (%)	Prot	91.33	88.52	- 2.81	86.73	87.70	0.97	88.10	89.02	0.92	87.50	87.48	- 0.02
		Lip	7.31	10.50	3.19	11.94	11.33	- 0.61	10.54	9.59	- 0.95	11.28	11.70	0.42
		CH	1.36	0.98	- 0.37	1.33	0.97	- 0.36	1.36	1.39	0.03	1.22	0.82	- 0.40
	Ganancia (%)	Prot	87.67			87.95			89.29			87.47		
		Lip	11.46			11.17			9.31			11.81		
		CH	0.87			0.88			1.40			0.72		
2016	Composición (%)	Prot	87.98	84.13	- 3.85	85.75	86.80	1.05	84.67	86.35	1.68	85.01	84.43	- 0.58
		Lip	10.37	14.69	4.32	12.71	12.07	- 0.64	14.11	12.96	- 1.15	13.80	14.22	0.42
		CH	1.65	1.18	- 0.47	1.54	1.13	- 0.42	1.21	0.68	- 0.53	1.19	1.36	0.17
	Ganancia (%)	Prot	82.99			87.07			86.86			84.28		
		Lip	15.97			11.91			12.62			14.32		
		CH	1.04			1.02			0.53			1.40		

#### 4.3.1.1.B. Variabilidad interanual de H-Prot, H-Lip y H-CH frente a H-E.

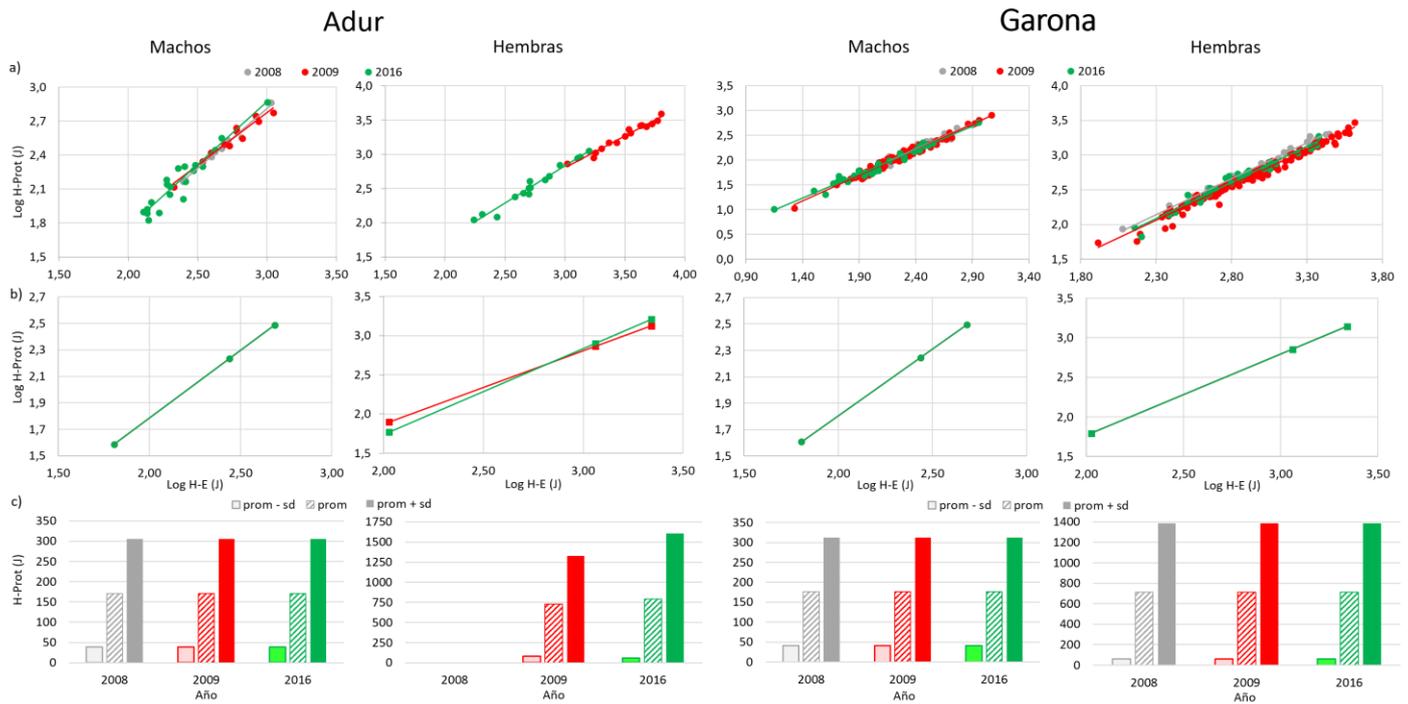


Figura 7: Resultados de las anchoas de edad 1. a) Regresiones doble logarítmicas de los datos experimentales originales de las proteínas hepáticas (H-Prot) frente al contenido energético del hígado (H-E) para los diferentes años estudiados (2008, 2009 y 2016) en las dos zonas de muestreo (Adur y Garona) para los dos sexos (Machos y Hembras); b) Rectas de regresión doble logarítmicas de H-Prot frente a H-E resultantes tras aplicar las ecuaciones obtenidas en los análisis de la ANCOVA a los H-E promedio y desviaciones estándar de cada año ( $H\text{-E}1a \pm Sd1a$ ); c) Histogramas representando las H-Prot tras aplicar las ecuaciones de las ANCOVAs a los puntos de la Figura 6a; d) Histogramas representando las H-Prot de las anchoas modeladas obtenidas tras aplicar para cada año las ecuaciones obtenidas en la ANCOVA a un H-E y a una desviación estándar media global de todas las anchoas analizadas para cada sexo ( $H\text{-E}1 \pm Sd1 = 273.1 \pm 209.5 \text{ J}$  para los machos y  $H\text{-E}1 \pm Sd1 = 1150.8 \pm 1044.6 \text{ J}$  para las hembras). Las ecuaciones de las regresiones se muestran en la Tabla 4, así como las H-E promedio y sus desviaciones estándar correspondientes a cada año ( $H\text{-E}1a \pm Sd1a$ ), al igual que el H-E y la desviación estándar global ( $H\text{-E}1 \pm Sd1$ ) utilizadas para los histogramas de las anchoas modeladas son las mismas que aparecen en la Tabla 6.

Tabla 6: Ecuaciones de los resultados experimentales originales (Ecuaciones originales) y las de las resultantes de las ANCOVAs (Resultados ANCOVA) de la Figura 7 de las regresiones doble logarítmicas del contenido energético proteico hepático frente al contenido energético del hígado (M-E) para los diferentes años (2008, 2009 y 2016), las dos zonas (Adur y Garona) y los dos sexos (Machos y Hembras). También se muestran las H-E promedio y las desviaciones estándar correspondientes a cada año (H-Epa ± Sda), así como la H-E y la desviación estándar global de todas las anchoas analizadas (H-Epg ± Sdg) utilizadas para obtener los valores de las anchoas modeladas de los dos sexos (Machos y Hembras). a= Intercepción u Ordenada en el origen de la recta de regresión. b= Pendiente de la recta de regresión.

Adur									
		Ecuaciones originales				Resultados ANCOVA		H-E1a ± Sd1a	H-E1 ± Sd1
	Año	n	R <sup>2</sup>	a	b	a	b		
Machos	2008	8	0.985	-0.367	1.060	-0.260	1.023	501.2 ± 263.0	273.1 ± 209.5
	2009	11	0.951	-0.006	0.927	-0.260	1.023	601.1 ± 256.5	
	2016	20	0.913	-0.462	1.111	-0.260	1.023	271.3 ± 196.0	
Hembras	2009	15	0.968	0.012	0.931	0.012	0.931	3518.0 ± 1622.0	1150.8 ± 1044.6
	2016	15	0.972	-0.446	1.093	-0.446	1.093	667.7 ± 428.6	

Garona									
		Ecuaciones originales				Resultados ANCOVA		H-E1a ± Sd1a	H-E1 ± Sd1
	Año	n	R <sup>2</sup>	a	b	a	b		
Machos	2008	29	0.946	-0.229	1.022	-0.210	1.008	302.6 ± 141.1	273.1 ± 209.5
	2009	90	0.974	-0.263	1.028	-0.210	1.008	236.6 ± 181.4	
	2016	31	0.974	-0.113	0.964	-0.210	1.008	177.3 ± 169.3	
Hembras	2008	22	0.990	-0.240	1.035	-0.280	1.024	1230.1 ± 840.6	1150.8 ± 1044.6
	2009	166	0.975	-0.271	1.016	-0.280	1.024	1022.0 ± 816.0	
	2016	35	0.970	-0.302	1.039	-0.280	1.024	834.5 ± 632.3	

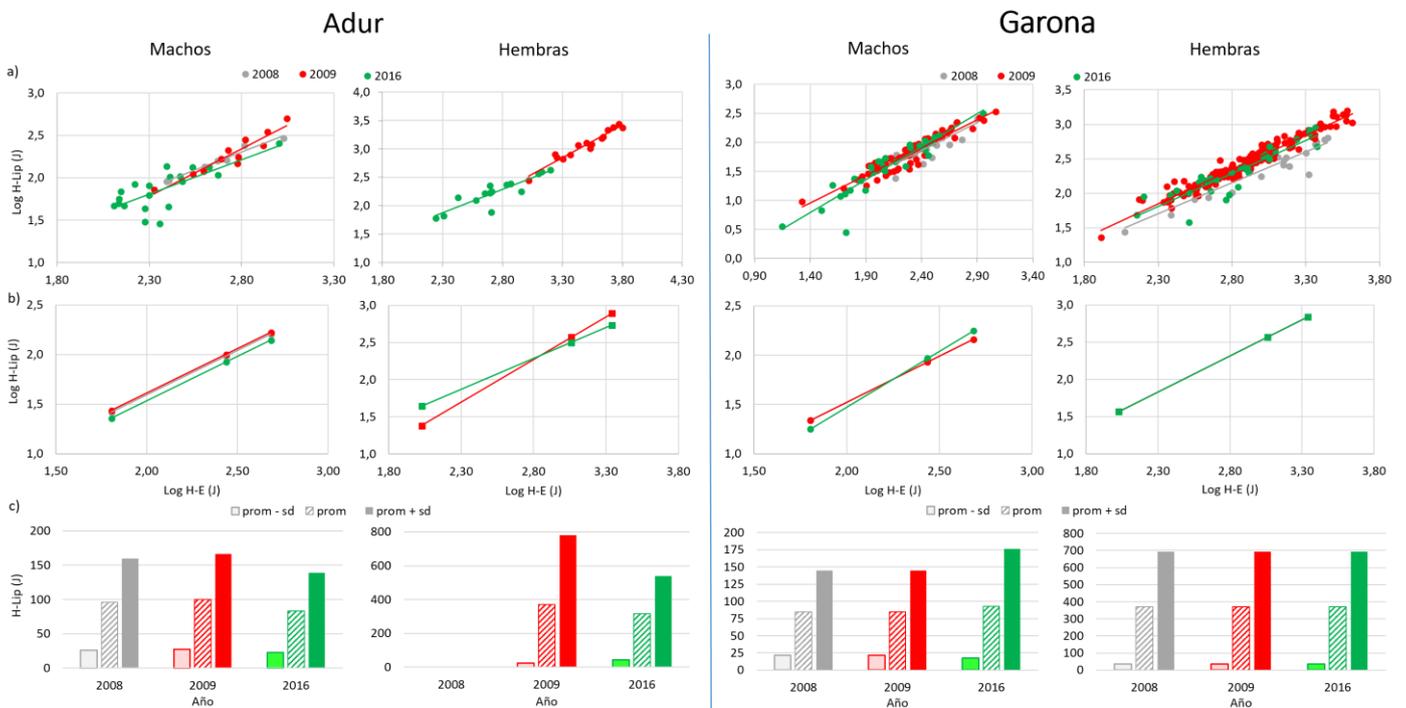


Figura 8: Resultados de las anchoas de edad 1. a) Regresiones doble logarítmicas de los datos experimentales originales de los lípidos hepáticos (H-Lip) frente al contenido energético del hígado (H-E) para los diferentes años estudiados (2008, 2009 y 2016) en las dos zonas de muestreo (Adur y Garona) para los dos sexos (Machos y Hembras); b) Rectas de regresión doble logarítmicas de H-Lip frente a H-E resultantes tras aplicar las ecuaciones obtenidas en

los análisis de la ANCOVA a los H-E promedio y desviaciones estándar de cada año ( $H-E1a \pm Sd1a$ ); c) Histogramas representando los H-Lip tras aplicar las ecuaciones de las ANCOVAs a los puntos de la Figura 7a; d) Histogramas representando los H-Lip de las anchoas modeladas obtenidas tras aplicar para cada año las ecuaciones obtenidas en la ANCOVA a un H-E y a una desviación estándar media global de todas las anchoas analizadas para cada sexo ( $H-E1 \pm Sd1 = 273.1 \pm 209.5$  J para los machos y  $H-E1 \pm Sd1 = 1150.8 \pm 1044.6$  J para las hembras). Las ecuaciones de las regresiones se muestran en la Tabla 7, así como las H-E promedio y las desviaciones estándar correspondientes a cada año ( $H-E1a \pm Sd1a$ ), el H-E y la desviación estándar global ( $H-E1 \pm Sd1$ ) utilizadas para los histogramas de las anchoas modeladas son las mismas que aparecen en la Tabla 6.

Tabla 7: Ecuaciones de los resultados experimentales originales (Ecuaciones originales) y las de las resultantes de las ANCOVAs (Resultados ANCOVA) de la Figura 8 de las regresiones doble logarítmicas del contenido energético lipídico hepático frente al contenido energético del hígado para los diferentes años (2008, 2009 y 2016), las dos zonas (Adur y Garona) y los dos sexos (Machos y Hembras). a= Intercepción u Ordenada en el origen de la recta de regresión. b= Pendiente de la recta de regresión.

<b>Adur</b>							
		<b>Ecuaciones originales</b>				<b>Resultados ANCOVA</b>	
	<b>Año</b>	<b>n</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>a</b>	<b>b</b>	<b>a</b>	<b>b</b>
Machos	2008	8	0.971	-0.072	0.848	-0.198	0.895
	2009	11	0.899	-0.792	1.119	-0.180	0.895
	2016	20	0.544	-0.060	0.812	-0.258	0.895
Hembras	2009	15	0.939	-0.944	1.148	-0.944	1.148
	2015	15	0.797	-0.038	0.829	-0.792	0.829

<b>Garona</b>							
		<b>Ecuaciones originales</b>				<b>Resultados ANCOVA</b>	
	<b>Año</b>	<b>n</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>a</b>	<b>b</b>	<b>a</b>	<b>b</b>
Machos	2008	29	0.721	-0.421	0.951	-0.349	0.935
	2009	90	0.895	-0.383	0.954	-0.349	0.935
	2016	31	0.894	-0.792	1.132	-0.792	1.132
Hembras	2008	22	0.891	-0.358	0.897	-0.397	0.969
	2009	166	0.946	-0.443	0.995	-0.397	0.969
	2016	35	0.811	-0.393	0.958	-0.397	0.969

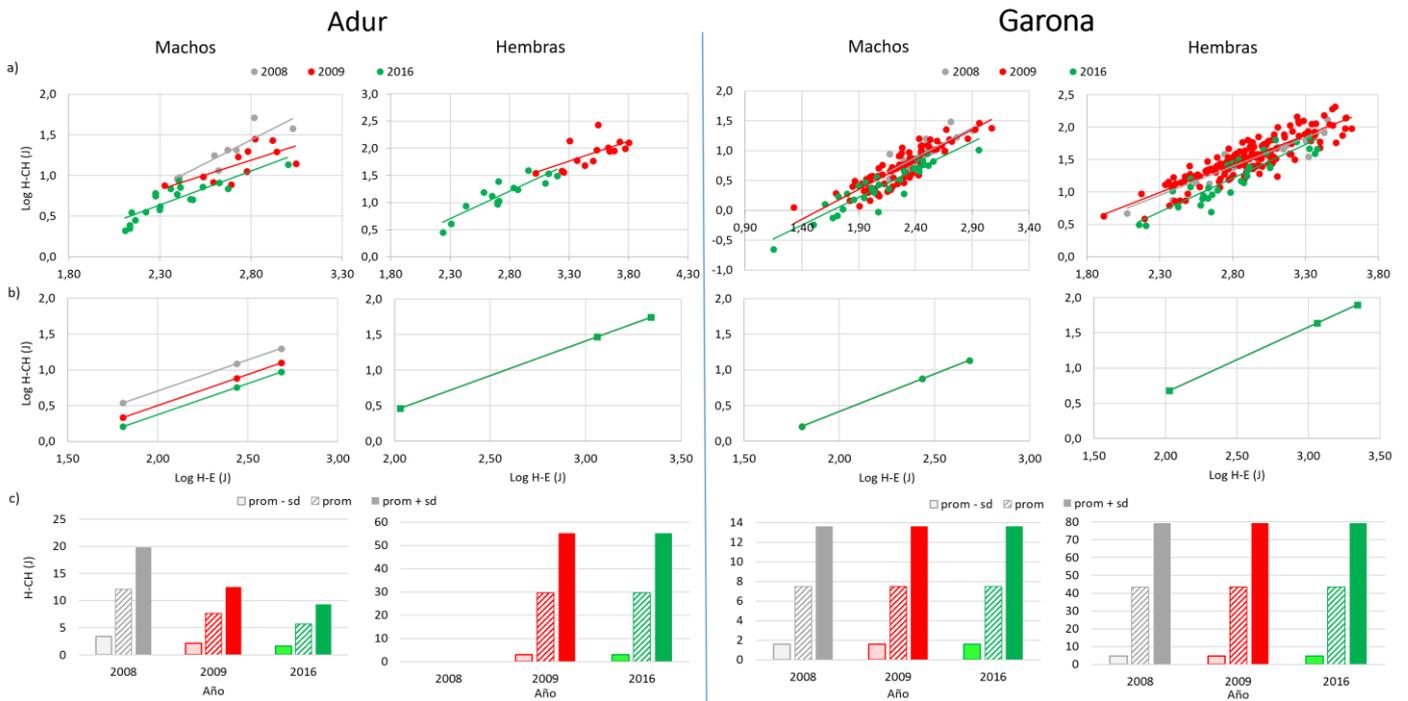


Figura 9: Resultados de las anchoas de edad 1. a) Regresiones doble logarítmicas de los datos experimentales originales de los carbohidratos hepáticos (H-CH) frente al contenido energético del hígado (H-E) para los diferentes años estudiados (2008, 2009 y 2016) en las dos zonas de muestreo (Adur y Garona) para los dos sexos (Machos y Hembras); b) Rectas de regresión doble logarítmicas de H-CH frente a H-E resultantes tras aplicar las ecuaciones obtenidas en los análisis de la ANCOVA a los H-E promedio y desviaciones estándar de cada año ( $H-E1a \pm Sd1a$ ); c) Histogramas representando los H-CH tras aplicar las ecuaciones de las ANCOVAs a los puntos de la Figura 8a; d) Histogramas representando los H-CH de las anchoas modeladas obtenidas tras aplicar para cada año las ecuaciones obtenidas en la ANCOVA a un H-E y a una desviación estándar media global de todas las anchoas analizadas para cada sexo ( $H-E1 \pm Sd1 = 273.1 \pm 209.5 \text{ J}$  para los machos y  $H-E1 \pm Sd1 = 1150.8 \pm 1044.6 \text{ J}$  para las hembras). Las ecuaciones de las regresiones se muestran en la Tabla 8. Asimismo, H-E promedio y las desviaciones estándar correspondientes a cada año ( $H-E1a \pm Sd1a$ ), así como el H-E y la desviación estándar global ( $H-E1 \pm Sd1$ ) utilizadas para los histogramas de las anchoas modeladas son las mismas que aparecen en la Tabla 6.

Tabla 8: Ecuaciones de los resultados experimentales originales (Ecuaciones originales) y las de las resultantes de las ANCOVAs (Resultados ANCOVA) de la Figura 9 de las regresiones doble logarítmicas del contenido energético de los carbohidratos hepáticos frente al contenido energético del hígado para los diferentes años (2008, 2009 y 2016), las dos zonas (Adur y Garona) y los dos sexos (Machos y Hembras). a= Intercepto u Ordenada en el origen de la recta de regresión. b= Pendiente de la recta de regresión.

<b>Adur</b>							
		<b>Ecuaciones originales</b>				<b>Resultados ANCOVA</b>	
	<b>Año</b>	<b>n</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>a</b>	<b>b</b>	<b>a</b>	<b>b</b>
Machos	2008	8	0.781	-1.791	1.154	-1.024	0.865
	2009	11	0.474	-0.832	0.721	-1.225	0.865
	2016	20	0.736	-1.279	0.834	-1.352	0.865
Hembras	2009	15	0.430	-0.665	0.735	-1.509	0.973
	2016	15	0.794	-1.629	1.013	-1.509	0.973

<b>Garona</b>							
		<b>Ecuaciones originales</b>				<b>Resultados ANCOVA</b>	
	<b>Año</b>	<b>n</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>a</b>	<b>b</b>	<b>a</b>	<b>b</b>
Machos	2008	29	0.724	-1.508	0.998	-1.689	1.052
	2009	90	0.769	-1.556	1.004	-1.689	1.052
	2016	31	0.852	-1.554	0.933	-1.689	1.052
Hembras	2008	22	0.863	-1.081	0.885	-1.199	0.927
	2009	166	0.768	-1.035	0.883	-1.199	0.927
	2016	35	0.777	-1.692	1.043	-1.199	0.927

Tabla 9: Edad 1 Hígado: Porcentajes de la energía total justificados por los diferentes componentes bioquímicos (C-BQ) al principio y al final de un proceso de crecimiento de 2 unidades estándar, para los dos sexos en las dos zonas. Etot= Energía total, obtenida como suma de las energías de los tres C-BQ. Inicial: porcentajes de las energías contenidas en los C-BQ con respecto a la Etot cuando esta es igual a prom - Sd. Final: porcentajes de dichas energías cuando Etot= prom + Sd. Ganancia: porcentajes de la energía total ganada durante el proceso de crecimiento (desde E tot= prom – Sd hasta E tot= prom + Sd) justificada por cada uno de los C-BQ. Δ: Variación del porcentaje justificado por el componente bioquímico en cuestión al inicio y al final del período de crecimiento. Las celdas en gris representan las variaciones negativas.

Año	C-BQ	Adur						Garona													
		Machos			Hembras			Machos			Hembras										
		Inicial	Final	Δ																	
2008	Composición (%)	Prot	56.58	62.98	6.39																
		Lip	38.36	32.94	- 5.42																
		CH	5.06	4.08	- 0.97																
	Ganancia (%)	Prot	64.02						66.86			64.42									
		Lip	32.05						30.19			31.96									
		CH	3.93						2.95			3.62									
2009	Composición (%)	Prot	56.73	63.05	6.32	74.56	61.58	-13.18	63.45	66.40	2.95	59.97	64.21	4.24							
		Lip	40.08	34.37	- 5.71	22.71	36.07	13.36	34.02	30.71	- 3.31	35.44	32.12	- 3.32							
		CH	3.19	2.57	- 0.62	2.73	2.55	- 0.18	2.53	2.89	0.56	4.60	3.67	- 0.93							
	Ganancia (%)	Prot	64.08			60.70			66.86			64.42									
		Lip	33.44			36.76			30.19			31.96									
		CH	2.47			2.55			2.95			3.62									
2016	Composición (%)	Prot	61.26	67.29	6.03	55.68	72.99	17.32	67.66	62.23	- 5.43	59.97	64.21	4.24							
		Lip	36.17	30.65	- 5.51	41.57	24.50	-17.07	29.65	35.06	5.41	35.44	32.12	- 3.32							
		CH	2.57	2.05	- 0.52	2.75	2.51	-0.24	2.70	2.71	0.02	4.60	3.67	- 0.93							
	Ganancia (%)	Prot	68.26			73.86			61.50			64.42									
		Lip	29.77			23.64			35.79			31.96									
		CH	1.97			2.50			2.71			3.62									

#### 4.3.1.1.C. Variabilidad interanual de G-Prot, G-Lip y G-CH frente a G-E.

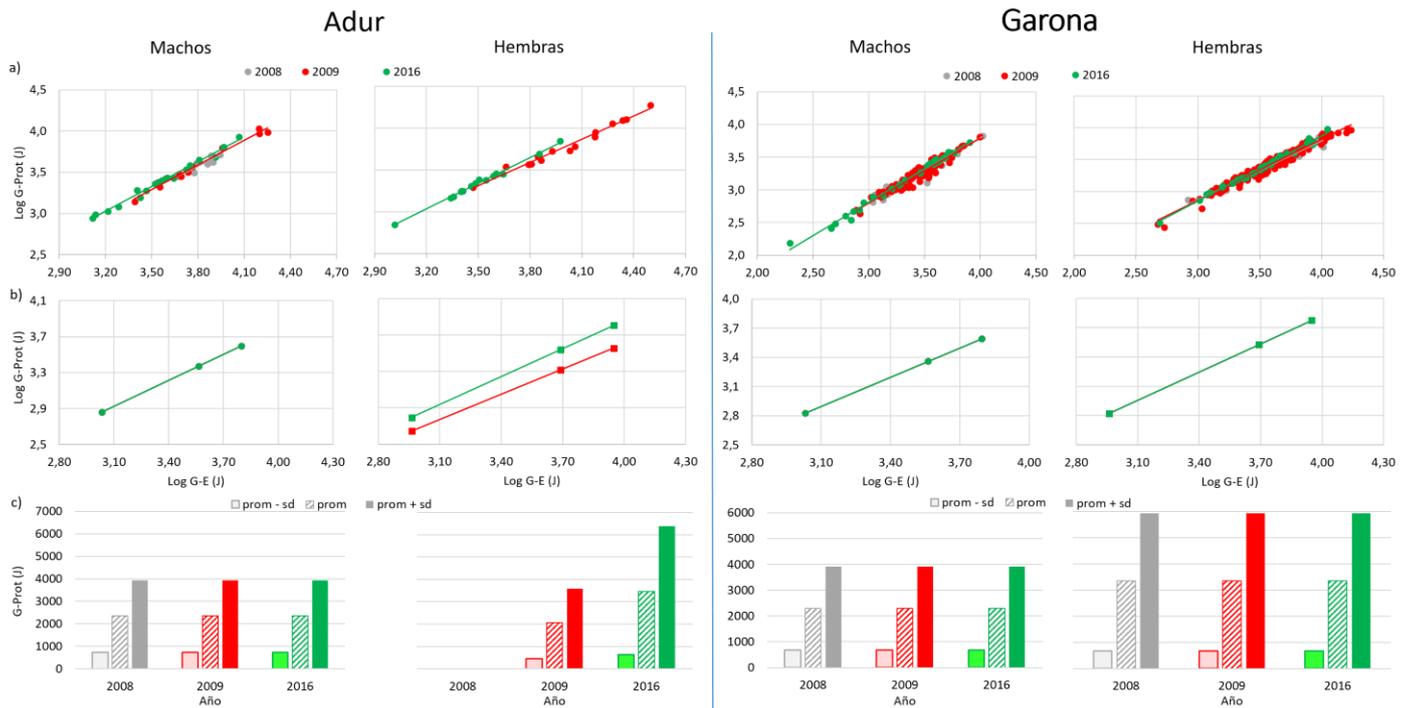


Figura 10: Resultados de las anchoas de edad 1. a) Regresiones doble logarítmicas de los datos experimentales originales de las proteínas del genital (G-Prot) frente al contenido energético del genital (G-E) para los diferentes años estudiados (2008, 2009 y 2016) en las dos zonas de muestreo (Adur y Garona) para los dos sexos (Machos y Hembras); b) Rectas de regresión doble logarítmicas de G-Prot frente a G-E resultantes tras aplicar las ecuaciones obtenidas en el análisis de la ANCOVA a los G-E promedio y desviaciones estándar de cada año ( $G-E1a \pm Sd1a$ ); c) Histogramas representando las G-Prot tras aplicar las ecuaciones de las ANCOVAs a los puntos de la Figura 9a; d) Histogramas representando las G-Prot de las anchoas modeladas obtenidas tras aplicar para cada año las ecuaciones obtenidas en la ANCOVA a un G-E y a una desviación estándar media global de todas las anchoas analizadas para cada sexo ( $G-E1 \pm Sd1 = 3650.3 \pm 2578.6$  J para los machos y  $G-E1 \pm Sd1 = 4904.3 \pm 3991.0$  J para las hembras). Las ecuaciones de las regresiones se muestran en la Tabla 10, así como las G-E promedio y sus desviaciones estándar correspondientes a cada año ( $G-E1a \pm Sd1a$ ), al igual que el G-E y la desviación estándar global ( $G-E1 \pm Sd1$ ) utilizadas para los histogramas de las anchoas modeladas son las mismas que aparecen en la Tabla 10.

Tabla 10: Ecuaciones de los resultados experimentales originales (Ecuaciones originales) y las de las resultantes de las ANCOVAs (Resultados ANCOVA) de la Figura 10 de las regresiones doble logarítmicas del contenido energético proteico del genital frente al contenido energético del genital (G-E) para los diferentes años (2008, 2009 y 2016), las dos zonas (Adur y Garona) y los dos sexos (Machos y Hembras). También se muestran las G-E promedio y las desviaciones estándar correspondientes a cada año (G-Epa ± Sda), así como la G-E y la desviación estándar global de todas las anchoas analizadas (G-Epg ± Sdg) utilizadas para obtener los valores de las anchoas modeladas de los dos sexos (Machos y Hembras). a= Intercepto u Ordenada en el origen de la recta de regresión. b= Pendiente de la recta de regresión.

Adur									
	Año	Ecuaciones originales				Resultados ANCOVA		G-E1a ± Sd1a	G-E1g ± Sd1g
		n	R <sup>2</sup>	a	b	a	b		
Machos	2008	8	0.803	0.089	0.918	-0.060	0.963	6738.7 ± 1338.5	3650.3 ± 2578.6
	2009	11	0.984	-0.214	1.001	-0.060	0.963	8025.6 ± 5634.5	
	2016	20	0.989	-0.198	1.007	-0.060	0.963	4320.3 ± 2711.8	
Hembras	2009	15	0.979	0.087	0.922	-0.087	0.922	12645.5 ± 8042.4	4904.3 ± 3991.0
	2016	15	0.995	-0.234	1.024	-0.239	1.024	3638.7 ± 2105.5	

Garona									
	Año	Ecuaciones originales				Resultados ANCOVA		G-E1a ± Sd1a	G-E1gh ± Sd1gh
		n	R <sup>2</sup>	a	b	a	b		
Machos	2008	29	0.930	-0.134	0.982	-0.210	1.002	3607.4 ± 1978.5	3650.3 ± 2578.6
	2009	90	0.919	-0.191	0.995	-0.210	1.002	2975.2 ± 1505.4	
	2016	31	0.992	-0.269	1.026	-0.210	1.002	2868.5 ± 1942.0	
Hembras	2008	22	0.969	0.111	0.920	-0.029	0.963	5369.3 ± 3088.0	4904.3 ± 3991.0
	2009	166	0.965	-0.028	0.962	-0.029	0.963	4460.8 ± 3143.6	
	2016	35	0.990	-0.219	1.022	-0.029	0.963	3847.5 ± 2506.8	

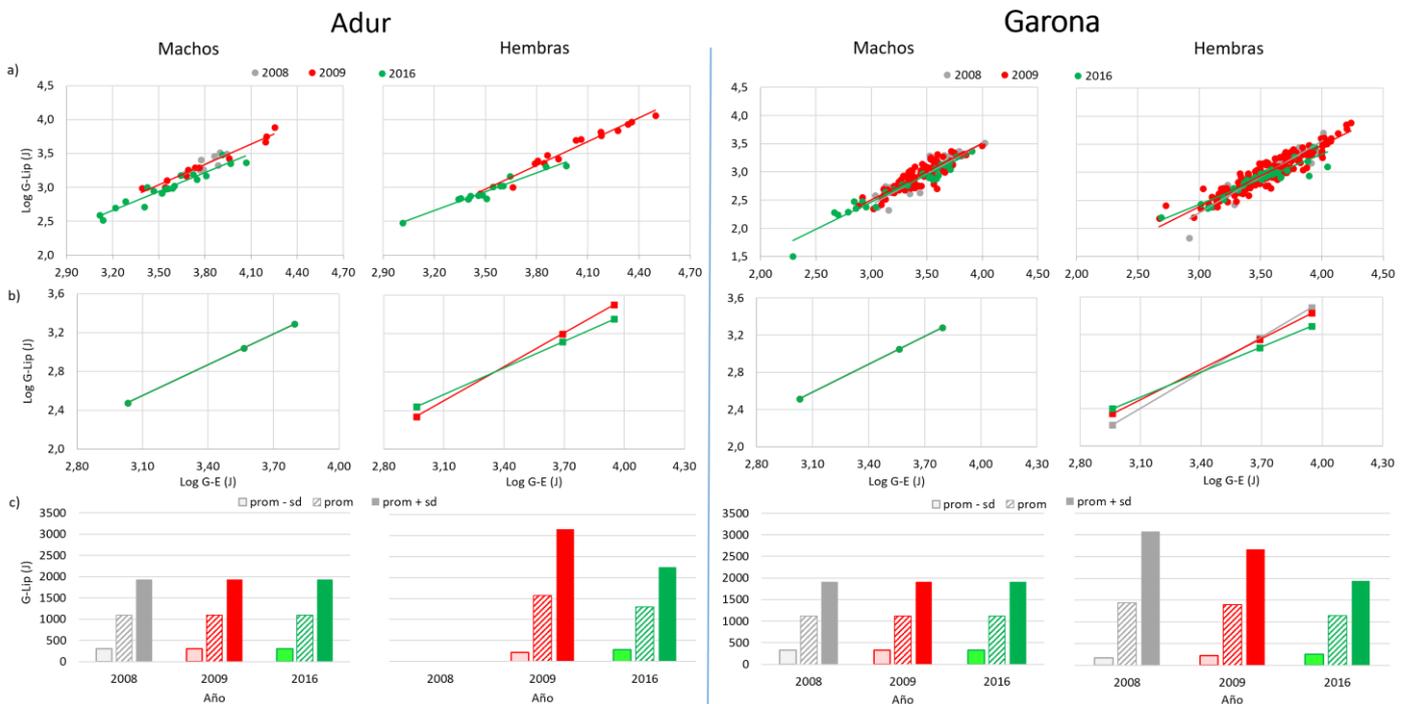


Figura 11: Resultados de las anchoas de edad 1. a) Regresiones doble logarítmicas de los datos experimentales originales de los lípidos del genital (G-Lip) frente al contenido energético del genital (G-E) para los diferentes años

estudiados (2008, 2009 y 2016) en las dos zonas de muestreo (Adur y Garona) para los dos sexos (Machos y Hembras); b) Rectas de regresión doble logarítmicas de G-Lip frente a H-E resultantes tras aplicar las ecuaciones obtenidas en los análisis de la ANCOVA a los G-E promedio y desviaciones estándar de cada año ( $G-E1a \pm Sd1a$ ); c) Histogramas representando los G-Lip tras aplicar las ecuaciones de las ANCOVAs a los puntos de la Figura 10a; d) Histogramas representando los G-Lip de las anchoas modeladas obtenidas tras aplicar para cada año las ecuaciones obtenidas en la ANCOVA a un G-E y a una desviación estándar media global de todas las anchoas analizadas para cada sexo ( $G-E1gm \pm Sd1gm = 3650.3 \pm 2578.6 J$  para los machos y  $G-E1 \pm Sd1 = 4904.3 \pm 3991.0 J$  para las hembras). Las ecuaciones de las regresiones muestran en la Tabla 11. Asimismo, las G-E promedio y las desviaciones estándar correspondientes a cada año ( $G-E1a \pm Sd1a$ ), así como el G-E y la desviación estándar global ( $G-E1 \pm Sd1$ ) utilizadas para los histogramas de las anchoas modeladas son las mismas que aparecen en la Tabla 10.

Tabla 11: Ecuaciones de los resultados experimentales originales (Ecuaciones originales) y las de las resultantes de las ANCOVAs (Resultados ANCOVA) de la Figura 11 de las regresiones doble logarítmicas del contenido energético lipídico del genital frente al contenido energético del genital para los diferentes años (2008, 2009 y 2016), las dos zonas (Adur y Garona) y los dos sexos (Machos y Hembras). a= Intercepción u Ordenada en el origen de la recta de regresión. b= Pendiente de la recta de regresión.

<b>Adur</b>							
		<b>Ecuaciones originales</b>				<b>Resultados ANCOVA</b>	
	<b>Año</b>	<b>n</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>a</b>	<b>b</b>	<b>a</b>	<b>b</b>
Machos	2008	8	0.677	-0.860	1.106	-0.736	1.060
	2009	11	0.967	-0.492	1.007	-0.736	1.060
	2016	20	0.914	-0.301	0.926	-0.736	1.060
Hembras	2009	15	0.959	-1.145	1.176	-1.145	1.176
	2016	15	0.950	-0.290	0.922	-0.290	0.922

<b>Garona</b>							
		<b>Ecuaciones originales</b>				<b>Resultados ANCOVA</b>	
	<b>Año</b>	<b>n</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>a</b>	<b>b</b>	<b>a</b>	<b>b</b>
Machos	2008	29	0.794	-0.845	1.087	-0.527	1.004
	2009	90	0.767	-0.503	1.003	-0.527	1.004
	2016	31	0.946	-0.435	0.967	-0.527	1.004
Hembras	2008	22	0.886	-1.554	1.277	-1.554	1.277
	2009	166	0.871	-0.886	1.092	-0.886	1.092
	2016	35	0.855	-0.258	0.898	-0.258	0.898

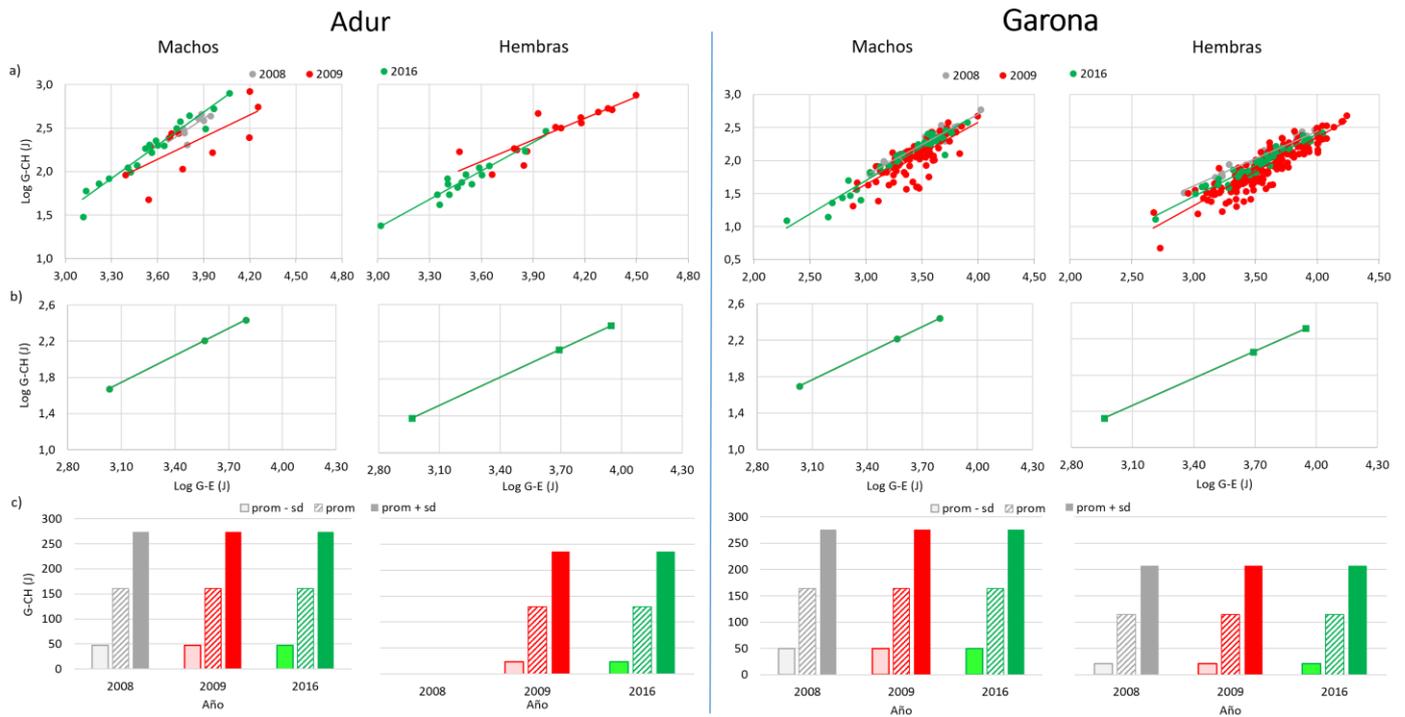


Figura 12: Resultados de las anchoas de edad 1. a) Regresiones doble logarítmicas de los datos experimentales originales de los carbohidratos del genital (G-CH) frente al contenido energético del genital (G-E) para los diferentes años estudiados (2008, 2009 y 2016) en las dos zonas de muestreo (Adur y Garona) para los dos sexos (Machos y Hembras); b) Rectas de regresión doble logarítmicas de G-CH frente a H-E resultantes tras aplicar las ecuaciones obtenidas en los análisis de la ANCOVA a los G-E promedio y desviaciones estándar de cada año ( $G-E1a \pm Sd1a$ ); c) Histogramas representando los G-CH tras aplicar las ecuaciones de las ANCOVAs a los puntos de la Figura 11a; d) Histogramas representando los G-CH de las anchoas modeladas obtenidas tras aplicar para cada año las ecuaciones obtenidas en la ANCOVA a un G-E y a una desviación estándar media global de todas las anchoas analizadas para cada sexo ( $G-E1 \pm Sd1 = 3650.3 \pm 2578.6$  J para los machos y  $G-E1 \pm Sd1 = 4904.3 \pm 3991.0$  J para las hembras). Las ecuaciones de las regresiones se muestran en la Tabla 12. Asimismo, las G-E promedio y las desviaciones estándar correspondientes a cada año ( $G-E1a \pm Sd1a$ ), así como el G-E y la desviación estándar global ( $G-E1 \pm Sd1$ ) utilizadas para los histogramas de las anchoas modeladas son las mismas que aparecen en la Tabla 10.

Tabla 12: Ecuaciones de los resultados experimentales originales (Ecuaciones originales) y las de las resultantes de las ANCOVAs (Resultados ANCOVA) de la Figura 12 de las regresiones doble logarítmicas del contenido energético de los carbohidratos del genital frente al contenido energético del genital para los diferentes años (2008, 2009 y 2016), las dos zonas (Adur y Garona) y los dos sexos (Machos y Hembras). a= Intercepción u Ordenada en el origen de la recta de regresión. b= Pendiente de la recta de regresión.

<b>Adur</b>							
		<b>Ecuaciones originales</b>				<b>Resultados ANCOVA</b>	
	<b>Año</b>	<b>n</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>a</b>	<b>b</b>	<b>a</b>	<b>b</b>
Machos	2008	8	0.648	-1.976	1.176	-1.354	0.999
	2009	11	0.526	-0.923	0.856	-1.354	0.999
	2016	20	0.936	-2.293	1.276	-1.354	0.999
Hembras	2009	15	0.756	-0.853	0.825	-1.620	1.011
	2016	15	0.929	1.095	-1.934	-1.620	1.011

<b>Garona</b>							
		<b>Ecuaciones originales</b>				<b>Resultados ANCOVA</b>	
	<b>Año</b>	<b>n</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>a</b>	<b>b</b>	<b>a</b>	<b>b</b>
Machos	2008	29	0.908	-0.973	0.918	-1.255	0.974
	2009	90	0.566	-1.172	0.938	-1.255	0.974
	2016	31	0.933	-1.350	1.016	-1.255	0.974
Hembras	2008	22	0.942	-0.849	0.822	-1.637	1.001
	2009	166	0.805	-1.779	1.032	-1.637	1.001
	2016	35	0.946	-1.377	0.944	-1.637	1.001

Tabla 13: Edad 1 Genital: Porcentajes de la energía total justificados por los diferentes componentes bioquímicos (C-BQ) al principio y al final de un proceso de crecimiento de 2 unidades estándar, para los dos sexos en las dos zonas. Etot= Energía total, obtenida como suma de las energías de los tres C-BQ. Inicial: porcentajes de las energías contenidas en los C-BQ con respecto a la Etot cuando esta es igual a prom - Sd. Final: porcentajes de dichas energías cuando Etot= prom + Sd. Ganancia: porcentajes de la energía total ganada durante el proceso de crecimiento (desde E tot= prom – Sd hasta E tot= prom + Sd) justificada por cada uno de los C-BQ. Δ: Variación del porcentaje justificado por el componente bioquímico en cuestión al inicio y al final del período de crecimiento. Las celdas en gris representan las variaciones negativas.

Año	C-BQ	Adur						Garona										
		Machos			Hembras			Machos			Hembras							
		Inicial	Final	Δ														
2008	Composición (%)	Prot	67.56	64.03	- 3.53													
		Lip	28.03	31.51	3.48													
		CH	4.41	4.46	0.04													
	Ganancia (%)	Prot	63.29															
		Lip	32.24															
		CH	4.47															
2009	Composición (%)	Prot	67.56	64.03	- 3.53	64.60	51.36	-13.24	63.98	64.06	0.08	73.16	67.38	- 5.78				
		Lip	28.03	31.51	3.48	31.93	45.26	13.33	31.27	31.42	0.15	24.50	30.27	5.77				
		CH	4.41	4.46	0.04	3.47	3.38	- 0.09	4.74	4.52	- 0.22	2.35	2.35	0.01				
	Ganancia (%)	Prot	63.29			49.93			64.08			66.72						
		Lip	32.24			46.70			31.45			30.93						
		CH	4.47			3.37			4.48			2.85						
2016	Composición (%)	Prot	67.56	64.03	- 3.53	67.49	72.01	4.52	63.98	64.06	0.08	70.88	73.44	2.56				
		Lip	28.03	31.51	3.48	29.94	25.33	- 4.61	31.27	31.42	0.15	26.86	24.00	- 2.86				
		CH	4.41	4.46	0.04	2.57	2.66	0.09	4.74	4.52	- 0.22	2.26	2.56	0.29				
	Ganancia (%)	Prot	63.29			72.53			64.08			73.78						
		Lip	32.24			24.79			31.45			23.63						
		CH	4.47			2.67			4.48			2.60						



## ANEXO 4.2: Edad 2+

### 4.2.1. Adur

El Peso Vivo (PV) (mg).

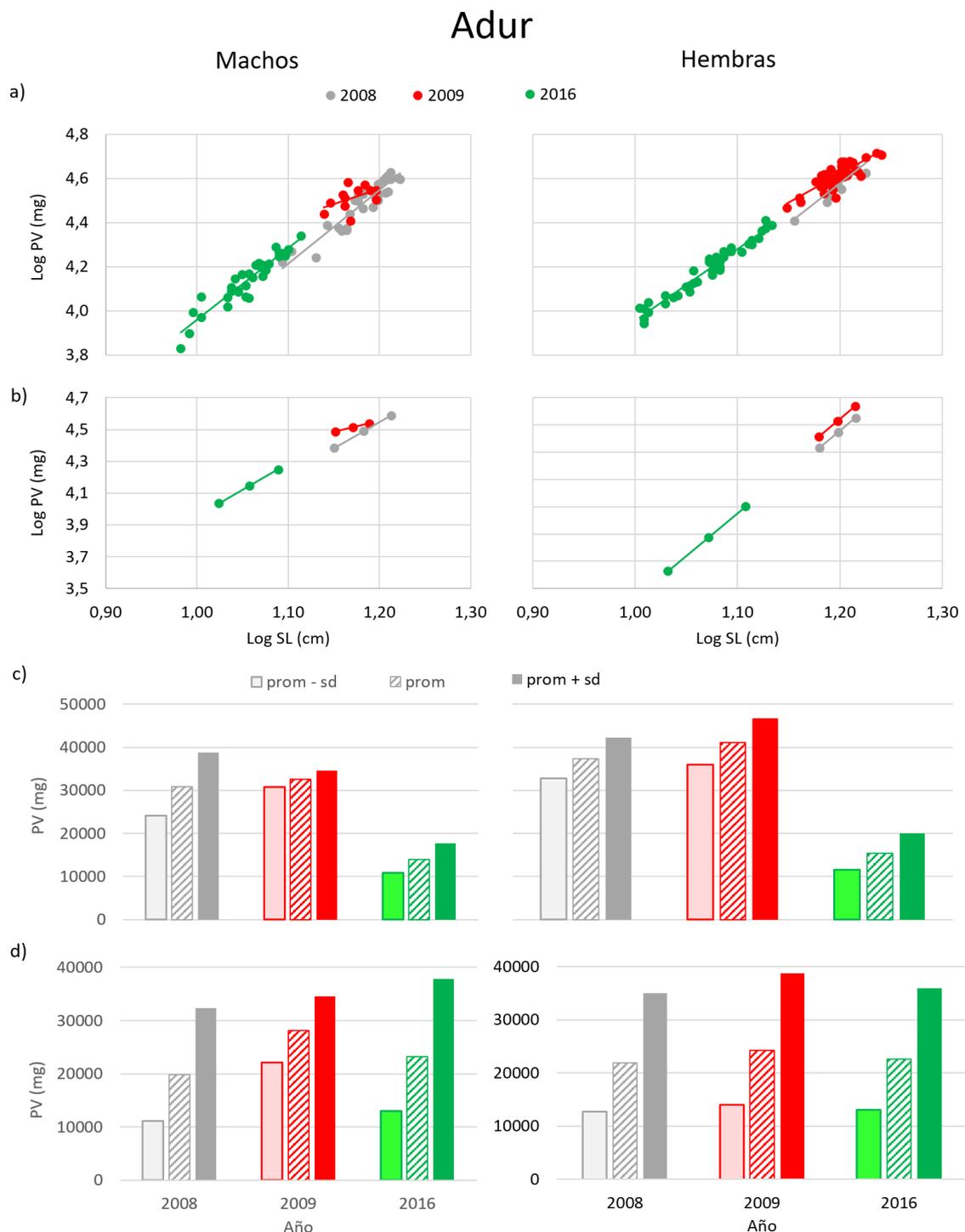


Figura 1: Resultados de las anchoas de edad 2+. a) Regresiones doble logarítmicas de los datos experimentales originales de los pesos vivos (PV) frente a la longitud estándar (SL) para los diferentes años estudiados (2008, 2009 y 2016) en la zona de Adur para los dos sexos (Machos y Hembras); b) Rectas de regresión doble logarítmicas de PV frente a SL resultantes tras aplicar

las ecuaciones obtenidas en los análisis de la ANCOVA a las SL promedio y desviaciones estándar de cada año ( $SL2a \pm Sd2a$ ); c) Histogramas representando los PV tras aplicar las ecuaciones de las ANCOVAs a los puntos de la Figura 1a; d) Histogramas representando los PV de las anchoas modeladas obtenidas tras aplicar para cada año las ecuaciones obtenidas en la ANCOVA a una SL y a una desviación estándar media global de todas las anchoas analizadas ( $SL2 = 13.314 \pm 2.137$ ). Las ecuaciones de las regresiones se muestran en la Tabla 1.

Tabla 1: Ecuaciones de los resultados experimentales originales (Ecuaciones originales) y las de las resultantes de las ANCOVAs (Resultados ANCOVA) de la Figura 1 de las regresiones doble logarítmicas del peso vivo frente a la longitud estándar (SL) para los diferentes años (2008, 2009 y 2016) de Adur en los dos sexos (Machos y Hembras). También se muestran las SL promedio y las desviaciones estándar correspondientes a cada año ( $SL2a \pm Sd2a$ ), así como la SL y la desviación estándar global de todas las anchoas analizadas ( $SL2 \pm Sd2$ ) utilizadas para obtener los valores de las anchoas modeladas de los dos sexos (Machos y Hembras). a= Intercepto u Ordenada en el origen de la recta de regresión. b= Pendiente de la recta de regresión. n= número de anchoas utilizadas para las regresiones.

Adur									
	Año	Ecuaciones originales				Resultados ANCOVA		$SL2a \pm Sd2a$	$SL2 \pm Sd2$
		n	R <sup>2</sup>	a	b	a	b		
Machos	2008	30	0.883	0.560	3.323	0.597	3.291	$15.237 \pm 1.090$	$13.314 \pm 2.137$
	2009	12	0.239	2.892	1.385	2.892	1.385	$14.820 \pm 0.631$	
	2016	34	0.892	0.693	3.265	0.665	3.291	$11.421 \pm 0.853$	
Hembras	2008	11	0.793	0.163	3.680	0.821	3.131	$15.782 \pm 0.638$	
	2009	44	0.687	1.492	2.608	0.865	3.131	$15.756 \pm 0.651$	
	2016	38	0.955	0.723	3.234	0.833	3.131	$11.789 \pm 1.027$	

El **Contenido Energético Total** (CET) (KJ).

Adur

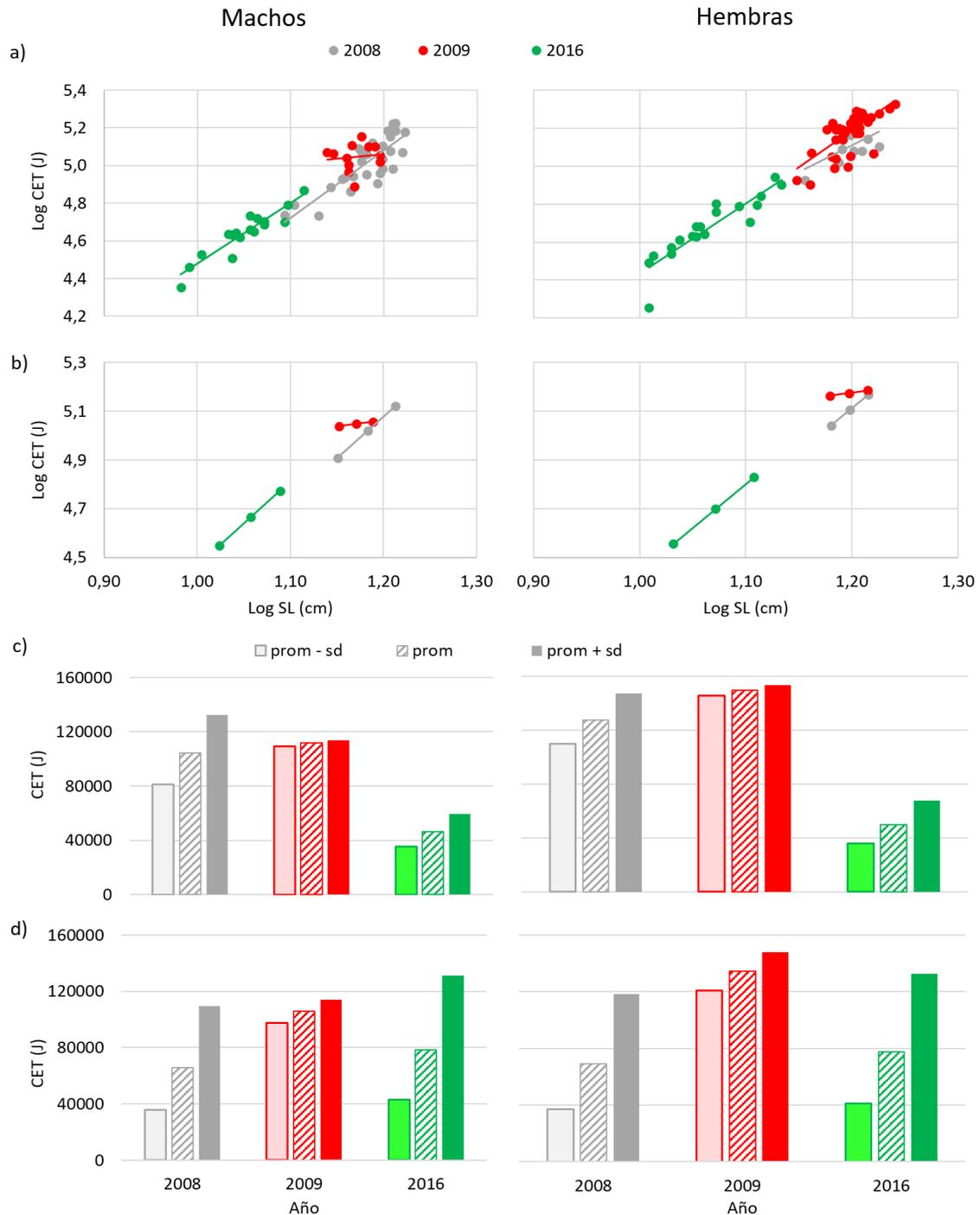


Figura 2: Resultados de las anchoas de edad 2+. a) Regresiones doble logarítmicas de los datos experimentales originales de los contenidos energéticos totales (CET) frente a la longitud estándar (SL) para los diferentes años estudiados (2008, 2009 y 2016) en la zona de Adur para los dos sexos (Machos y Hembras); b) Rectas de regresión doble logarítmicas de CET frente a SL resultantes tras aplicar las ecuaciones obtenidas en los análisis de la ANCOVA a las SL promedio y desviaciones estándar de cada año ( $SL_{2a} \pm Sd_{2a}$ ); c) Histogramas representando los CET tras aplicar las ecuaciones de las ANCOVAs a los puntos de la Figura 2a; d) Histogramas

representando los CET de las anchoas modeladas obtenidas tras aplicar para cada año las ecuaciones obtenidas en la ANCOVA a una SL y a una desviación estándar media global de todas las anchoas analizadas de edad 1 ( $SL_2 = 13.314 \pm 2.137$ ). Las ecuaciones de las regresiones se muestran en la Tabla 2. Asimismo, las SL promedio y las desviaciones estándar correspondientes a cada año ( $SL_{2a} \pm Sd_{2a}$ ), así como la SL y la desviación estándar global ( $SL_2 \pm Sd_2$ ) utilizada para los histogramas de las anchoas modeladas son las mismas que aparecen en la Tabla 1.

Tabla 2: Ecuaciones de los resultados experimentales originales (Ecuaciones originales) y las de las resultantes de las ANCOVAs (Resultados ANCOVA) de la Figura 2 de las regresiones doble logarítmicas del contenido energético total frente a la longitud estándar para los diferentes años (2008, 2009 y 2016) de Adur en los dos sexos (Machos y Hembras). a= Intercepto u Ordenada en el origen de la recta de regresión. b= Pendiente de la recta de regresión. n= número de anchoas utilizadas para las regresiones.

Adur							
		Ecuaciones originales				Resultados ANCOVA	
	Año	n	R <sup>2</sup>	a	b	a	b
Machos	2008	30	0.692	0.777	3.586	0.949	3.441
	2009	12	0.016	4.481	0.484	4.481	0.484
	2016	17	0.865	1.254	3.224	1.026	3.441
Hembras	2008	11	0.396	1.748	2.802	0.788	3.604
	2009	44	0.486	0.568	3.852	4.425	0.626
	2016	19	0.818	0.741	3.694	0.837	3.604

El contenido energético del **músculo** (M-E) (J).

## Adur

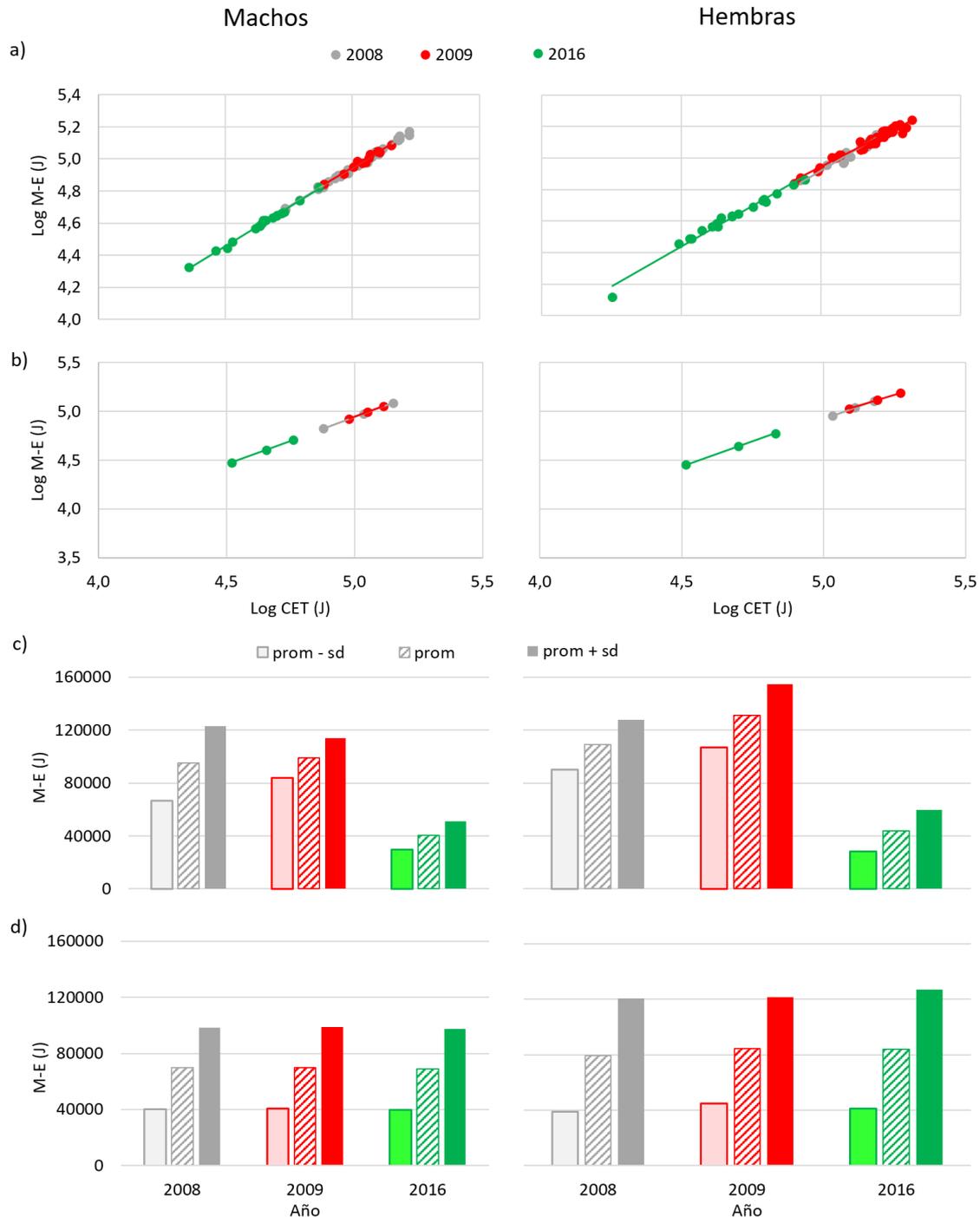


Figura 3: Resultados de las anchoas de edad 2+. a) Regresiones doble logarítmicas de los datos experimentales originales del contenido energético del músculo (M-E) frente al contenido energético total (CET) para los diferentes años estudiados (2008, 2009 y 2016) en la zona de Adur para los dos sexos (Machos y Hembras); b) Rectas de regresión doble logarítmicas de M-E frente a CET resultantes tras aplicar las ecuaciones obtenidas en los análisis de la ANCOVA a los CET promedio y desviaciones estándar de cada año ( $CET_{2a} \pm Sd_{2a}$ ); c) Histogramas representando los M-E tras aplicar las ecuaciones de las ANCOVAs a los puntos de la Figura 3a;

d) Histogramas representando los M-E de las anchoas modeladas obtenidas tras aplicar para cada año las ecuaciones obtenidas en la ANCOVA a un CET y a una desviación estándar media global de todas las anchoas analizadas en cada sexo (CET2gm = 37.755 ± 23.477 KJ en los machos y CET2gh = 43.705 ± 29.387 KJ para las hembras). Las ecuaciones de las regresiones se muestran en la Tabla 3.

Tabla 3: Ecuaciones de los resultados experimentales originales (Ecuaciones originales) y las de las resultantes de las ANCOVAs (Resultados ANCOVA) de la Figura 3 de las regresiones doble logarítmicas del contenido energético muscular frente al contenido energético total (CET) (KJ) para los diferentes años (2008, 2009 y 2016) de Adur en los dos sexos (Machos y Hembras). También se muestran los CET promedio y las desviaciones estándar correspondientes a cada año (CET2a ± Sd2a), así como el CET y la desviación estándar global de todas las anchoas analizadas para cada sexo (CET2gm/h ± Sd2gm/h) utilizadas para obtener los valores de las anchoas modeladas de los dos sexos (Machos y Hembras). a= Intercepto u Ordenada en el origen de la recta de regresión. b= Pendiente de la recta de regresión. n= número de anchoas utilizadas para las regresiones.

Adur									
	Año	Ecuaciones originales				Resultados ANCOVA		CET2a ± Sd2a	CET2g ± Sd2g
		n	R <sup>2</sup>	a	b	a	b		
Machos	2008	30	0.994	0.101	0.969	0.118	0.965	108.58 ± 33.196	78.748 ± 34.032
	2009	12	0.975	0.284	0.933	0.120	0.965	112.74 ± 17.494	
	2016	17	0.993	0.115	0.965	0.113	0.965	45.374 ± 12.239	
Hembras	2008	11	0.939	-0.321	1.048	-0.160	1.017	129.10 ± 21.584	94.651 ± 47.717
	2009	44	0.965	0.447	0.900	0.447	0.900	154.52 ± 31.491	
	2016	19	0.978	0.118	1.012	-0.137	1.017	50.161 ± 17.479	

El contenido energético del **hígado** (H-E) (J).

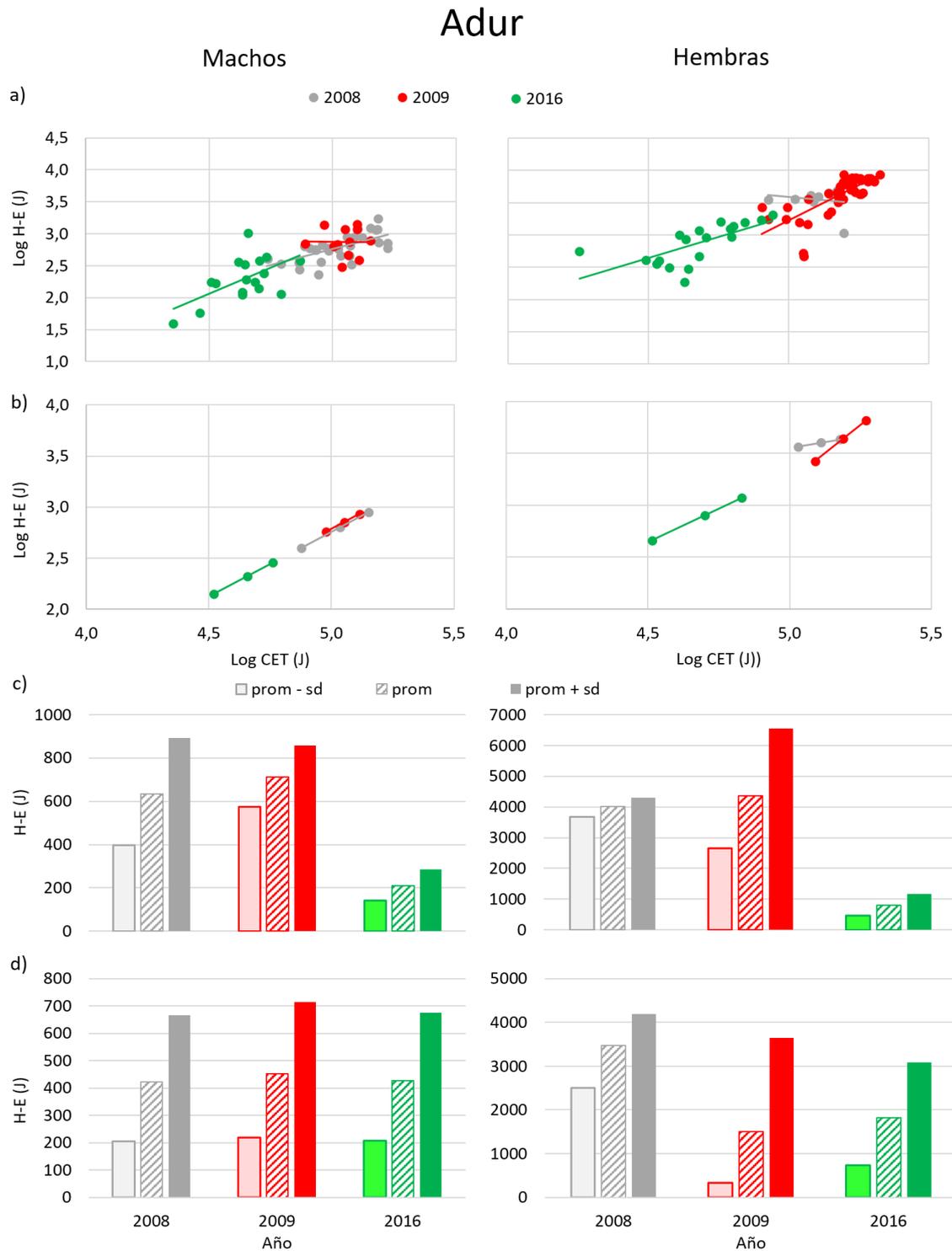


Figura 4: Resultados de las anchoas de edad 2+. a) Regresiones doble logarítmicas de los datos experimentales originales del contenido energético del hígado (H-E) frente al contenido energético total (CET) para los diferentes años estudiados (2008, 2009 y 2016) en la zona de Adur para los dos sexos (Machos y Hembras); b) Rectas de regresión doble logarítmicas de H-E frente a CET resultantes tras aplicar las ecuaciones obtenidas en los análisis de la ANCOVA a los CET promedio y desviaciones estándar de cada año ( $CET_{2a} \pm Sd_{2a}$ ); c) Histogramas representando los H-E tras aplicar las ecuaciones de las ANCOVAs a los puntos de la Figura 4a;

d) Histogramas representando los M-E de las anchoas modeladas obtenidas tras aplicar para cada año las ecuaciones obtenidas en la ANCOVA a un CET y a una desviación estándar media global de todas las anchoas analizadas en cada sexo (CET2gm = 37.755 ± 23.477 KJ en los machos y CET2gh = 43.705 ± 29.387 KJ para las hembras). Las ecuaciones de las regresiones se muestran en la Tabla 3.

Tabla 4: Ecuaciones de los resultados experimentales originales (Ecuaciones originales) y las de las resultantes de las ANCOVAs (Resultados ANCOVA) de la Figura 4 de las regresiones doble logarítmicas del contenido energético del hígado frente al contenido energético total para los diferentes años (2008, 2009 y 2016) de Adur en los dos sexos (Machos y Hembras). a= Intercepto u Ordenada en el origen de la recta de regresión. b= Pendiente de la recta de regresión. n= número de anchoas utilizadas para las regresiones.

Adur							
		Ecuaciones originales				Resultados ANCOVA	
	Año	n	R <sup>2</sup>	a	b	a	b
Machos	2008	30	0.448	-2.268	1.006	-3.628	1.277
	2009	12	0.0002	3.093	-0.044	-3.598	1.277
	2016	17	0.341	-5.204	1.615	-3.622	1.277
Hembras	2008	11	0.036	5.725	-0.427	5.725	-0.427
	2009	44	0.552	-7.677	2.181	-7.677	2.181
	2016	19	0.465	-3.179	1.294	-3.179	1.294

El contenido energético del genital (G-E) (J).

## Adur

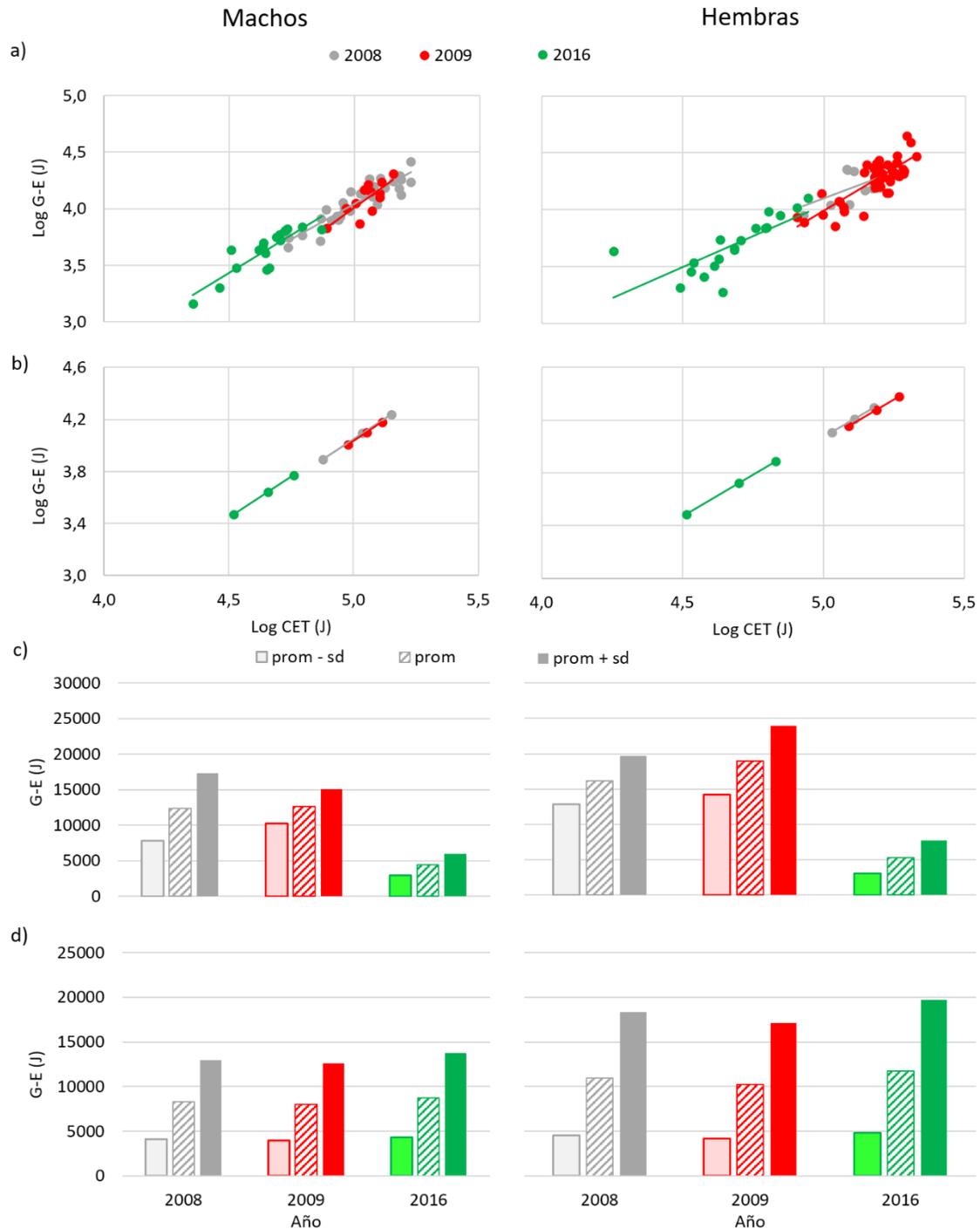


Figura 5: Resultados de las anchoas de edad 2+. a) Regresiones doble logarítmicas de los datos experimentales originales del contenido energético del hígado (H-E) frente al contenido energético total (CET) para los diferentes años estudiados (2008, 2009 y 2016) en la zona de Adur para los dos sexos (Machos y Hembras); b) Rectas de regresión doble logarítmicas de H-E frente a CET resultantes tras aplicar las ecuaciones obtenidas en los análisis de la ANCOVA a los CET promedio y desviaciones estándar de cada año ( $CET_{2a} \pm Sd_{2a}$ ); c) Histogramas representando los H-E tras aplicar las ecuaciones de las ANCOVAs a los puntos de la Figura 5a;

d) Histogramas representando los M-E de las anchoas modeladas obtenidas tras aplicar para cada año las ecuaciones obtenidas en la ANCOVA a un CET y a una desviación estándar media global de todas las anchoas analizadas en cada sexo (CET2gm = 37.755 ± 23.477 KJ en los machos y CET2gh = 43.705 ± 29.387 KJ para las hembras). Las ecuaciones de las regresiones se muestran en la Tabla 3.

Tabla 5: Ecuaciones de los resultados experimentales originales (Ecuaciones originales) y las de las resultantes de las ANCOVAs (Resultados ANCOVA) de la Figura 5 de las regresiones doble logarítmicas del contenido energético del hígado frente al contenido energético total para los diferentes años (2008, 2009 y 2016) de Adur en los dos sexos (Machos y Hembras). a= Intercepción u Ordenada en el origen de la recta de regresión. b= Pendiente de la recta de regresión. n= número de anchoas utilizadas para las regresiones.

Adur							
		Ecuaciones originales				Resultados ANCOVA	
	Año	n	R <sup>2</sup>	a	b	a	b
Machos	2008	30	0.831	-2.169	1.243	-2.207	1.251
	2009	12	0.615	-4.024	1.607	-2.220	1.251
	2016	17	0.744	-2.660	1.354	-2.183	1.251
Hembras	2008	11	0.272	-0.619	0.944	-2.246	1.263
	2009	44	0.661	-3.464	1.492	-2.276	1.263
	2016	19	0.555	-1.453	1.100	-2.215	1.263

#### 4.2.2. Garona

El Peso Vivo (PV) (mg).

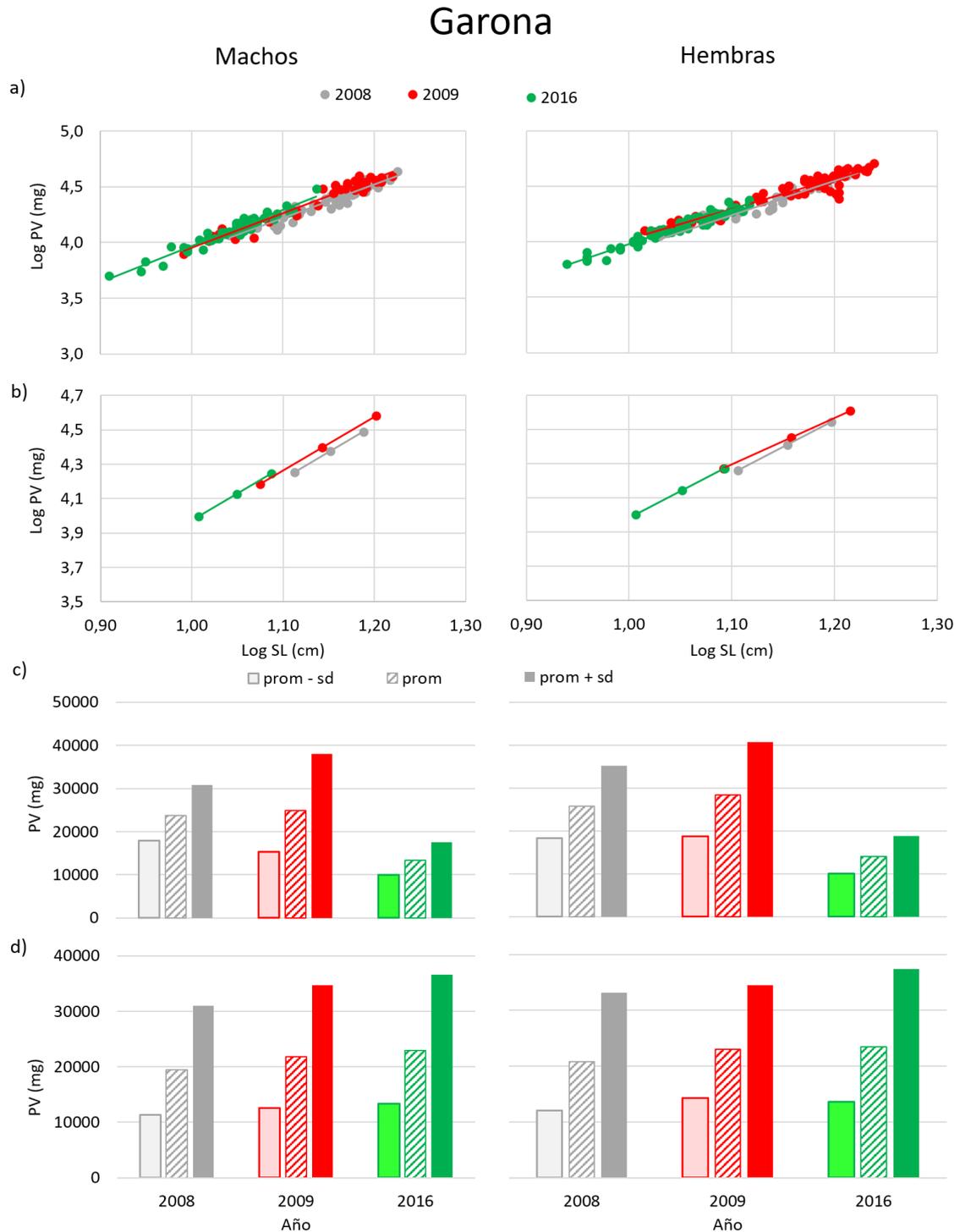


Figura 6: Resultados de las anchoas de edad 2+. a) Regresiones doble logarítmicas de los datos experimentales originales de los pesos vivos (PV) frente a la longitud estándar (SL) para los diferentes años estudiados (2008, 2009 y 2016) en la zona de Garona para los dos sexos (Machos y Hembras); b) Rectas de regresión doble logarítmicas de PV frente a SL resultantes tras aplicar las ecuaciones obtenidas en los análisis de la ANCOVA a las SL promedio y desviaciones estándar de cada año ( $SL_{2a} \pm Sd_{2a}$ ); c) Histogramas representando los PV tras aplicar las ecuaciones de

las ANCOVAs a los puntos de la Figura 6a; d) Histogramas representando los PV de las anchoas modeladas obtenidas tras aplicar para cada año las ecuaciones obtenidas en la ANCOVA a una SL y a una desviación estándar media global de todas las anchoas analizadas ( $SL = 10.781 \pm 1.698$ ). Las ecuaciones de las regresiones se muestran en la Tabla 6.

Tabla 6: Ecuaciones de los resultados experimentales originales (Ecuaciones originales) y las de las resultantes de las ANCOVAs (Resultados ANCOVA) de la Figura 6 de las regresiones doble logarítmicas del peso vivo frente a la longitud estándar (SL) para los diferentes años (2008, 2009 y 2016) de Garona en los dos sexos (Machos y Hembras). También se muestran las SL promedio y las desviaciones estándar correspondientes a cada año ( $SL2a \pm Sd2a$ ), así como la SL y la desviación estándar global de todas las anchoas analizadas ( $SL \pm Sd$ ) utilizadas para obtener los valores de las anchoas modeladas de los dos sexos (Machos y Hembras). a= Intercepto u Ordenada en el origen de la recta de regresión. b= Pendiente de la recta de regresión. n= número de anchoas utilizadas para las regresiones.

Garona										
	Año	Ecuaciones originales				Resultados ANCOVA			SL2a $\pm$ Sd2a	SL $\pm$ Sd
		n	R <sup>2</sup>	a	b	a	b			
Machos	2008	63	0.915	0.886	3.030	0.780	3.122	14.190 $\pm$ 1.225	13.314 $\pm$ 2.137	
	2009	41	0.949	0.855	3.098	0.828	3.122	13.904 $\pm$ 2.017		
	2016	62	0.933	0.726	3.241	0.851	3.122	11.203 $\pm$ 1.027		
Hembras	2008	25	0.932	0.817	3.115	0.811	3.120	14.256 $\pm$ 1.491		
	2009	72	0.917	1.306	2.718	1.306	2.718	14.384 $\pm$ 2.032		
	2016	67	0.949	0.861	3.122	0.811	3.120	11.270 $\pm$ 1.120		

## El Contenido Energético Total (CET) (KJ).

### Garona

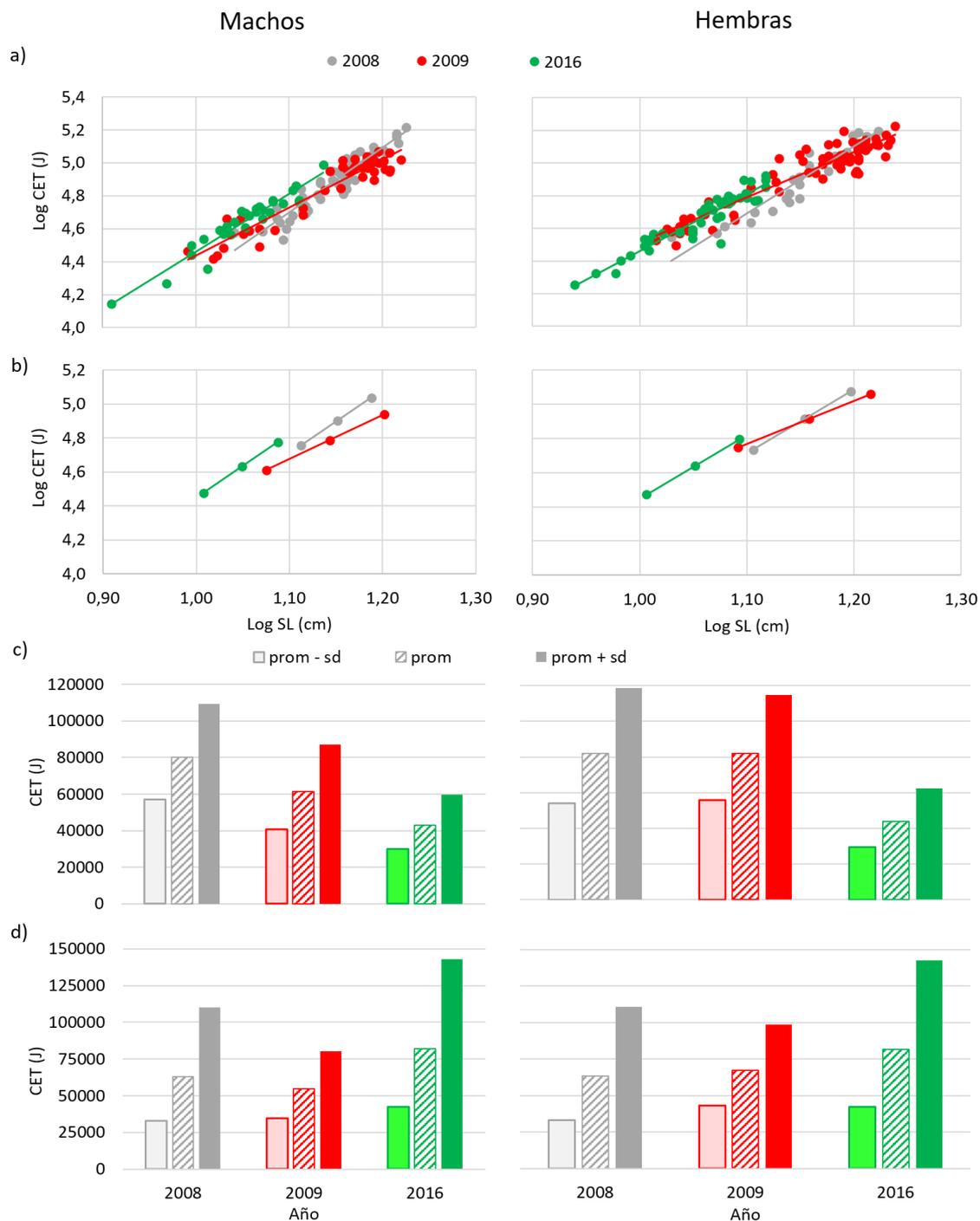


Figura 7: Resultados de las anchoas de edad 1. a) Regresiones doble logarítmicas de los datos experimentales originales de los contenidos energéticos totales (CET) frente a la longitud estándar (SL) para los diferentes años estudiados (2008, 2009 y 2016) en la zona de Garona para los dos sexos (Machos y Hembras); b) Rectas de regresión doble logarítmicas de CET frente a SL resultantes tras aplicar las ecuaciones obtenidas en los análisis de la ANCOVA a las SL promedio y desviaciones estándar de cada año ( $SL_{1a} \pm Sd_{1a}$ ); c) Histogramas representando los CET tras aplicar las ecuaciones de las ANCOVAs a los puntos de la Figura 7a; d) Histogramas

representando los CET de las anchoas modeladas obtenidas tras aplicar para cada año las ecuaciones obtenidas en la ANCOVA a una SL y a una desviación estándar media global de todas las anchoas analizadas de edad 1 ( $SL = 10.781 \pm 1.698$ ). Las ecuaciones de las regresiones se muestran en la Tabla 7. Asimismo, las SL promedio y las desviaciones estándar correspondientes a cada año ( $SL_{2a} \pm Sd_{2a}$ ), así como la SL y la desviación estándar global ( $SL \pm Sd$ ) utilizada para los histogramas de las anchoas modeladas son las mismas que aparecen en la Tabla 6.

Tabla 7: Ecuaciones de los resultados experimentales originales (Ecuaciones originales) y las de las resultantes de las ANCOVAs (Resultados ANCOVA) de la Figura 7 de las regresiones doble logarítmicas del contenido energético total frente a la longitud estándar para los diferentes años (2008, 2009 y 2016) de Garona en los dos sexos (Machos y Hembras). a= Intercepto u Ordenada en el origen de la recta de regresión. b= Pendiente de la recta de regresión. n= número de anchoas utilizadas para las regresiones.

Garona							
		Ecuaciones originales				Resultados ANCOVA	
	Año	n	R <sup>2</sup>	a	b	a	b
Machos	2008	63	0.890	0.399	3.910	0.588	3.746
	2009	41	0.891	1.525	2.911	1.832	2.585
	2016	30	0.916	0.942	3.518	0.702	3.746
Hembras	2008	25	0.904	0.140	4.137	0.601	3.737
	2009	72	0.888	1.730	2.781	1.974	2.539
	2016	44	0.888	0.970	3.492	0.710	3.737

El contenido energético del **músculo** (M-E) (J).

## Garona

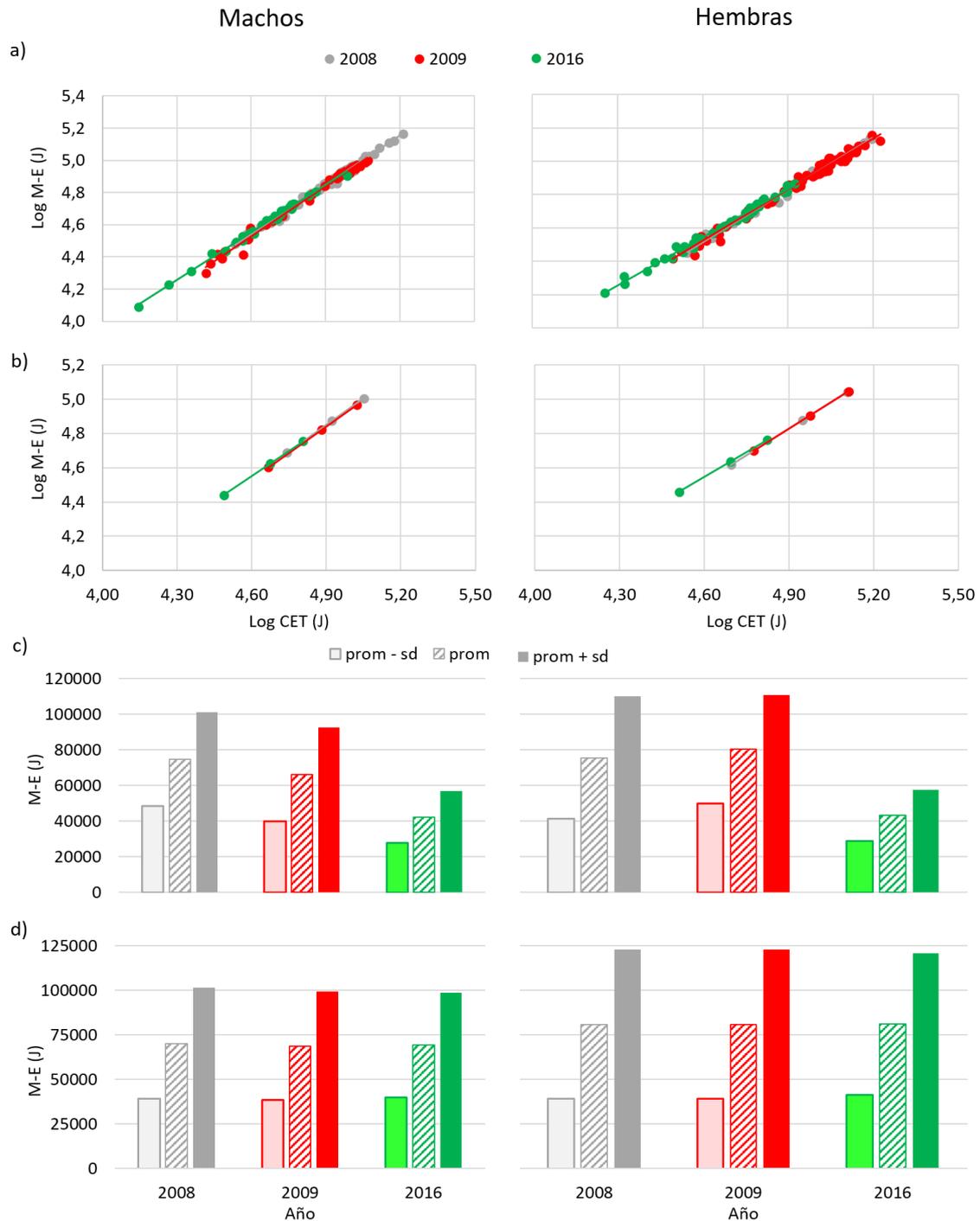


Figura 8: Resultados de las anchoas de edad 2+. a) Regresiones doble logarítmicas de los datos experimentales originales del contenido energético del músculo (M-E) frente al contenido energético total (CET) para los diferentes años estudiados (2008, 2009 y 2016) en la zona de Garona para los dos sexos (Machos y Hembras); b) Rectas de regresión doble logarítmicas de M-E frente a CET resultantes tras aplicar las ecuaciones obtenidas en los análisis de la ANCOVA a los CET promedio y desviaciones estándar de cada año ( $CET_{2a} \pm Sd_{2a}$ ); c) Histogramas representando los M-E tras aplicar las ecuaciones de las ANCOVAs a los puntos de la Figura 8a;

d) Histogramas representando los M-E de las anchoas modeladas obtenidas tras aplicar para cada año las ecuaciones obtenidas en la ANCOVA a un CET y a una desviación estándar media global de todas las anchoas analizadas en cada sexo (CET2gm = 37.755 ± 23.477 KJ en los machos y CET2gh = 43.705 ± 29.387 KJ para las hembras). Las ecuaciones de las regresiones se muestran en la Tabla 8.

Tabla 8: Ecuaciones de los resultados experimentales originales (Ecuaciones originales) y las de las resultantes de las ANCOVAs (Resultados ANCOVA) de la Figura 8 de las regresiones doble logarítmicas del contenido energético muscular frente al contenido energético total (CET) para los diferentes años (2008, 2009 y 2016) de Garona en los dos sexos (Machos y Hembras). También se muestran los CET promedio y las desviaciones estándar correspondientes a cada año (CET2a ± Sd2a), así como el CET y la desviación estándar global de todas las anchoas analizadas para cada sexo (CET2gm/h ± Sd2gm/h) utilizadas para obtener los valores de las anchoas modeladas de los dos sexos (Machos y Hembras). a= Intercepto u Ordenada en el origen de la recta de regresión. b= Pendiente de la recta de regresión. n= número de anchoas utilizadas para las regresiones.

Garona									
	Año	Ecuaciones originales				Resultados ANCOVA		CET2a ± Sd2a	CET2g ± Sd2g
		n	R <sup>2</sup>	a	b	a	b		
Machos	2008	63	0.995	-0.129	1.039	-0.188	1.028	83.865 ± 28.703	78.748 ± 34.032
	2009	41	0.991	-0.251	1.016	-0.197	1.028	75.902 ± 29.373	
	2016	30	0.995	0.043	0.980	0.043	0.980	47.375 ± 16.659	
Hembras	2008	25	0.994	-0.283	1.043	-0.224	1.031	88.773 ± 39.219	94.651 ± 47.717
	2009	72	0.987	-0.200	1.027	-0.224	1.031	94.255 ± 34.713	
	2016	44	0.991	0.093	0.968	0.093	0.968	49.368 ± 16.975	

El contenido energético del **hígado** (H-E) (J).

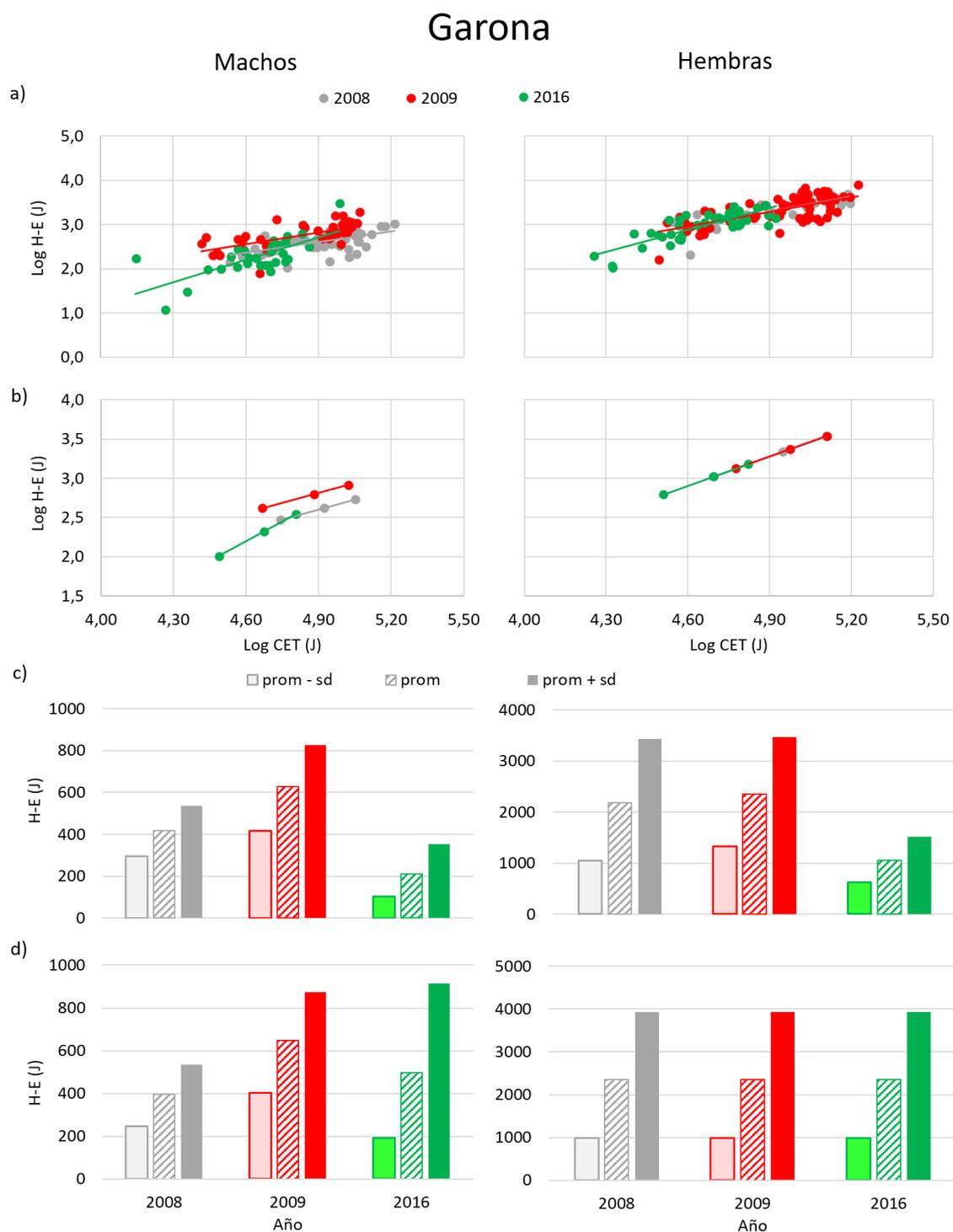


Figura 9: Resultados de las anchoas de edad 2+. a) Regresiones doble logarítmicas de los datos experimentales originales del contenido energético del hígado (H-E) frente al contenido energético total (CET) para los diferentes años estudiados (2008, 2009 y 2016) en la zona de Garona para los dos sexos (Machos y Hembras); b) Rectas de regresión doble logarítmicas de H-E frente a CET resultantes tras aplicar las ecuaciones obtenidas en los análisis de la ANCOVA a los CET promedio y desviaciones estándar de cada año ( $CET_{2a} \pm Sd_{2a}$ ); c) Histogramas representando los H-E tras aplicar las ecuaciones de las ANCOVAs a los puntos de la Figura 9a;

d) Histogramas representando los M-E de las anchoas modeladas obtenidas tras aplicar para cada año las ecuaciones obtenidas en la ANCOVA a un CET y a una desviación estándar media global de todas las anchoas analizadas en cada sexo (CET2gm = 37.755 ± 23.477 KJ en los machos y CET2gh = 43.705 ± 29.387 KJ para las hembras). Las ecuaciones de las regresiones se muestran en la Tabla 8.

Tabla 9: Ecuaciones de los resultados experimentales originales (Ecuaciones originales) y las de las resultantes de las ANCOVAs (Resultados ANCOVA) de la Figura 9 de las regresiones doble logarítmicas del contenido energético del hígado frente al contenido energético total para los diferentes años (2008, 2009 y 2016) de Garona en los dos sexos (Machos y Hembras). a= Intercepto u Ordenada en el origen de la recta de regresión. b= Pendiente de la recta de regresión. n= número de anchoas utilizadas para las regresiones.

Garona							
		Ecuaciones originales				Resultados ANCOVA	
	Año	n	R <sup>2</sup>	a	b	a	b
Machos	2008	63	0.350	-1.281	0.792	-1.515	0.840
	2009	41	0.437	-1.513	0.883	-1.302	0.840
	2016	30	0.500	-5.582	1.691	-5.582	1.691
Hembras	2008	25	0.619	-2.264	1.133	-2.822	1.245
	2009	72	0.463	-2.061	1.091	-2.822	1.245
	2016	44	0.676	-4.713	1.650	-2.822	1.245

El contenido energético del genital (G-E) (J).

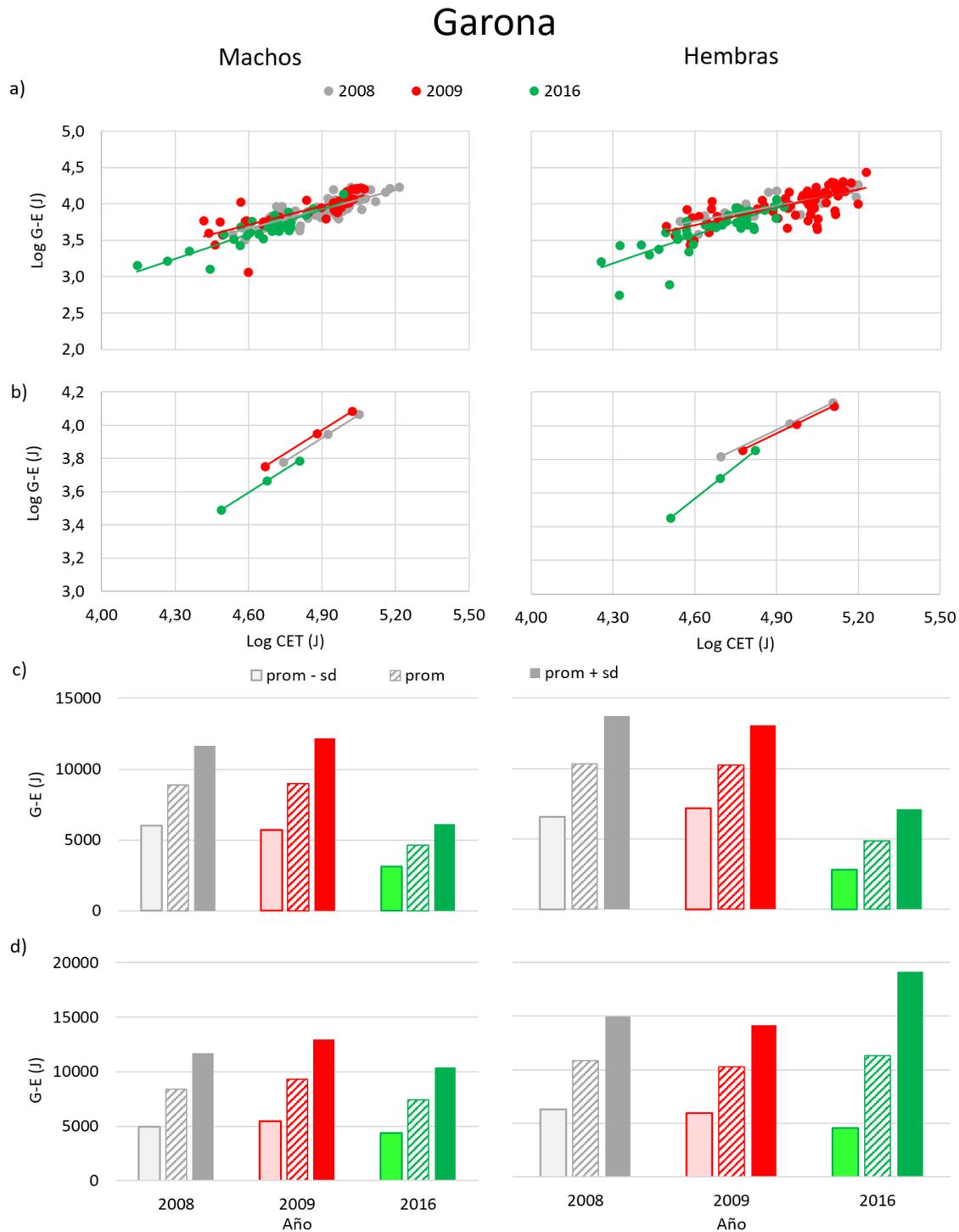


Figura 10: Resultados de las anchoas de edad 2+. a) Regresiones doble logarítmicas de los datos experimentales originales del contenido energético del hígado (H-E) frente al contenido energético total (CET) para los diferentes años estudiados (2008, 2009 y 2016) en la zona de Garona para los dos sexos (Machos y Hembras); b) Rectas de regresión doble logarítmicas de H-E frente a CET resultantes tras aplicar las ecuaciones obtenidas en los análisis de la ANCOVA a los CET promedio y desviaciones estándar de cada año ( $CET_{2a} \pm Sd_{12}$ ); c) Histogramas representando los H-E tras aplicar las ecuaciones de las ANCOVAs a los puntos de la Figura 10a;

d) Histogramas representando los M-E de las anchoas modeladas obtenidas tras aplicar para cada año las ecuaciones obtenidas en la ANCOVA a un CET y a una desviación estándar media global de todas las anchoas analizadas en cada sexo (CET2gm = 37.755 ± 23.477 KJ en los machos y CET2gh = 43.705 ± 29.387 KJ para las hembras). Las ecuaciones de las regresiones se muestran en la Tabla 8.

Tabla 10: Ecuaciones de los resultados experimentales originales (Ecuaciones originales) y las de las resultantes de las ANCOVAs (Resultados ANCOVA) de la Figura 10 de las regresiones doble logarítmicas del contenido energético del hígado frente al contenido energético total para los diferentes años (2008, 2009 y 2016) de Garona en los dos sexos (Machos y Hembras). a= Intercepto u Ordenada en el origen de la recta de regresión. b= Pendiente de la recta de regresión. n= número de anchoas utilizadas para las regresiones.

Garona							
		Ecuaciones originales				Resultados ANCOVA	
	Año	n	R <sup>2</sup>	a	b	a	b
Machos	2008	63	0.699	-0.440	0.891	-0.636	0.931
	2009	41	0.600	-0.253	0.862	-0.591	0.931
	2016	30	0.789	-1.643	1.137	-0.687	0.931
Hembras	2008	25	0.686	0.546	0.700	0.165	0.778
	2009	72	0.504	-0.007	0.808	0.141	0.778
	2016	44	0.658	-2.376	1.292	-2.376	1.292