





UNIVERSIDAD DE CANTABRIA



ESCUELA DE DOCTORADO

PROGRAMA DE DOCTORADO DE INGENIERÍA AMBIENTAL

**TESIS DOCTORAL**

**Ecología de la anchoa europea (*Engraulis encrasicolus*,  
Linnaeus, 1758) en el Golfo de Vizcaya**

Presentada por: MARÍA DEL CARMEN HERNÁNDEZ PARRAS

Dirigida por: Dr. JUAN CARLOS CANTERAS JORDANA

Dra. MARÍA BEGOÑA VILLAMOR ELORDI

Santander, 2016



*A mis padres, hermanos, sobrinos*

*y demás familiares*



## **AGRADECIMIENTOS**

Esta tesis no podría haber sido completada sin la ayuda de mis Directores de Tesis.

Desde estas líneas pretendo expresar mi más sincero agradecimiento a todas aquellas personas que durante estos años de trabajo han estado a mi lado, amigos, compañeros, y que de una u otra forma, me han ayudado, apoyado y alentado, para que esto llegase a su fin.

Y doy las gracias de todo corazón a mi familia, por su apoyo, cariño y comprensión, son el pilar de mi existencia.



# INDICE

CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN .....	1
1.1    INTRODUCCIÓN.....	3
1.2    INTERÉS DEL ESTUDIO .....	3
1.3    OBJETIVOS.....	5
1.4    ORGANIZACIÓN Y ESTRUCTURA .....	5
CAPÍTULO 2. DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO, DE LA ESPECIE Y DE LA PESQUERÍA.....	9
2.1    DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO.....	11
2.1.1    CARACTERÍSTICAS FÍSICAS.....	11
2.1.1.1    Área geográfica.....	11
2.1.1.2    Características topográficas .....	12
2.1.2    CARACTERÍSTICAS HIDROGRÁFICAS .....	13
2.1.2.1    Circulación general y masas de agua.....	13
2.1.2.1.1    Dinámica general.....	13
2.1.2.1.2    Afloramiento y hundimiento costero .....	16
2.1.2.1.3    Masas de Agua.....	17
2.1.2.2    Condiciones meteorológicas .....	20
2.1.3    CARACTERÍSTICAS BIOLÓGICAS DEL ECOSISTEMA PELÁGICO.....	21
2.1.3.1    Consideraciones generales .....	21
2.1.3.2    Dinámica del fitoplancton y zooplancton .....	22
2.1.3.3    Peces pelágicos.....	23
2.2    DESCRIPCIÓN DE LA ESPECIE .....	25
2.2.1    TAXONOMÍA Y MORFOLOGÍA.....	25
2.2.2    CARACTERÍSTICAS BIOLÓGICAS DE LA ANCHOA.....	25
2.2.2.1    Consideraciones generales .....	25
2.2.2.2    Reproducción .....	26
2.2.2.3    Reclutamiento .....	28
2.2.2.4    Crecimiento .....	29
2.2.2.4.1    Consideraciones generales.....	29
2.2.2.4.2    Crecimiento anual.....	30
2.2.2.4.3    Crecimiento diario .....	32
2.2.2.5    Alimentación y Depredación.....	33
2.2.3    DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y MIGRACIONES .....	34
2.2.3.1    Consideraciones generales .....	34
2.2.3.2    Distribución y migraciones .....	36
2.3    PESQUERÍA DE LA ANCHOA EN EL GOLFO DE VIZCAYA .....	40

2.3.1	DESCRIPCIÓN DE LA PESQUERÍA .....	40
2.3.2	EVOLUCIÓN DE LA PESQUERÍA .....	41
2.3.3	EVALUACIÓN DEL STOCK Y GESTIÓN DE LA PESQUERÍA .....	43
CAPÍTULO 3. CRECIMIENTO DE LOS JUVENILES DE ANCHOA ( <i>Engraulis encrasicolus</i> ) EN EL GOLFO DE VIZCAYA: FACTORES QUE DETERMINAN SU VARIABILIDAD .....		47
3.1	INTRODUCCIÓN.....	49
3.2	MATERIAL Y MÉTODOS .....	50
3.2.1	Recogida de muestras .....	50
3.2.2	Preparación de los otolitos.....	51
3.2.3	Interpretación y determinación de la edad diaria.....	51
3.2.4	Tasas y trayectorias del crecimiento.....	53
3.2.5	Determinación de la fecha de eclosión .....	53
3.2.6	Índices de reclutamiento .....	53
3.2.7	Datos medioambientales.....	54
3.3	RESULTADOS .....	54
3.3.1	Distribución espacial de los juveniles por talla y edad.....	54
3.3.2	Fecha de eclosión.....	59
3.3.3	Tasas y trayectorias del crecimiento.....	59
3.3.4	Fuerza del reclutamiento .....	64
3.3.5	Condiciones medioambientales .....	64
3.3.5.1	SST .....	64
3.3.5.2	Afloramiento – Hundimiento .....	65
3.3.5.3	Turbulencia .....	66
3.3.5.4	Patrones oceanográficos.....	67
3.4	DISCUSIÓN.....	68
CAPÍTULO 4. VARIABILIDAD EN LOS PARÁMETROS BIOLÓGICOS DE LA ANCHOA ( <i>Engraulis encrasicolus</i> ) EN EL GOLFO DE VIZCAYA (1992-2012)..		75
4.1	INTRODUCCIÓN.....	77
4.2	MATERIAL Y MÉTODOS .....	78
4.2.1	Datos.....	78
4.2.2	Exploración de los datos.....	79
4.2.3	Análisis estadístico .....	80
4.3	RESULTADOS .....	83
4.3.1	PESO EN TALLA .....	83
4.3.1.1	Peso en talla ~ SST.....	87
4.3.1.2	Peso en talla ~ ZooB .....	90
4.3.1.3	Peso en talla ~ SSB .....	93
4.3.2	MADUREZ EN TALLA.....	96

4.3.2.1	Madurez en talla ~ SST .....	99
4.3.2.2	Madurez en talla ~ ZooB.....	102
4.3.2.3	Madurez en talla ~ SSB.....	105
4.3.3	ACTIVIDAD REPRODUCTORA EN TALLA .....	108
4.3.3.1	Actividad reproductora en talla ~ SST .....	111
4.3.3.2	Actividad reproductora en talla ~ ZooB.....	114
4.3.3.3	Actividad reproductora en talla ~ SSB.....	117
4.3.4	Resumen de resultados .....	120
4.4	DISCUSIÓN.....	121
CAPÍTULO 5. CARACTERIZACIÓN DE LA COMUNIDAD PELÁGICA ASOCIADA A LA ANCHOA EN EL GOLFO DE VIZCAYA.....		127
5.1	INTRODUCCIÓN.....	129
5.2	MATERIAL Y MÉTODOS .....	131
5.2.1	Recolección de datos .....	131
5.2.2	Análisis multivariante y modelado GAM.....	134
5.3	RESULTADOS .....	136
5.3.1	Patrones generales en la distribución de especies .....	136
5.3.2	Análisis multivariante.....	137
5.3.3	Modelos aditivos generalizados.....	141
5.4	DISCUSIÓN.....	146
CAPÍTULO 6. SOSTENIBILIDAD DE LA PESQUERIA DE ANCHOA.....		151
6.1.1	Consideraciones generales.....	153
6.1.2	Sostenibilidad de la pesquería de la anchoa .....	156
6.1.3	Estudio y Control científico.....	159
6.1.4	Certificado de Pesca Sostenible.....	161
CAPÍTULO 7. CONCLUSIONES.....		163
BIBLIOGRAFÍA.....		169



# **1 INTRODUCCIÓN**



## 1.1 INTRODUCCIÓN

La presente Memoria tratará del estudio de la ecología de la anchoa europea (*Engraulis encrasicolus*, L.) en el Golfo de Vizcaya, donde esta especie juega un papel ecológico importante y constituye la base de una de las pesquerías de mayor importancia para esta zona.

La anchoa europea es un pequeño pelágico de vida corta cuyas poblaciones sufren grandes fluctuaciones en abundancia causadas por la dependencia que los primeros estadios de vida (huevos, larvas y juveniles) tienen de las condiciones medioambientales adecuadas para garantizar su supervivencia. Sin embargo, aunque la influencia de los factores abióticos sobre el reclutamiento se ha reconocido desde hace ya varias décadas como el forzamiento más importante del medio ambiente sobre una población de vida corta como la anchoa, es necesario tener en cuenta asimismo la importancia que la disponibilidad de alimento, la presencia de depredadores y la densidad juega en el stock adulto y últimamente en la reproducción de la que depende el reclutamiento siguiente.

La anchoa del Golfo de Vizcaya se considera un stock separado que se evalúa anualmente en el seno del Consejo Internacional para la Exploración del Mar (ICES, por sus siglas en inglés) desde el año 1987. El stock ha sufrido importantes fluctuaciones en abundancia que llevaron al cierre de la pesquería durante 3 años (2007-2009). La forma clásica de evaluar los stocks considera parámetros asociados exclusivamente a su estructura (ej. la distribución de tallas, edades y sexos) y a las características biológicas individuales (ej. el crecimiento individual, madurez y su relación con la talla, la edad o la estacionalidad, la fecundidad, etc.) (Cadima, 2003). Sin embargo, cada vez hay más evidencias de que el ecosistema modula estos y otros parámetros individuales y del stock, que se deben tener en cuenta para entender la dinámica poblacional.

## 1.2 INTERÉS DEL ESTUDIO

Esta Memoria de tesis mejorará el conocimiento sobre la ecología de este importante recurso estudiando la interacción entre el stock de anchoa, el medio ambiente y la

presión pesquera en tres niveles: individuo, población/stock y comunidad. Los aspectos concretos en los que se centrará el trabajo serán:

El crecimiento durante las fases de vida temprana de la anchoa, ya que se atribuye a la variabilidad en la supervivencia durante estas primeras fases del desarrollo la mayor parte de la variación no explicada por los modelos que relacionan el reclutamiento con la biomasa del stock desovante (Cushing, 1996). Las fluctuaciones en el reclutamiento dependen de la supervivencia durante las primeras fases del ciclo vital, cuando las tasas de crecimiento y mortalidad son máximas (Cushing, 1990; Legget & Deblois, 1994). Una variación relativamente pequeña en el crecimiento de las larvas y juveniles puede alargar o acortar el periodo en el que los individuos sufren tasas de mortalidad muy elevadas y por lo tanto causar importantes variaciones en el reclutamiento de los peces (Houde, 1987; Anderson, 1988). El crecimiento está controlado a su vez por factores ambientales como la temperatura del agua y la disponibilidad de alimento (Folkvord et al., 1997; 2004; Fey, 2001; Baumann et al., 2006).

Cada vez son más los estudios que sugieren que al menos una parte de la variabilidad del reclutamiento está relacionada con la capacidad o la estrategia reproductiva de los adultos (Marshall et al., 1998), y que en el caso de la anchoa, por ser una especie de pequeño tamaño y planctívora (Tudela & Palomera, 1995; 1997; Plounevez & Champalbert, 1999; Catalán et al., 2010), pueden estar también controlados por factores ambientales.

Así mismo, es necesario analizar la comunidad pelágica del hábitat de la anchoa y conocer la distribución de las especies en términos de preferencias medioambientales, ya que es probable que proporcione una mejor base para la predicción, pudiendo ofrecer así perspectivas de previsión pesquera.

Todo ello contribuirá a un mejor conocimiento científico de la anchoa, y ayudará a realizar mejores evaluaciones y análisis del estado del stock y del ecosistema, para conseguir un recurso pesquero sostenible en el tiempo.

### **1.3 OBJETIVOS**

El objetivo general de esta tesis es mejorar el conocimiento de la ecología/biología de la anchoa europea (*Engraulis encrasicolus*), y contribuir a entender mejor los mecanismos que explican la variabilidad presente en la abundancia de este stock.

Los objetivos específicos son los siguientes:

1.3.1 Caracterizar el crecimiento de la anchoa durante las etapas de vida temprana (juvenil) e identificar los factores que determinan su variabilidad.

1.3.2 Analizar el estado de condición de la anchoa, qué factores afectan al crecimiento y reproducción de la anchoa y evaluar el efecto de factores ambientales y de la densidad-dependencia.

1.3.3 Caracterizar la comunidad pelágica asociada a la anchoa en aguas del Golfo de Vizcaya.

Y un último objetivo, en cómo conseguir una gestión pesquera sostenible en base a un mayor conocimiento de los ecosistemas y sus recursos pesqueros e implicación de todas las partes:

1.3.4 Sostenibilidad de la pesquería de la anchoa del Golfo de Vizcaya.

Para llevar a cabo gran parte de los objetivos, se emplearon, por una parte, los datos procedentes de la actividad pesquera en aguas del Golfo de Vizcaya de las flotas que pescan anchoa, y por otra, los recogidos en las campañas oceanográficas del Instituto Español de Oceanografía.

### **1.4 ORGANIZACIÓN Y ESTRUCTURA**

Para facilitar el seguimiento e ilustrar de forma clara el contenido de esta Tesis, se ha dividido el documento en diferentes capítulos donde se abordan los distintos objetivos

propuestos, así como la forma de llevar a cabo cada uno de ellos. A continuación, se muestran los contenidos de cada capítulo:

**CAPÍTULO 2.** Descripción del área de estudio, de la especie y de la pesquería.

En este capítulo se hace una descripción de las características físicas, hidrográficas y biológicas del Golfo de Vizcaya, una descripción biológica de la especie, y por último una descripción de la pesquería, con la finalidad de tener un conocimiento global sobre el hábitat de la anchoa, sus características biológicas y el estado de la pesquería, ya que distintos aspectos de estas características serán abordados en los siguientes Capítulos.

**CAPÍTULO 3.** Crecimiento de los juveniles de anchoa europea en el Golfo de Vizcaya: factores que determinan su variabilidad.

Se describe la distribución espacial de los juveniles de anchoa por talla y edad en el Golfo de Vizcaya, provenientes de las campañas oceanográficas de 2006 y 2009, así como las distribuciones de la fecha de eclosión (nacimiento) y las trayectorias de su crecimiento en base al análisis de la microestructura de los otolitos. Se analiza el índice de intensidad del reclutamiento como un indicador de éxito de supervivencia de la anchoa. Estos años coincidieron con el colapso (2006) y el repunte (2009) de la población de anchoa en esta zona. Posteriormente, se discuten las implicaciones de estos resultados en la variabilidad del reclutamiento de la anchoa. Se analiza el efecto que la temperatura pueda tener en el crecimiento durante estas fases. Se realizan pruebas no paramétricas (Kolmogorov–Smirnov) para analizar si existen diferencias significativas en el patrón de distribución espacial de la talla y la edad entre años. El análisis de la covarianza (ANCOVA) para analizar si existen diferencias en el crecimiento somático entre años. Se emplea el análisis multivariante de la varianza (MANOVA) para comparar las trayectorias de crecimiento individuales.

**CAPÍTULO 4.** Variabilidad en los parámetros biológicos de la anchoa europea en el Golfo de Vizcaya (1992-2012).

Se analizan las series temporales de los muestreos biológicos de anchoa provenientes de los desembarcos comerciales (1992-2012), para determinar qué factores afectan a la relación talla-peso y su variación a lo largo de la serie histórica. La relación talla-peso

se utiliza como un índice de condición (Bolger & Connolly 1989) que refleja el potencial de invertir energía en crecimiento y reproducción, dependiendo de las características de cada individuo. Se realiza un análisis similar para la madurez vs longitud y para la actividad reproductora vs longitud. Así mismo, se investiga el efecto del tamaño de la población (denso-dependencia) y las variables ambientales en el crecimiento, la madurez y la actividad reproductora de la anchoa. Se emplea un análisis univariante con Modelos Aditivos Generalizados (GAM) para explorar que variables afectan al peso, la madurez y la actividad reproductora, y determinar si existe variabilidad interanual; si existe, se analiza si esta variabilidad está relacionada con el tamaño del stock y/o variables medioambientales.

#### CAPÍTULO 5. Caracterización de la comunidad pelágica en el Golfo de Vizcaya.

Se analiza la composición total de la comunidad pelágica en el Golfo de Vizcaya con datos procedentes de las campañas oceanográficas llevadas a cabo en septiembre–octubre de 2006 a 2009, identificando los factores ambientales que pueden contribuir a su variabilidad en esta época del año. Se describen patrones espaciales y temporales en la variación de la presencia de la anchoa en los lances de dichas campañas, para determinar qué parte de esta variación puede ser adscrita a factores medioambientales. Se determina si ha habido variaciones interanuales significativas en la presencia de anchoa y si esta variabilidad está relacionada con cambios en la abundancia del stock. Se emplea el análisis multivariante: análisis de similitud (ANOSIM), análisis de porcentaje de similitud (SIMPER); con estos análisis se investiga qué especies contribuyen más a los patrones en la composición de la comunidad. Así mismo, se emplea el análisis univariante con Modelos Aditivos Generalizados (GAM) que permite modelar los patrones espacio-temporales de distribución de la anchoa.

#### CAPÍTULO 6. Sostenibilidad de la pesquería de anchoa en el Golfo de Vizcaya.

Se describe el concepto de sostenibilidad de los recursos pesqueros desde una perspectiva global (conocimiento de los ecosistemas, sistemas de gestión y realidad económico-social), y la importancia de la implicación de todas las partes, así como, profundizar en los estudios científicos desde un punto de vista más ecológico para la aplicación de los modelos del ecosistema para una gestión más sostenible. Así mismo,

se describen los planes de gestión que se llevan a cabo en la pesquería de la anchoa, que permiten una explotación más racional y sostenible de este recurso para evitar en lo posible el declive de la población de anchoa.

CAPITULO 7. Conclusiones generales.

## BIBLIOGRAFÍA

La Tesis está estructurada en capítulos, los capítulos 3, 4 y 5 con formato clásico de trabajo científico (Introducción, Material y Métodos, Resultados y Discusión), los capítulos 2 y 6, con un formato descriptivo y el capítulo 7, en el que se resumen las principales conclusiones de esta Memoria.

## **2 DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO, DE LA ESPECIE Y DE LA PESQUERÍA**



## 2.1 DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

### 2.1.1 CARACTERÍSTICAS FÍSICAS

#### 2.1.1.1 Área geográfica

El área geográfica donde se ha realizado este estudio es el Golfo de Vizcaya. Es una bahía oceánica abierta ubicada en el Atlántico Norte oriental, entre las latitudes  $43.5^{\circ}$  y  $48.5^{\circ}$  N y las longitudes  $8.5^{\circ}$  y  $1.5^{\circ}$  O (Figura 2.1.1.1.1).



Figura 2.1.1.1.1. Área de estudio indicando las Divisiones del ICES.

La parte sur está orientada oeste-este a lo largo de la costa norte española, mientras que la parte oriental está orientada sur-norte a lo largo de la costa francesa. Se extiende desde el cabo Ortegal en Galicia (España) hasta la punta de Pern en la isla de Ouessant, en Bretaña (Francia). Baña las costas de las comunidades autónomas españolas de Galicia, Asturias, Cantabria y el País Vasco, así como las regiones francesas de Aquitania, Poitou-Charentes, Países del Loira y Bretaña. En España se considera el Golfo de Vizcaya como la parte más oriental del mar Cantábrico, con la que se designa

el mar litoral que baña la costa norte de España (hasta el Cabo Machichaco) y la costa suroeste de Francia. Esta configuración geográfica impone dos gradientes diferentes e importantes a escala regional, la longitud en la parte sur y latitud en la parte oriental, que afectan a la circulación general y a la distribución de las variables ambientales y biológicas (Koutsikopoulos & Le Cann 1996).

El área de estudio abarca la División VIIIc y la División VIIIb del ICES. El Consejo Internacional para la Exploración del Mar (ICES, por sus siglas en inglés), es una organización científica intergubernamental que coordina y promueve la investigación marítima en la oceanografía, el medio ambiente marino, el ecosistema marino, y sobre los recursos marinos vivos en el Atlántico Norte. El ICES considera para fines de estadística pesquera, zonas, sub-áreas y divisiones, estas últimas a su vez, divididas en rectángulos estadísticos.

#### **2.1.1.2 Características topográficas**

La topografía del fondo del mar en el área de estudio es muy variable. La pendiente de la unidad geomorfológica del Golfo de Vizcaya está formada por tres zonas principales con diferentes orientaciones, la pendiente Armórica (orientación NO-SE), la pendiente de Aquitania (N-S) y la pendiente Cantábrica (E-O). La plataforma continental en el sector francés del Golfo de Vizcaya es de entre 150 a 180 km de ancho en el extremo norte, llegando a ser más estrecho, de unos 50 km de anchura, hacia la parte sur. Desde la costa a la parte oceánica, la profundidad aumenta casi regularmente hasta los 200 m. Como contraste, la plataforma continental en el sector español (Mar Cantábrico) es muy estrecha, con un ancho promedio entre 30 a 40 km, una pendiente pronunciada y un fondo irregular (Koutsikopoulos & Le Cann 1996) (Figura 2.1.1.2.1).

En la plataforma continental en el sector español, destaca la presencia del cañón de Cap Bretón donde la isobata de 1.000 m se encuentra solamente a 3 km de la costa. Este cañón se ha considerado como un obstáculo natural para la expansión de las poblaciones bentónicas y demersales, delimitando la frontera norte del área de distribución de muchos stocks de peces.

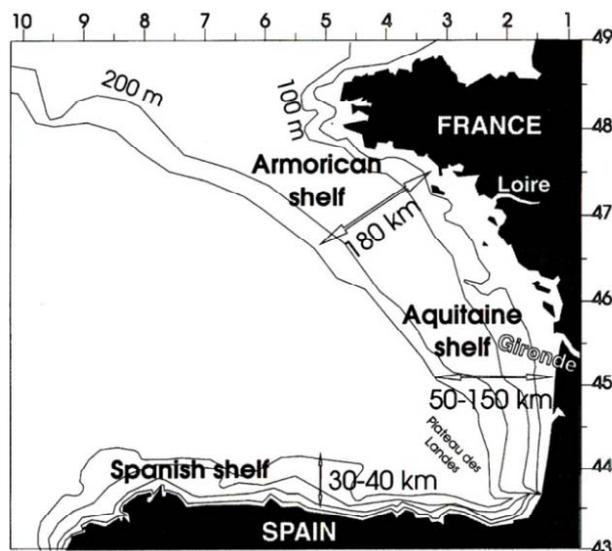


Figura 2.1.1.2.1 Batimetría y principales áreas geográficas en el Golfo de Vizcaya (Koutsikopoulos & Le Cann 1996).

Esta barrera geográfica no actúa de la misma manera para todas las especies, y otros accidentes geográficos como la diferente anchura y orientación de las plataformas cantábrica y francesa, así como el aporte de agua dulce de los ríos Loira y el Garona, podrían jugar un papel más importante en la distribución de algunas especies que el mismo cañón de Cap Bretón (Sánchez, 1999).

## 2.1.2 CARACTERÍSTICAS HIDROGRÁFICAS

### 2.1.2.1 Circulación general y masas de agua.

#### 2.1.2.1.1 Dinámica general

El área de estudio se encuentra situada en latitudes medias entre los límites de dos enormes giros: el de la corriente de las Azores de giro subtropical anticiclónico y el de la corriente del Atlántico Norte del giro subpolar ciclónico y se considera como una zona de transición subtropical/boreal en el Atlántico Este, en la que cohabitan especies de agua típica templada y especies boreales. En el mar Cantábrico, la influencia atlántica, conducida por la corriente del Golfo, va disminuyendo hacia el interior del Golfo de Vizcaya.

La hidrodinámica del Golfo de Vizcaya, está dominada por:

- Una circulación anticiclónica débil en la parte oceánica del Golfo de Vizcaya.
- Una corriente de talud con un flujo que se dirige hacia el polo (Iberian Poleward Current, IPC), debida al ajuste geostrófico que se produce por el gradiente de densidad perpendicular a la costa. La IPC circula hacia el este a lo largo del norte de la península Ibérica, hasta que se encuentra con los contornos continentales de la costa francesa y se ve obligada a girar.
- Un afloramiento costero que se hace particularmente evidente a lo largo de la costa occidental de la Península Ibérica. Este proceso es el resultado de la persistencia de los vientos de primavera y verano, con dirección sur sobre la plataforma, que transporta las capas superiores de agua (en asociación con filamentos) mar adentro y para compensar este efecto se produce la subida de los niveles de agua del fondo hacia superficie. Existiendo también afloramientos costeros en la costa francesa del Golfo y en la costa norte peninsular.
- Un flujo de agua mediterránea que penetra desde la parte más occidental del Golfo y se sitúa sobre los 1000 m de profundidad.
- Una circulación de plataforma gobernada por la combinación de los efectos de las mareas, las corrientes costeras inducidas por el flujo de los principales ríos y el viento (OSPAR, 2000).

La Figura 2.1.2.1.1.1 representa de forma esquemática los rasgos principales de la circulación en el Golfo de Vizcaya (Ferrer, 2009).

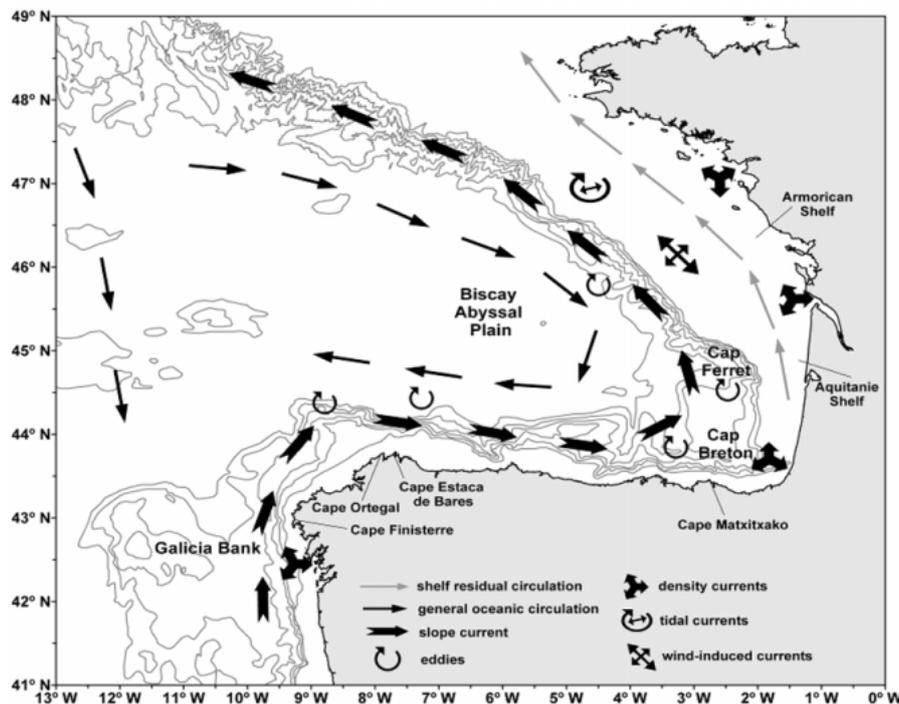


Figura 2.1.2.1.1.1. Vista esquemática de la circulación oceánica en el Golfo de Vizcaya (Ferrer, 2009).

Las condiciones meteorológicas invernales, con la influencia de vientos del suroeste, originan un patrón de circulación de agua superficial y sub-superficial, caracterizado por una corriente de talud hacia el polo con velocidades entre 20-30 cm/s y aumentando en la dirección del flujo (Frouin et al., 1990; Haynes & Barton, 1990; García-Soto et al., 2002). Esta corriente intermitentemente, llega a la costa norte española más o menos en el periodo navideño, de ahí su nombre dado por Pingree & Le Cann (1992) "Corriente de Navidad", fluye hacia el norte, atrapada a 50 km del límite de la plataforma, siguiendo la costa portuguesa y gallega, y ayudada por los vientos del suroeste, se introduce en el mar Cantábrico, transportando aguas cálidas y salinas a lo largo de la plataforma continental (Frouin et al., 1990; Pingree & Le Cann, 1990). Surge como consecuencia del debilitamiento del anticiclón de las Azores y una vez entra en el Golfo de Vizcaya, continua en dirección este a lo largo de la plataforma y el talud continental cantábrico, y una parte del flujo continúa su avance hacia el polo, a lo largo del talud de la plataforma francesa (Gil, 2008).

Cuando se produce un cambio en la topografía, como en el cañón de Cap Bretón y Cap Ferret, el agua se escapa del talud y se inyecta en la región oceánica para formar giros

anticiclónicos que contienen un núcleo de agua templada superficial que se escapa del talud, disipándose más adelante en el interior del Golfo (Pingree & Le Cann, 1989, 1990; Paillet et al., 1999). Al finalizar el invierno, la corriente de talud se va debilitando, dejando de existir al comienzo de la primavera. En verano, en la vertiente Atlántica, debido a que el régimen de vientos cambia del suroeste al norte, la corriente superficial circula entonces hacia el sur, y la sub-superficial hacia el norte. En la plataforma Cantábrica, la corriente superficial también se invierte y se mueve hacia el oeste (Cabanas, 2000).

Entre los aspectos más destacados de la circulación en mesoescala en el Golfo figuran los giros (“eddies”) anticiclónicos (SWODDIES, slope water oceanic eddies) (Pingree & Le Cann 1992) y ciclónicos de marcada estacionalidad. Su origen está relacionado con el patrón de vientos dominantes en la zona y con la existencia de la denominada “poleward eastern boundary current”. Con diámetros típicos de 100 km y profundidades aproximadas de 500 m, son alimentados por la corriente de talud y su influencia se siente hasta los 1500 m. Tienden a moverse hacia el oeste en el Golfo de Vizcaya, transportando agua mar adentro y pueden por lo tanto, proporcionar un mecanismo para promover la mezcla en áreas de circulación. Los procesos de mesoescala que se dan en el Golfo de Vizcaya son muy relevantes desde el punto de vista biológico.

#### **2.1.2.1.2 Afloramiento y hundimiento costero**

El afloramiento costero es el proceso hidrodinámico más significativo durante la primavera y el verano en el Golfo de Vizcaya y la costa oeste de la península Ibérica. Se desarrolla entre los meses de abril y octubre en respuesta a los persistentes y estables vientos del norte (Wooster et al., 1976; Fiúza et al., 1982; Blanton et al., 1984). Durante un evento de afloramiento, cuando el viento sopla sobre la superficie del mar, la capa de agua superficial tiende a desplazarse en su misma dirección. En el hemisferio norte, debido al efecto de Coriolis, después de un cierto tiempo se produce un transporte neto de la capa de agua superficial hacia la derecha con respecto a la dirección del viento (transporte de Ekman). Cuando el viento sopla paralelo a la costa, y ésta queda a su izquierda, el desplazamiento de la capa superficial de agua es hacia mar abierto, la continuidad requiere que esta agua transportada mar adentro sea sustituida por agua

costera de niveles más profundos (aguas sub-superficiales más frías y con mayor contenido en sales y nutrientes). Esto ocurre dentro de una banda estrecha cuya anchura es del orden de 10 km y depende de la estratificación. Como el agua que aflora es más fría que el agua superficial de alrededor, es fácilmente detectable mediante imágenes obtenidas con sensores remotos, de temperatura superficial del mar (Figura 2.1.2.1.2.1). Este proceso se conoce como afloramiento costero y, en la zona Cantábrica está producido por vientos de componente oeste. Este afloramiento de aguas sub-superficiales ricas en sales y nutrientes da lugar a un incremento de su concentración en la capa superficial, iluminada, que es donde tiene lugar el desarrollo del fitoplancton (Cabanas, 2000).

Los procesos de afloramientos costeros a lo largo del litoral cantábrico se ven favorecidos también por vientos de componente este principalmente en primavera y verano (Gil, 2008; Lavín et al., 1998; Llope et al., 2003). Los eventos de afloramiento también han sido descritos para la parte occidental del sur del Golfo de Vizcaya (Botas et al., 1990; Lavín et al., 1998). En Santander (en el sureste del Golfo de Vizcaya), se hacen evidentes en junio. La intensidad del afloramiento va disminuyendo hacia Santander que se considera el límite del afloramiento ibérico (Molina, 1972).

En la costa francesa del Golfo de Vizcaya, se han descrito también eventos de afloramiento. Puillat et al. (2004, 2006) describen repetidos procesos de afloramiento en el sur de la costa de Bretaña, relacionados con vientos del norte-noroeste.

En otoño e invierno, son frecuentes en el Golfo de Vizcaya, los vientos del sur y del oeste, siendo sus velocidades las más fuertes del año. Estos vientos aumentan la densidad de las aguas superficiales, reactivan las corrientes del este y del noroeste junto con el predominio del hundimiento en la esquina sureste del Golfo de Vizcaya.

### **2.1.2.1.3 Masas de Agua**

La mayoría de las masas de agua en el Golfo de Vizcaya se han originado en el Atlántico Norte, incluyendo las que se han transformado después de mezclarse con el agua que fluye del Mediterráneo a través de Gibraltar. La parte norte del Golfo de

Vizcaya es también un área de formación de aguas invernales debido a la fuerte convección vertical, con una marcada variabilidad interanual (Pollard et al., 1996).

Según Valencia et al. (2004), las masas de agua presentes en el Golfo de Vizcaya pueden describirse como: aguas superficiales y aguas superiores, constituidas por Aguas Centrales del Atlántico Noreste (ENACW) más o menos modificadas; aguas intermedias, principalmente constituidas por Aguas Mediterráneas (MW); y aguas profundas constituidas por las Aguas Profundas del Atlántico Norte (NADW).

La plataforma continental en el Golfo de Vizcaya se caracteriza por presentar una zonificación térmica marcada, donde las aguas en la parte occidental, debido a la influencia oceánica son más frías que la parte oriental donde la influencia continental es mayor (Figura 2.1.2.1.2.1). Otra característica importante es que éste área está sometida a una fuerte estacionalidad, por lo que el ciclo anual de temperatura superficial se puede dividir en dos periodos principales: un periodo de diciembre a abril en el que las isotermas siguen el patrón general del Atlántico Nororiental, caracterizado por un gradiente de temperatura meridional, y otro periodo de junio a octubre, en el que el Golfo de Vizcaya se aísla y desarrolla un patrón independiente en la distribución de isotermas.

El rango promedio de temperatura de la superficie entre el verano y el invierno es de aproximadamente 4 ° C (Valdés et al., 1991), en la parte oriental y debido a la influencia del continente (Valencia et al., 2004), las temperaturas son más altas en verano y más bajas en invierno con respecto a las zonas próximas (efecto bahía). En la plataforma continental, en superficie (10 m) destaca la existencia de un máximo característico de verano (agosto) y un mínimo a finales del invierno (febrero-marzo), siendo la amplitud del ciclo de aproximadamente 8,5 ° C (entre 12,8 y 21,3 ° C). En niveles más profundos de la columna de agua, este máximo se produce más tarde en el año y la amplitud del ciclo es reducida (Cabanas et al., 2003).

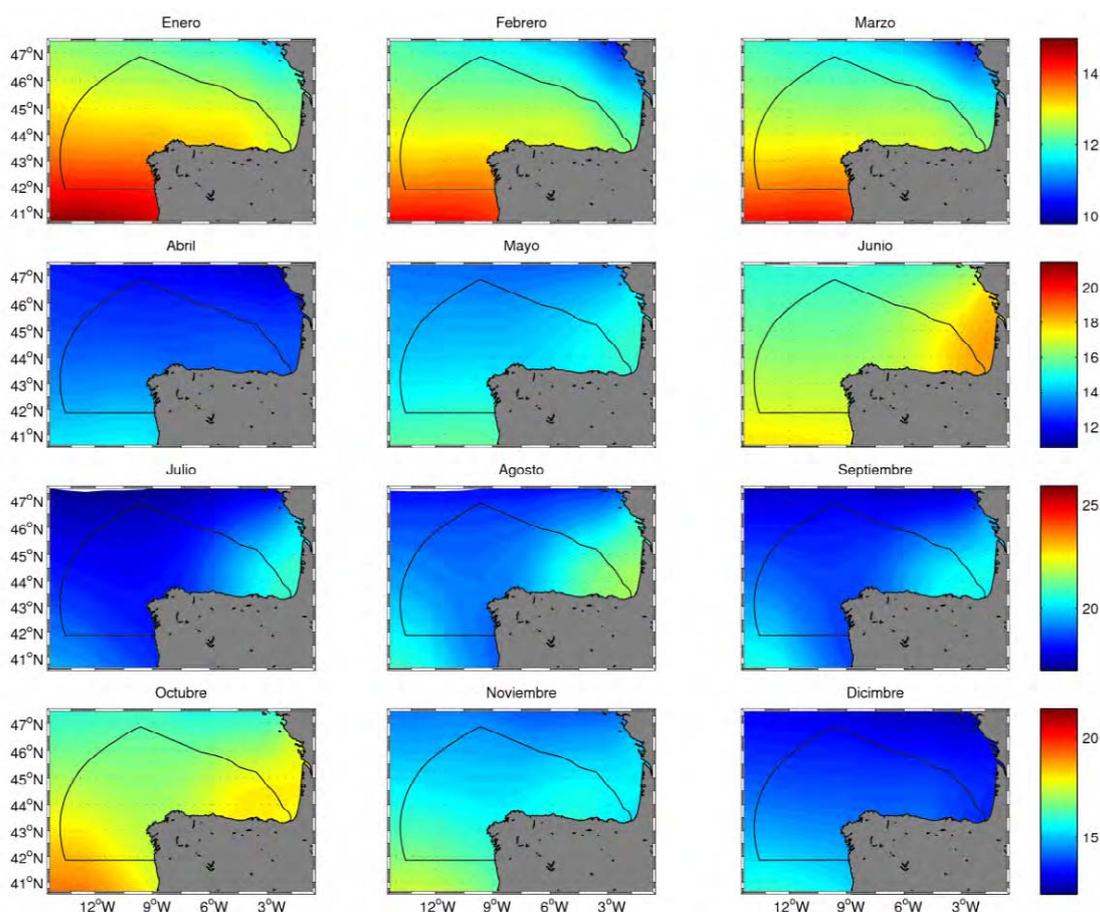


Figura 2.1.2.1.2.1. Promedio de largo término de la señal SST en el Golfo de Vizcaya a partir de la base de datos NOAA\_OI\_SST\_V2 (Lavín et al., 2012).

La salinidad superficial está más influenciada por fenómenos de tipo advectivo que se ve acentuada en la plataforma por las descargas de los ríos franceses. Estas descargas son más acentuadas en verano por lo que el mínimo de salinidad en el Cantábrico se alcanza en esta época. Estas advecciones de agua dulce producen variaciones significativas en el ciclo estacional de salinidad. En primavera y verano, debido a la contribución de las aguas continentales y a la advección de aguas de baja salinidad del este, se observan en gran parte de la plataforma continental valores bajos de salinidad en la superficie. En cambio, a finales de otoño e invierno el patrón de salinidad de la capa superficial de la parte sur del Golfo de Vizcaya se ve afectado por la advección de agua atlántica del oeste de la Península Ibérica.

### **2.1.2.2 Condiciones meteorológicas**

La circulación atmosférica en el Golfo de Vizcaya, está condicionada por la existencia de dos centros de actividad principales: el Anticiclón de las Azores, con aire tropical marítimo, y una zona de bajas presiones, cerca de Islandia, que canaliza las borrascas del frente polar y transporta aire polar marítimo (la Depresión de Islandia). Esta disposición de los sistemas atmosféricos fuerza la presencia de vientos predominantes de componente oeste-suroeste, siendo más intensos en invierno y de menor intensidad y regulares en verano, esta situación facilita la penetración de masas de aire húmedas procedentes del Atlántico, favoreciendo la pluviosidad. Debido a esta configuración, esta región se caracteriza por una marcada estacionalidad con vientos predominantes de componente Norte y Nordeste en primavera y verano, y del suroeste en otoño e invierno (Lavín et al., 1990, 2000; González-Pola, 2006).

En primavera y en verano el anticiclón de las Azores se extiende hacia Islandia, estableciéndose una zona de bajas presiones al este de las islas Británicas, dando lugar a un régimen de vientos suaves o moderados del noreste que soplan sobre las aguas del Golfo, con una circulación débil sobre la mayoría de la Península Ibérica. En invierno, en cambio el anticiclón se haya sobre el continente, estableciéndose entonces una zona amplia de bajas presiones en el Atlántico Norte, causando un régimen de vientos predominantes del suroeste sobre gran parte del Golfo de Vizcaya. La temperatura de la masa continental europea disminuye, mientras que la temperatura del océano Atlántico permanece estable. Este fenómeno, unido a la convergencia de las aguas cálidas provenientes de la corriente del Golfo con las aguas frías de la corriente de Labrador, da lugar a la creación de un frente atmosférico, el frente polar, y a la formación de profundas depresiones sobre el océano Atlántico, conocidas como “borrascas noratlánticas”. En invierno, las borrascas de este frente polar traen lluvias y frío, caracterizando el régimen de precipitaciones y de caudales de los ríos que desembocan en el Golfo de Vizcaya.

## **2.1.3 CARACTERÍSTICAS BIOLÓGICAS DEL ECOSISTEMA PELÁGICO**

### **2.1.3.1 Consideraciones generales**

El término "pelágico" deriva de la palabra griega pelagos, que significa océano, utilizada para nombrar a una de las dos grandes divisiones ecológicas del mar, el dominio pelágico.

El término pelágico se aplica a los organismos que viven en las aguas libres, sin contacto con el fondo. La zona pelágica comprende la región nerítica, encima de la plataforma continental, y la región oceánica, más allá de ella. Los peces pelágicos pueden dividirse en dos grupos en relación con la región donde se encuentran: los pelágicos costeros y pelágicos oceánicos, y el primero aún se puede subdividir en litorales y en costeros propiamente dichos.

El medio pelágico en general y más concretamente el costero o litoral es un medio relativamente inestable, con grandes fluctuaciones espacio-temporales de sus características físico-químicas, por lo que las especies típicas que habitan en él han de estar perfectamente adaptadas a tal variabilidad.

Las particularidades físicas y oceanográficas del área de estudio descritas anteriormente repercuten en los procesos de producción biológica. El Golfo de Vizcaya está sujeto a un ciclo climático estacional que afecta directamente al ecosistema pelágico a través de tres factores interrelacionados: la cantidad de luz solar, el intercambio de calor con la atmósfera y las fuerzas mecánicas en la superficie marina ejercidas por el viento. El resultado de estas fuerzas produce un patrón regular de condiciones hidrográficas caracterizado por una mezcla de aguas en invierno y una estratificación en verano. El ciclo anual del fitoplancton y zooplancton (descritos en la siguiente sección) está gobernado por esta alternancia entre la mezcla y la estratificación de la columna de agua (Fernández & Bode, 1991; Valdés et al., 1991), estrechamente ligadas al afloramiento. El afloramiento provoca una elevada producción biológica y consecuentemente altas concentraciones de consumidores de zooplancton como las especies pelágicas y entre ellas la especie objetivo de este estudio, la anchoa. La intensidad de los afloramientos, y en menor medida otros factores como la estabilidad del agua, zonas de retención de las

corrientes y otras estructuras de mesoscala (plumas de los ríos y remolinos), actúan sobre numerosos procesos biológicos como el reclutamiento, la mortalidad y la disponibilidad de alimento para diversas especies pelágicas (Cabanas & Porteiro 1998; Allain et al., 2001; Bode et al., 2003; ICES, 2004a; Villamor et al., 2004). En los Capítulos 3 y 4 de esta Memoria se analizan los efectos de los factores medioambientales en los procesos de crecimiento y reclutamiento de la anchoa.

### **2.1.3.2 Dinámica del fitoplancton y zooplancton**

El aumento de fitoplancton en el Golfo de Vizcaya tiene lugar durante la transición entre el verano y el invierno, debido a la concurrencia de la elevada disponibilidad de luz y nutrientes en la capa superficial. El desarrollo del fitoplancton en aguas de la plataforma del Golfo de Vizcaya se ve afectado por los aportes de aguas de origen continental y por otros procesos hidrográficos. Los valores más altos de concentración de clorofila-a (Chl-a), que es utilizada universalmente como una medida de la biomasa de fitoplancton, se producen sobre la plataforma continental, especialmente al final de invierno y principios de primavera. En las aguas oceánicas del Golfo de Vizcaya en cambio, se observa un único máximo de clorofila superficial en primavera.

El ciclo anual de abundancia y biomasa de zooplancton en el Golfo de Vizcaya presenta una patrón estacional, con un máximo principal en primavera, que se correspondería con la proliferación de fitoplancton, y otros máximos secundarios en verano y otoño (Valdés et al., 2007). Este máximo de primavera suele ocurrir para algunas especies antes, en la región oriental que en la occidental del Golfo de Vizcaya (Bode et al., 2012), esto es debido posiblemente a las mayores temperaturas que se alcanzan en la parte interna del Golfo, que podrían favorecer el desarrollo de los estadios tempranos de estas especies. En invierno los valores de abundancia y biomasa son más bajos. Aunque este patrón estacional se puede ver alterado en función de las características hidrográficas y topográficas descritas anteriormente, especialmente en las zonas costeras y en los estuarios, donde la influencia de los afloramientos y los aportes de aguas de origen continental modifican la concentración de nutrientes, así como la estructura de la columna de agua. En las aguas oceánicas del Golfo de Vizcaya, la abundancia y biomasa del zooplancton es menor que en los ambientes neríticos y costeros (Valdés et

al., 2001), no produciéndose en estas aguas el desove de las especies pelágicas principales que habitan en el Golfo de Vizcaya, concentrándose los huevos y larvas de sardina, caballa y jurel en la plataforma.

### 2.1.3.3 Peces pelágicos

La especie objeto de este estudio se engloba en el grupo de pequeños pelágicos, es decir, aquellas que desarrollan su ciclo biológico de manera independiente del fondo, distribuyéndose la mayor parte de ellas sobre las aguas de la plataforma continental, lo que hace que también se las denomine pelágicos costeros. Los peces pelágicos pertenecen al necton, es decir, son animales capaces de nadar activamente y cuyo desplazamiento no está determinado por las corrientes de agua.

La situación geográfica del Golfo de Vizcaya favorece la diversidad de ictiofauna pelágica, cohabitando en sus aguas especies típicas de aguas frías noratlánticas como el arenque (*Clupea harengus*) con aquellas de aguas más templadas y subtropicales como el estornino (*Scomber colias*).

Los peces pelágicos pequeños se distinguen por su bajo nivel trófico. Se alimentan de fitoplancton y zooplancton en zonas de afloramientos (Bas, 1995). Presentan un crecimiento rápido, reproducción temprana y vida corta, dando lugar a poblaciones muy grandes y variables según la fuerza de las generaciones. La dinámica de la población de estas especies está dominada por la fortaleza de la generación que nace cada año (reclutamiento). Además de la especie objetivo de este estudio, la anchoa (*Engraulis encrasicolus*), otras especies representativas de este grupo en el Golfo de Vizcaya son la sardina (*Sardina pilchardus*) y el espadín (*Sprattus sprattus*).

Los peces pelágicos medianos se caracterizan por una gran flexibilidad en los requerimientos tróficos con respecto a peces pelágicos pequeños, están asociados a zonas de alta productividad, pero con una relación más débil y menos directa que la de los peces pelágicos pequeños (Bas, 1995). Se alimentan principalmente de grandes copépodos y mesozooplancton. Estos pelágicos presentan una gran flexibilidad en su comportamiento, son buenos nadadores y realizan grandes migraciones por motivos tróficos o reproductivos. Presentan un ciclo de vida más largo y las poblaciones están

compuestas por varios grupos de edad. Todas estas características favorecen la estabilidad en la abundancia de estas especies (Bas, 1995). En el Golfo de Vizcaya, las más importantes son la caballa (*Scomber scombrus*) y el jurel negro (*Trachurus trachurus*); y otras especies más comunes en aguas templadas y subtropicales, como el estornino (*S. colias*), el jurel blanco (*T. mediterraneus*) y el jurel azul (*T. picturatus*).

Los peces pelágicos migratorios son de grandes dimensiones y fuertes nadadores, lo que les permite realizar largas migraciones. Se posicionan en los niveles más altos de la cadena trófica, alimentándose de los peces pelágicos pequeños y medianos. En el Golfo de Vizcaya, las especies más características son el atún blanco (*Thunus alalunga*) y el atún rojo (*Thunnus thynnus*). También pueden encontrarse otros atunes o peces túnidos como el patudo (*Tunus obesus*), el bonito del Atlántico (*Sarda sarda*), el atún barrilete (*Euthynnus pelamis*) y el pez espada (*Xiphias gladius*).

En el Capítulo 5 de esta Memoria se hace una caracterización de la comunidad de peces pelágicos asociados a la anchoa en el Golfo de Vizcaya, durante el otoño.

## 2.2 DESCRIPCIÓN DE LA ESPECIE

### 2.2.1 TAXONOMÍA Y MORFOLOGÍA

La anchoa europea (*Engraulis encrasicolus*, Linnaeus, 1758), pertenece a la Clase Osteictios (Actinopterigios), Orden Clupeiformes, Familia Engraulidae (Figura 2.2.1.1)

Presenta un cuerpo estilizado y comprimido, más grueso a lo largo del dorso que a lo largo del vientre, desprovisto de quilla; la mandíbula superior es más larga que la inferior, la fisura de la boca se extiende hacia atrás, hacia el borde posterior del ojo; el ojo no tiene párpados; hay dos escamas grandes en la base de la aleta caudal, éstas no forman una protuberancia en forma aserrada a lo largo del estomago; la aleta dorsal empieza a media longitud entre el hocico y la base de la aleta caudal, delante de la aleta pélvica. De color verdoso por encima, plateado por debajo. De vivo presenta una franja gris-azulada que divide la parte oscura superior de la parte plateada inferior (Lythgoe, J. & Lythgoe, G., 1991).



Figura 2.2.1.1. Anchoa europea, *Engraulis encrasicolus* (Froese & Pauly, 2000).

### 2.2.2 CARACTERÍSTICAS BIOLÓGICAS DE LA ANCHOA

#### 2.2.2.1 Consideraciones generales

Las especies de engráulidos entre los que se encuentra la anchoa, son lo que MacArthur & Wilson (1967), denominaron estrategias de la r son especies que presentan unos ciclos de vida cortos (raramente viven más de tres años), se caracterizan por presentar unos períodos de reproducción ajustados en el espacio y tiempo a los momentos de máxima

producción primaria (por lo general asociados al desarrollo de los blooms fitoplanctónicos), por lo que en las áreas de afloramientos costeros de tipo estacional se concentran grandes poblaciones de esta especie. Presenta además, un crecimiento rápido, una elevada fecundidad y una mortalidad natural alta y muy variable. Por lo general, el tamaño de la población es propenso a grandes fluctuaciones del número de individuos. Estas características vitales les permiten recuperarse rápidamente ante condiciones adversas que en un momento dado pueden diezmar sus poblaciones.

#### **2.2.2.2 Reproducción**

El área de puesta de la anchoa en el Golfo de Vizcaya, está limitada a las costas Cantábrica y Francesa (se extiende por toda la plataforma y talud continental francés por debajo de los 47° 30N, y a lo largo de la costa cantábrica hasta los 6° W é incluso en aguas oceánicas.). Sin embargo la puesta tiene lugar principalmente en dos áreas: el área principal está situada en el estuario del Garona (entre la latitud 45°N y 46°30N), y la segunda localizada entre la latitud sur 44°30N hasta la costa española y desde la costa francesa hasta la longitud 3°E (Motos, 1996).

La anchoa del Golfo de Vizcaya parece seleccionar un hábitat estable relacionado con las plumas de agua de baja salinidad provenientes de las desembocaduras los grandes ríos (Garona y Adour), los frentes de talud y plataforma y los giros anticiclónicos (SWODDIES), donde se produce un incremento de la productividad (Motos, 1996; Allain et al., 2001). Estos factores junto con otros fenómenos como es el afloramiento costero (Borja et al., 1996, 1998; Allain et al., 1999) hacen que el área sea altamente productiva durante la primavera y el verano, lo que puede favorecer las actividades de desove y supervivencia de larvas. Así mismo, la población de anchoa muestra una selección del hábitat de desove denso-dependiente de la abundancia. El área de puesta asociado a los grandes estuarios del sureste del Golfo de Vizcaya parecen conformar un refugio favorable para el mantenimiento de la población aun en condiciones ambientales adversas (Motos, 1996) (Figura 2.2.2.2.1).

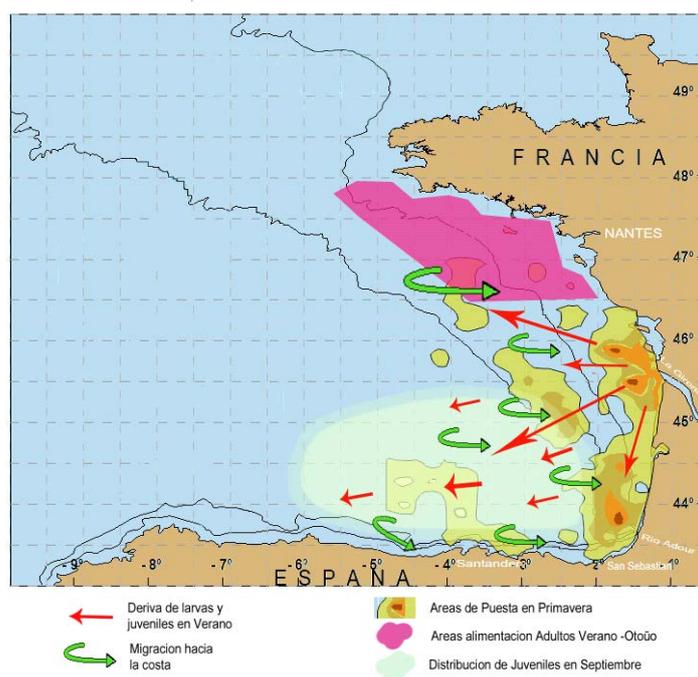


Figura 2.2.2.2.1. Descripción del ciclo de vida de la anchoa. Las áreas de puesta quedan limitadas a las costas Cantábrica y Francesa, influenciados por las corrientes de talud y las plumas fluviales. Figura modificada de Motos et al. (1996) (ICES, 2004a).

La anchoa realiza la puesta en el Golfo de Vizcaya entre marzo y agosto con un pico de mayor intensidad de desove que se produce entre los meses de mayo y junio (Sanz & Uriarte, 1989; Motos et al., 1996). El periodo de puesta corresponde a un rango preferencial de temperatura de 14 a 18°C que coinciden con las tasas máximas de calentamiento y el comienzo de la estratificación vertical en el Golfo de Vizcaya (Motos et al., 1996; Allain et al., 2001; Planque et al., 2007).

Numerosos autores han señalado que la anchoa alcanza la primera madurez sexual cuando tienen un 1 año de edad (Furnestin, 1945; Cort et al., 1976; Lucio & Uriarte, 1990). Cerca del 100% de los individuos de la población de anchoa alcanza la madurez durante la estación reproductiva, aunque las anchoas de un año de edad de menor tamaño maduran un poco más tarde. La anchoa pone entre las 19:00 y las 6:00 horas (GMT) con un pico alrededor de la medianoche (00:00 horas GMT). La anchoa es un ponedor múltiple con fecundidad indeterminada. Los ovocitos experimentan vitelogénesis “de novo” durante toda la estación de puesta (Motos, 1996).

### **2.2.2.3 Reclutamiento**

Ecológicamente, el término reclutamiento define la incorporación de un organismo hacia un periodo de vida definido dentro del ciclo de vida de su población (Hixon & Webster, 2006). Por lo tanto, la connotación posterior se refiere al período de la vida al cual entran los organismos, por ejemplo, reclutamiento larval, reclutamiento juvenil, reclutamiento al stock reproductivo, etc.

Una de las características más importantes de esta especie, son las enormes fluctuaciones interanuales de la abundancia de su población con una alta y variable mortalidad natural, debidas principalmente a las grandes variaciones del reclutamiento, que son dirigidas principalmente por factores medioambientales (Villamor et al., 2007).

El reclutamiento y las variables que lo afectan, son componentes esenciales en la dinámica de las poblaciones. La abundancia de individuos adultos de una especie dependerá de la supervivencia de sus juveniles los cuales a su vez, pueden estar sustentados en la supervivencia y reproducción de los adultos.

El reclutamiento de los pequeños pelágicos esta generalmente mal correlacionado con el tamaño del stock adulto desovante (Lasker, 1985; Cochrane & Starfield, 1992; Cochrane & Hutchings, 1995). Hjort (1914) fue el primero en proponer un enlace entre la alimentación, la supervivencia larvaria y el reclutamiento. Su trabajo dio lugar a un cambio de paradigma en los estudios sobre el reclutamiento, y que ahora generalmente se centra menos en la accesibilidad de los peces adultos a la pesquería, sino más bien poner mayor énfasis en el estudio de las etapas del ciclo vital tempranos de las poblaciones para identificar los factores que afectan el éxito del reclutamiento (Solemdal & Sinclair, 1989). Por ello, a lo largo de los años se han desarrollado distintas hipótesis de reclutamiento describiendo los factores que pueden controlar los estados tempranos de los peces pelágicos. Algunas de estas hipótesis asociadas al crecimiento serían, la hipótesis “growth-mortality” (Anderson, 1988), asume que la variabilidad del crecimiento está relacionado con las tasas de mortalidad; la hipótesis “bigger is better” (Miller et al., 1988), el tamaño influye para ser objeto de presa, las larvas más grandes y de más rápido crecimiento tienen mayores probabilidades de sobrevivir debido a las mayores probabilidades de evitar la depredación y/o encontrar a

sus presas; hipótesis “stage duration” (Houde, 1987), la duración de las etapas del desarrollo también influye en la supervivencia, y su duración está directamente relacionada con el crecimiento, las larvas de más rápido crecimiento son vulnerables a la depredación por un período de tiempo más corto; la hipótesis “growth-selective predation” (Takasuka et al., 2003), se evidencia que la depredación ejercida sobre las larvas de anchoa es selectiva en función de la capacidad potencial del crecimiento larvario, esta última hipótesis es desarrollada en el Capítulo 3 de esta Memoria.

Uno de los factores denso-dependientes considerados relevantes en la dinámica del reclutamiento es la reproducción, que al igual que el proceso de reclutamiento, presenta variaciones anuales relacionadas con el potencial reproductivo de los individuos a diferentes edades y tallas, ocasionando fluctuaciones en la progenie y, por lo tanto en el reclutamiento (Victor, 1986). En el Capítulo 4 de esta Memoria se analizan estos aspectos.

#### **2.2.2.4 Crecimiento**

##### **2.2.2.4.1 Consideraciones generales**

La determinación de la edad es un paso fundamental para el conocimiento de la biología de las especies y para una adecuada ordenación pesquera.

La técnica que se utiliza en el estudio de asignación de la edad para la anchoa es el examen de los otolitos. Los otolitos son concreciones de carbonato cálcico que se encuentran situadas en la cámara auditiva de los peces óseos (Osteictios) y forman parte del sentido del equilibrio y la audición de los peces (Popper et al., 2005). Existen tres clases de otolitos: *lapillus*, *asteriscus* y *sagitta*. El otolito *sagitta* es el que se utiliza para la asignación de la edad en la anchoa. En los otolitos se observan zonas concéntricas opacas alternando con otras translúcidas ó hialinas, correspondiendo las bandas opacas a periodos de crecimiento rápido y las translúcidas a etapas de crecimiento más lento. Estos contrastes son utilizados para la determinación de la edad. En la primera etapa del desarrollo, cuando el crecimiento es rápido é intenso, las bandas opacas son más anchas que las hialinas, pero estas diferencias van disminuyendo. La primera banda opaca es notablemente más ancha que las otras. Sin embargo, factores

como variaciones anormales en la temperatura, condiciones de puesta, alimentación ó enfermedades, parecen incidir, bien sobre la anchura de los anillos ó bien en la formación de falsos anillos de crecimiento (Pannella, 1980; Casselman, 1987; Morales-Nin, 1987). Esto da lugar a que el lector cuando interpreta la estructura de los anillos de crecimiento, tiene que tener muy en cuenta todas estas fuentes de variación que deben afectar la naturaleza de la formación de los anillos anuales.

La validación de los métodos utilizados para la asignación de la edad siempre es necesaria (Beamish & McFarlane, 1983), ya que el uso de tasas de crecimiento incorrectas puede causar grandes errores en las estimaciones de la producción del stock (Ricker, 1969). Por ello, será preciso comprender con detalle los procesos de deposición de los anillos de crecimiento sobre los otolitos de la especie estudiada.

#### **2.2.2.4.2 Crecimiento anual**

El crecimiento de la anchoa del Golfo de Vizcaya ha sido estudiado por diversos autores Guérault et al. (1973, 1974, 1978); Cort et al. (1976, 1979); Cendrero et al. (1981), Junquera & Pérez-Gándaras (1992); Uriarte et al. (1996); Uriarte et al. (2016).

La anchoa crece muy rápido durante el primer año de vida, duplicando su peso del primero al segundo año de vida. El crecimiento medio máximo alcanzable en talla, viene a ser de 18.3 cm (Uriarte et al., 1996).

La determinación de la edad se efectúa sin conocimiento a priori de la talla del ejemplar. La fecha de cumpleaños convencional utilizada con la anchoa para aumentar en un año la edad asignable a un otolito es la del 1 de enero. Esta fecha coincide en nuestras latitudes con el invierno (periodo habitual de detención del crecimiento en los peces y de formación de anillos hialinos) y con la apertura de un nuevo periodo anual de gestión de esta pesquería. La fecha de nacimiento biológico se corresponde, sin embargo, con la primavera, época de reproducción de esta especie en el Golfo de Vizcaya. De esta manera, a primeros de año los ejemplares que se asignan al grupo de un 1 año de edad tienen en su mayoría entre 6 y 8 meses de edad, según la fecha concreta de su eclosión. La asignación de la edad se hace en función del número de zonas de crecimiento anual completas (anillos traslucidos y/o bandas opacas) presentes y el tipo de borde del otolito

característico de cada época del año (por lo que es imprescindible conocer la fecha de captura del ejemplar). Las zonas preferentes de lectura de la edad en el examen de los otolitos son las del lado posterior y ventral.

El establecimiento de estos criterios de determinación de la edad de la anchoa del Golfo de Vizcaya, han tenido lugar en diferentes intercambios internacionales de otolitos y talleres de determinación de edad (Uriarte et al., 2006; ICES, 2009a). El método fue adoptado de manera explícita en el taller de determinación de edad en 2002 (Uriarte et al., 2002) basado en los estudios de validación de Uriarte (2002), y actualmente corroborado y actualizado en Uriarte et al. (2016). En la Figura 2.2.2.4.2.1 se muestran otolitos de anchoa de diferentes edades. El método se basa en el conocimiento del patrón estándar de crecimiento anual de los otolitos de anchoa, del proceso de formación del borde y de los falsos anillos (checks) más frecuentes y esperables encontrar.

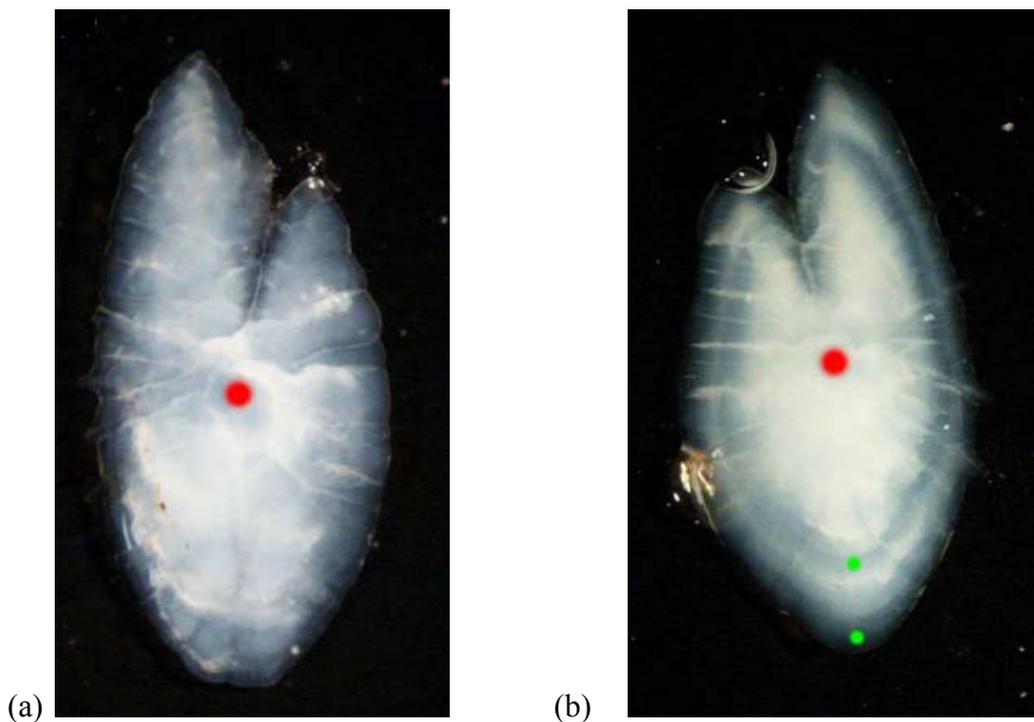


Figura 2.2.2.4.2.1. Otolitos *sagitta* de dos ejemplares de anchoa a) individuo de edad 0 y Talla total 11.8 cm , b) individuo de edad 2 y Talla total 13.9 cm (ICES, 2009a).

#### **2.2.2.4.3 Crecimiento diario**

El estudio de los incrementos diarios en los otolitos de peces juveniles es un proceso complejo y que consume mucho tiempo, pero se está convirtiendo en una herramienta útil para determinar importantes características del ciclo vital temprano asociados con la edad y el crecimiento de los juveniles, como las fechas de la eclosión, las tasas de crecimiento diario, los patrones reproductivos y de reclutamiento, las tasas de mortalidad y asentamiento (Campana & Jones, 1992). La microestructura de los otolitos puede proporcionar información valiosa sobre la frecuencia de la formación de los anillos anuales, formación que puede ser corroborada por el conteo de los incrementos diarios, especialmente en peces juveniles en la que se asume la hipótesis de una secuencia de crecimiento ininterrumpido (Campana, 2001). La periodicidad diaria de la deposición de los microincrementos diarios se ha validado en las etapas tempranas de la vida de la anchoa en algunas áreas de distribución de esta especie. En el Golfo de Vizcaya, la deposición de los incrementos diarios se ha validado en huevos y larvas eclosionados y criados en el laboratorio bajo diferentes condiciones de temperatura (Aldanondo et al., 2008), así como, en juveniles salvajes marcados por inmersión en clorhidrato de oxitetraciclina (OTC) y criados hasta alcanzar la edad adulta durante un período de 2 años (Cermeño et al., 2003).

Se siguen los criterios para la determinación de la edad diaria recomendados en WKMIAS (ICES, 2013). Hay dos criterios de interpretación de los microincrementos diarios de la anchoa (Cermeño et al., 2008; Morales-Nin et al., 2010), según formen dobles bandas (llamado GBR) o bandas individuales (IMR). En el caso de la anchoa del Golfo de Vizcaya el método utilizado es el GBR (Figura 2.2.2.4.3.1). El conteo de los microincrementos de los otolitos se debe iniciar desde el primer incremento visible que corresponde al anillo de eclosión, a una distancia del núcleo de  $4.07 \pm 0.66 \mu\text{m}$  (Aldanondo et al., 2008). Se cuentan y se miden los incrementos diarios y el radio del otolito en un eje tomado desde el núcleo hasta la parte posterior del otolito en su eje más largo.

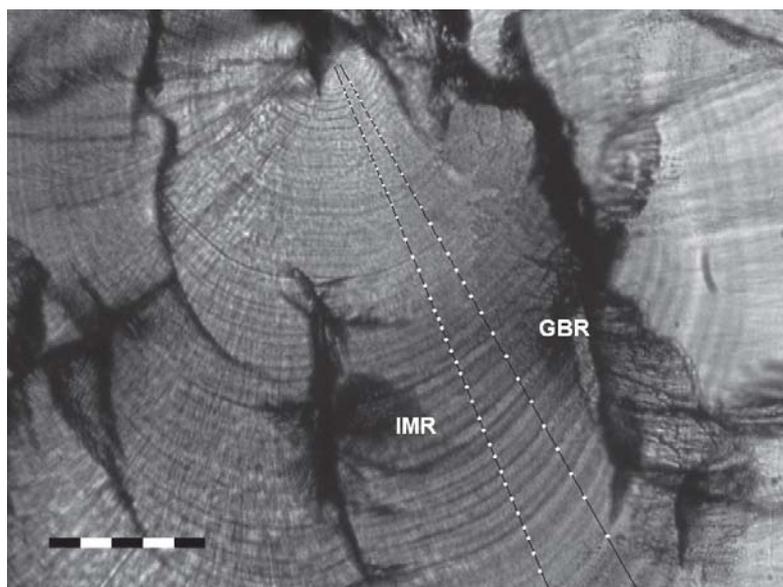


Figura 2.2.2.4.3.1. Corte sagital de un otolito anchoa, mostrando los dos métodos de lectura, GBR representa el método de doubles bandas, mientras que IMR representa el método de lectura por bandas individuales (Bar 100  $\mu\text{m}$ ) (Cermeño et al., 2008).

En la anchoa del Golfo de Vizcaya a través del estudio de los incrementos diarios se ha verificado también la posición del primer falso anillo (check) basándose en el estudio comparativo de los anillos traslúcidos medidos en otolitos de diferentes edades y el recuento de los anillos diarios en otolitos de anchoas juveniles (jóvenes de 1 año de edad) (Hernández et al., 2013a); y recientemente, se ha validado la posición del primer anillo anual en los otolitos de esta especie, basándose en un experimento de anchoas mantenidas en jaulas y recuento de los microincrementos (Aldanondo et al., 2015).

### **2.2.2.5 Alimentación y Depredación**

Como la mayoría de los Clupeidos, las larvas de anchoa tienen una alimentación bastante variada en los primeros estadios: fitoplancton, ciliados, tintínidos, huevos de copépodos y larvas de moluscos. En esta fase es cuando el tamaño de las presas con relación al tamaño del cuerpo es mayor. La alimentación de los adultos es por filtración, aunque en laboratorio se ha observado que las presas pueden ser engullidas activamente. En individuos adultos domina una dieta zooplanctófaga (larvas de crustáceos), aunque el fitoplancton (diatomeas *Chaetoceros* y *Fragilaria*) ocasionalmente puede aparecer en el estómago en grandes cantidades (Plounevez & Champalbert, 1999).

La anchoa es un componente clave en la cadena alimentaria costera, se alimentan de zooplancton y por lo tanto ocupan un bajo nivel trófico, su pequeño tamaño y las altas abundancias locales, hacen de esta especie una presa importante para una variedad de otras especies pelágicas, demersales, cetáceos y aves marinas (Preciado et al., 2008; Goñi et al., 2011; López et al., 2012). Además de las interacciones de depredadores en los adultos, en los últimos años se está prestando mayor atención al papel que la depredación intragremial puede tener en la supervivencia de las etapas tempranas de la vida de la anchoa (Irigoien & Ross, 2011), y la influencia potencial de la sardina predando los huevos de anchoa (Bachiller et al., 2015). Sus depredadores más habituales en el Golfo de Vizcaya son, la merluza y el verdel en invierno y primavera, y los túnidos en verano.

Se ha encontrado sardina, anchoa, caballa y jurel en la dieta de varias especies de cetáceos en el Golfo de Vizcaya (Santos et al., 1997; 2004; Meynier, 2004;), así como, en otras especies de peces como la merluza (*Merluccius merluccius*), atún, pez san Pedro (*Zeus faber*), etc. (Olaso et al., 1994; Cabral & Murta, 2002; López et al., 2012). La sardina y la anchoa además son consumidos por la caballa y el jurel (Cabral & Murta, 2002; Olaso et al., 2005). Por otra parte, una fracción de los adultos de caballa ejercen canibalismo sobre los juveniles y huevos de anchoa (Cabral & Murta, 2002; Olaso et al., 2004).

### **2.2.3 DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y MIGRACIONES**

#### **2.2.3.1 Consideraciones generales**

La anchoa europea (*Engraulis encrasicolus* Linnaeus, 1758), se distribuye por el Atlántico Norte hasta Noruega e Islas Británicas, toda la Europa occidental, Mediterráneo, Mar Negro y Azov, Sudáfrica, Golfo de Suez , Océano Índico occidental, Mauricio, Seychelles y Somalia (Whitehead et al., 1988), como se muestra en la Figura 2.2.3.1.1.



Figura 2.2.3.1.1. Distribución de *Engraulis encrasicolus* (FAO en Froese & Pauly, 2000).

En aguas del Atlántico Europeo, la población de anchoa europea del Golfo de Vizcaya (Subárea VIII), está principalmente localizado al este del Golfo de Vizcaya, desde el País Vasco hasta el sur de Bretaña y es considerado como un stock aislado de otras pequeñas poblaciones de anchoa europea situadas hacia en el Canal de la Mancha y de otras poblaciones al oeste de la península Ibérica (noroeste y suroeste de Galicia) (Magoulas et al., 2006; Zarraonaindia et al., 2012).

Dentro de la División VIIIc, ciertos autores, Junquera & Pérez-Gándaras (1993), han reportado diferencias morfológicas significativas entre la anchoa europea del noroeste de Galicia, Asturias y el País Vasco, y recientemente Borrell et al. (2012) mediante el uso de marcadores moleculares para ejemplares de esta especie provenientes de Galicia, Asturias y Cantabria, han señalado un cierto aislamiento genético de la anchoa europea en este área con respecto al resto de anchoas del Golfo de Vizcaya. Así mismo, se ha encontrado alguna heterogeneidad genética basada en alozimas entre la región de puesta en la desembocadura del Garona y otras regiones al sur del Golfo de Vizcaya (Adour y la costa Cantábrica) (Sanz et al., 2008).

A pesar de la existencia de cierta heterogeneidad genética y quizás una sub-población para la anchoa europea en algunas partes del Golfo de Vizcaya (Cantábrico occidental), hay abundantes evidencias de que la mayor parte de la población que habita en la parte oriental y al norte del Golfo de Vizcaya, muestran unos pulsos de reclutamiento

homogéneos y tienen unas dinámicas espaciales comunes a lo largo del año (Uriarte et al., 1996). Esto lleva al ICES a considerar que la anchoa europea en esta zona debe ser tratada como una sola población para su evaluación y gestión (ICES 2004b).

### 2.2.3.2 Distribución y migraciones

Cort et al. (1976) realizaron observaciones en distintas épocas del año, sobre todo en la época de reproducción en la que se observa una migración horizontal de los adultos hacia la costa. Esta migración se produce en primavera y a medida que avanza la estación y la temperatura del agua aumenta, al mismo tiempo que van desarrollándose las gónadas, los lugares de puesta van sucediéndose en distintas zonas.

Las anchoas adultas después de la estación de puesta desaparecen del suroeste del Golfo, primero las anchoas grandes y después las pequeñas, migrando en verano unas desde el interior del Golfo de Vizcaya hacia el norte a lo largo de la costa francesa y hacia el este a través del mar Cantábrico. Pasan el otoño en estas zonas y en el invierno migran en la dirección opuesta hacia el sureste del Golfo de Vizcaya (Prouzet et al., 1994) (Figura 2.2.3.2.1).

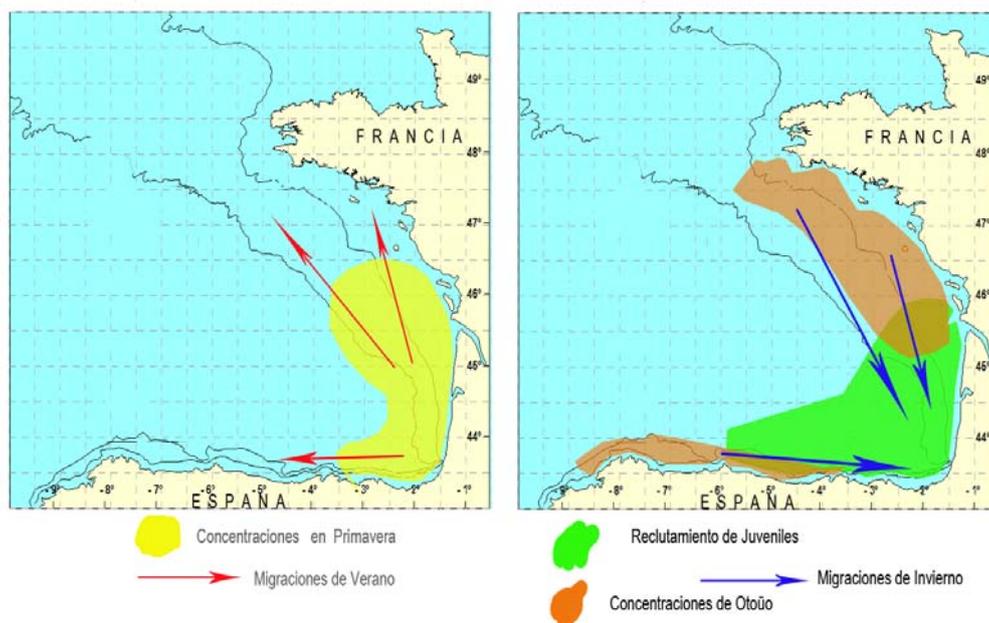


Figura 2.2.3.2.1. Migraciones estacionales de la anchoa y áreas donde se concentra la especie. Figura modificada de Prouzet & Luro, 1991.

Las anchoas adultas más grandes y/o más viejas (2 y más años de edad) empiezan antes su reproducción, a finales de abril y en todo mayo (13-14°C) y en aguas más oceánicas (asociada frecuentemente sobre el talud continental); más tarde a finales de mayo y en junio (16° C) hacen su puesta las anchoas más jóvenes y/o más pequeñas, que frezan normalmente en aguas más someras (Figura 2.2.3.2.2).

Una parte de las anchoas adultas del suroeste del Golfo, después de la puesta migran ciertos años hacia el oeste del Cantábrico dependiendo de los niveles de abundancia de la anchoa ó de las condiciones oceanográficas. Ciertos autores (Junquera, 1986; ICES 2004a) señalaron que la migración hacia el oeste no se realizaba desde el año 1968 debido a la reducción de la abundancia de la población, aunque en los últimos años, se han encontrado de nuevo presencia de poblaciones de anchoas hacia el oeste de Cantábrico en otoño, debido principalmente a la gran abundancia de anchoa registrada en 2014 y 2015 (ICES, 2015).

En síntesis se puede deducir una migración centrípeta de la anchoa adulta en invierno hacia el sudeste del golfo de Vizcaya para reproducirse en la primavera y una migración centrífuga en verano principalmente hacia el norte del Golfo de Vizcaya, pero a veces también hacia el oeste a lo largo de la costa Cantábrica, donde pasan el otoño.

Una vez que se ha producido la puesta, las larvas derivan en verano desde las áreas de puesta hacia el suroeste, influenciados por vientos del noreste. En otoño, los juveniles migran hacia las zonas de puesta que los originaron, influenciados por vientos del noroeste. En otoño-invierno las principales áreas de juveniles se encuentran en las áreas costeras francesas. El reclutamiento a la pesquería comercial ocurre principalmente entre septiembre y noviembre a lo largo de la costa Cantábrica (Cort et al., 1976; Uriarte et al., 1996) y francesa (Prouzet & Luro, 1991) (Figura 2.2.3.2.1).

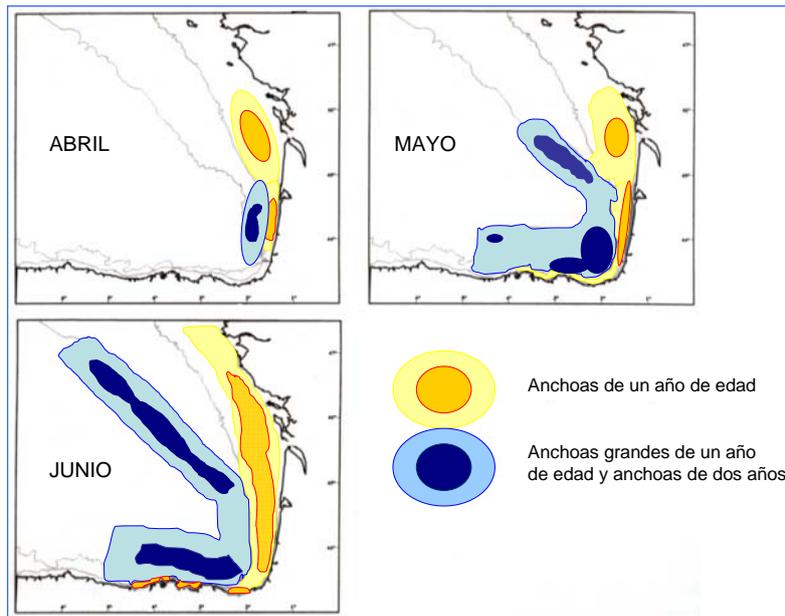


Figura 2.2.3.2.2. Esquema de la distribución espacial de la anchoa en la época de desove. En el mes de abril se produce el comienzo de la época de reproducción. En mayo es el pico temprano de desove y en el mes de junio el pico tardío de desove. Figura modificada de Motos et al. (1996).

Boyra et al. (2013) han definido la distribución espacial de juveniles en otoño, en dos grupos claramente distinguibles: un grupo de juveniles puros situados en el suroeste del Golfo, normalmente fuera de la plataforma o en la parte exterior de esta y que se encuentran aislados de los adultos y de la mayoría de las otras especies de pelágicos pequeños y ocupando los primeros 45 m de la columna de agua, con tallas menores de 6 cm. El otro grupo, el de los juveniles mezclados con o en proximidad con los adultos y con otras especies pelágicas, situados al noreste, en aguas de la plataforma y distribuidos más profundamente, con tallas mayores de 9 cm. En el Capítulo 3 de esta Memoria se describe la distribución espacial de los juveniles muestreados en otoño de 2006 y 2009.

Históricamente el stock ha cambiado su distribución, sufriendo la población una reducción a lo largo de la costa española hacia el este, implicando una reducción de las áreas de puesta (Junquera, 1984). La reducción de las zonas de puesta y la concentración de los cardúmenes reduce el rango de las condiciones medioambientales en la población haciendo más difícil su recuperación en los casos de desplome de la población (Bellier et al., 2004; Bernal et al., 2005).

Actualmente, la viabilidad del stock de anchoa depende de un hábitat esencial situado en frente del estuario del río Garona en la plataforma francesa. Ésta es un área importante de distribución juveniles en otoño/invierno, así como también una de las mayores áreas de reproducción para los que realizan por primera vez la puesta en primavera (Vaz & Petitgas, 2002).

Recientemente se ha sugerido que la compleja oceanografía de la región favorece el éxito del reclutamiento de la anchoa a través de un loophole (“resquicio”) espacial, donde los estadios larvarios tempranos son advectados fuera de la plataforma, evitando así las altas presiones predatorias, mientras que los juveniles retornan a la plataforma durante el otoño, soportando contracorrientes, una vez que estos han alcanzado la suficiente talla (Uriarte et al., 2001; Irigoien et al., 2007).

## **2.3 PESQUERIA DE LA ANCHOA EN EL GOLFO DE VIZCAYA**

### **2.3.1 DESCRIPCIÓN DE LA PESQUERÍA**

La anchoa europea (*E. encrasicolus*) es una de las especies pelágicas de mayor importancia en el ecosistema del Golfo de Vizcaya (Petitgas, 2010), pesquerías e industrias de comercialización y transformación dependen de ella y constituye uno de los principales recursos económicos para la flota de bajura del Cantábrico. Es el pez pelágico de vida corta de mayor importancia pesquera en España y Francia existiendo desde 1992 un acuerdo compartido entre Francia y España (acuerdo de Arcachon) para la pesquería de la anchoa en el Golfo de Vizcaya.

Las principales pesquerías dirigidas a anchoa en este área son los cerqueros españoles y los cerqueros y arrastreros pelágicos franceses. Ninguna de estas flotas son estrictamente dependientes de anchoa, ya que los barcos de ambos países tienen como objetivo también otras especies (Mulazzani et al., 2012). La pesquería de cerco española que opera en el Golfo de Vizcaya es una flota multiespecie que tradicionalmente distribuye su actividad en tres estaciones principales: caballa (invierno), anchoa (primavera) y atún (verano). La flota española dirigida a la anchoa opera principalmente en las divisiones VIIIc y VIIIb en primavera, mientras que la flota francesa (principalmente arrastreros pelágicos) opera en la División VIIIa en verano y en otoño, y en la División VIIIb tanto en invierno como en verano (Figura 2.3.1.1). Una pequeña flota de cerqueros franceses opera en el sur del Golfo de Vizcaya (VIIIb) en primavera y en el norte (VIIIa) durante el otoño (ICES 2014a).

La importancia de la pesquería de la anchoa tiene como consecuencia que se preste mucha atención a su biología, distribución y preferencias de hábitat de la especie, así como, estudiar los procesos físicos (ej. temperatura, profundidad) y biológicos (ej. distribuciones de nutrientes, clorofilas) implicados en la regulación de estas poblaciones.

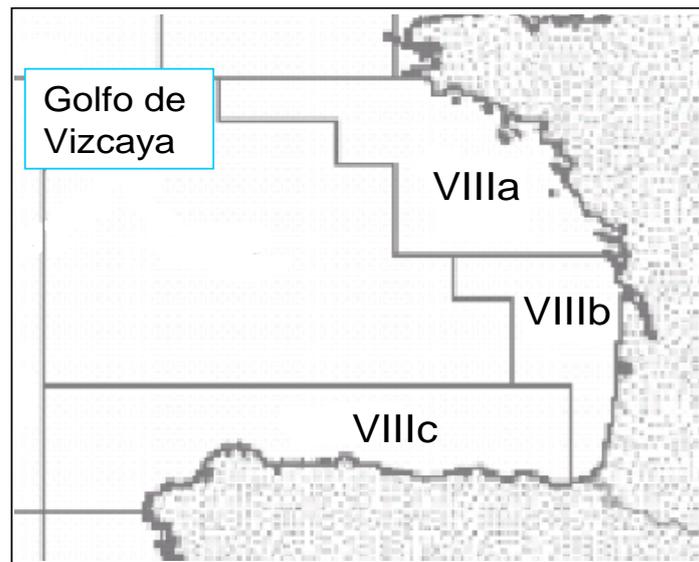


Figura 2.3.1.1. Divisiones estadísticas del ICES en el área del golfo de Vizcaya. Se indican las divisiones en donde se desarrolla la pesquería de la anchoa.

### 2.3.2 EVOLUCIÓN DE LA PESQUERÍA

La pesquería de la anchoa en el Golfo de Vizcaya ha generado históricamente una producción anual grande, que sobrepasaba las 80 000 t en 1965. Desde mediados de los 70 las capturas descendieron, siendo muy bajas en los años ochenta. Su área de distribución mostró una paralela reducción en comparación con años anteriores. En los 70 las capturas permanecieron en torno a 30 000 t con grandes variaciones (entre valores mínimos y máximos de 22 000 t y 48 000 t). En los 80 el stock experimentó serias caídas, con desembarcos menores de 5 000 t en 1982 y 8 000 t en 1986, y 10 000 t en 1981, 1985 y 1989. Los años 90 mostraron una mejoría con niveles similares a los años 70, con capturas de entre 20 000 t en 1991 y 40 000 t en 1993. Desde el año 2002 los niveles de las capturas han sido extremadamente bajos, entre 10 000 t en 2002 y 1 200 t en 2005. La población alcanzó niveles muy bajos respecto a los niveles observados durante los años 90, lo cual pudo achacarse a reclutamientos débiles desde el año 2001, en particular el reclutamiento de la clase anual de 2004 y también la de 2007 siendo los más bajos de la serie histórica (ICES, 2008a). En base a las evaluaciones, el ICES calificó al stock en riesgo biológico de hallarse con capacidad reproductora reducida. Esto resultó en un declive de la población y llevo al cierre

parcial de la pesquería en el segundo semestre de 2005 y 2006, y al cierre total durante 3 años de 2007 a 2009.

En 2010 la pesquería fue reabierto y las capturas fueron de 4 200 t en la segunda mitad de 2010 y 10 900 t en la primera mitad de 2011. Las capturas han ido aumentando progresivamente siendo en la segunda mitad de 2014 de 5 852 t y de 16 500 t en la primera mitad de 2015 (Figura 2.3.2.1) (ICES, 2015).

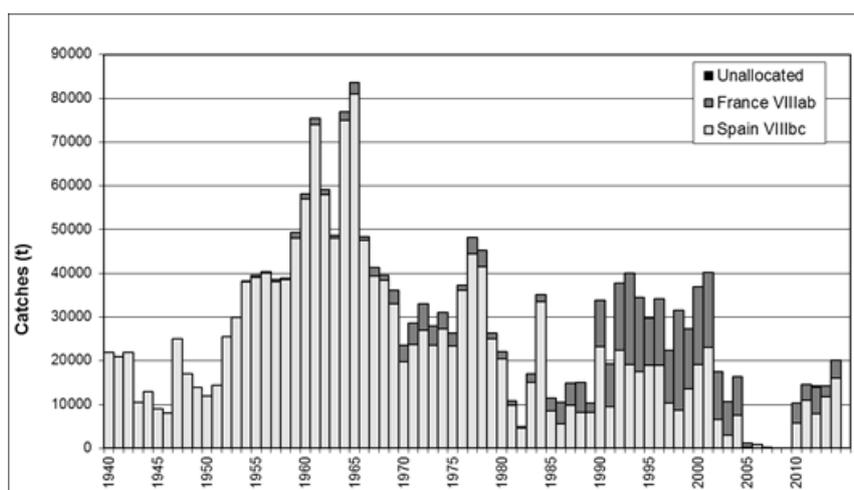


Figura 2.3.2.1. Evolución histórica de la pesquería de la anchoa desde 1940. Datos procedentes del grupo de trabajo de evaluación de stock de anchoa (ICES, 2015).

Espacialmente, la disminución de las capturas de anchoa en los años setenta, transcurrió en paralelo a una disminución hacia el este de su distribución a lo largo de la costa española (Junquera, 1986). Posteriormente, la disminución progresiva de las capturas en los años ochenta fue seguida por el declive de la flota de cerco española, que era hasta entonces el principal componente de esta pesquería. Desde finales de los años ochenta los arrastreros pelágicos franceses entraron en la pesquería y durante los años noventa y la actual década sus capturas son similares a las de la flota de cerco española. Cabe señalar que el desarrollo de la pesquería francesa estuvo acompañado por un cambio espacio-temporal de la distribución de las capturas, desarrollándose desde principios de los años noventa una pesquería de otoño en el norte de la plataforma francesa (Figura 2.3.2.2).

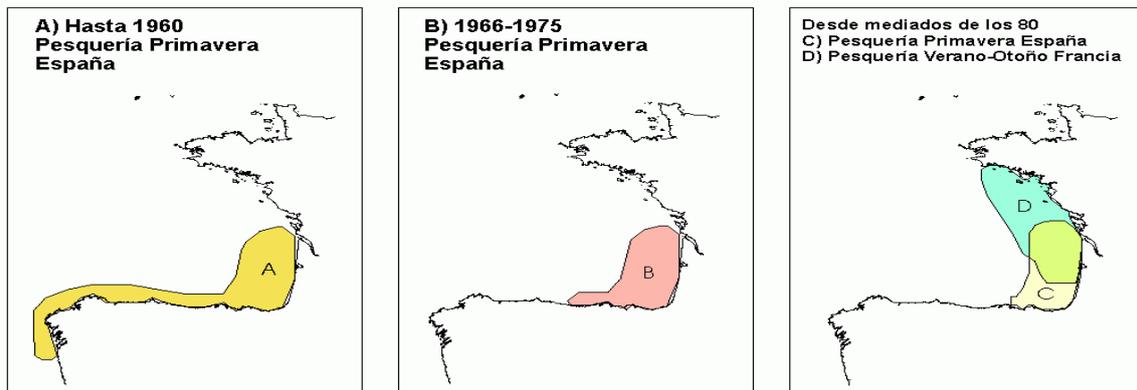


Figura 2.3.2.2. Evolución espacial de la pesquería. Figura modificada de ICES, 2004.

Estas fluctuaciones del stock, están relacionadas tanto con cambios en las variables ambientales como con la presión pesquera (Borja et al., 2008). Recientemente el grupo de trabajo Working Group on Small Pelagic Fish, their Ecosystems and Climate Impact ICES WGSPEC (ICES, 2012) ha examinado el papel que los factores ambientales pueden tener para determinar el éxito del reclutamiento, ya que el reclutamiento depende en gran medida de factores ambientales.

### 2.3.3 EVALUACIÓN DEL STOCK Y GESTIÓN DE LA PESQUERÍA

La importancia de la pesquería de anchoa en el Golfo de Vizcaya hace que la especie sea objeto de planes de evaluación y gestión por parte del ICES (Consejo Internacional para la Exploración del Mar) y la propia Unión Europea a través del STECF (Comité científico, técnico y económico de la pesca). No obstante, la evaluación y gestión es complicada debido a que la población muestra grandes fluctuaciones de abundancia, como consecuencia de las variaciones en el reclutamiento que son controladas principalmente por factores medioambientales.

La anchoa del Golfo de Vizcaya se evalúa anualmente desde el año 1987 en los grupos de trabajo de evaluación de stocks del ICES, y actualmente es evaluada por el Grupo de Trabajo de evaluación de los stock del jurel del sur, anchoa y sardina (ICES WGHANSA) mediante un modelo de biomasa en dos estados, edad 1 y el resto (2+), modelo mixto, ad hoc de producción bayesiano, considerando dos estados en la población (Ibaibarriaga et al., 2008; ICES 2015). Éste se aplica a las biomásas estimadas de las campañas de huevos españolas BIOMAN (1987-2015) y acústica

francesas PELGAS (1989-2015) realizadas en primavera, y las capturas en toneladas de las pesquerías francesas y españolas desde 1987. Recientemente también se aplica este modelo a las biomasa estimadas de las campañas de acústica dirigidas a estimar la fuerza de la clase del año (en la fase juvenil), llevadas a cabo en otoño, el año antes que estos reclutas entran en la pesquería, JUVENA (2003-2015) (ICES, 2015).

Los países implicados (España y Francia) en la pesquería y evaluación de dicho recurso realizan estudios científicos sobre la población de anchoa a través de sus organismos de investigación pesquera. La anchoa es gestionada principalmente por medio de un “Total admisible de capturas” (TAC). Para el stock de anchoa en el Golfo de Vizcaya (ICES subárea VIII) el asesoramiento sobre la gestión es dado por el ICES, basado en la gestión del estado del stock en relación a unos puntos de referencia biológicos, un punto de referencia de biomasa precautoria (Bpa) de 33 000 t y un punto de referencia de biomasa límite (Blim) de 21 000 t.

Hasta el cierre de la pesquería, los consejos del ICES tendían a ser ignorados en su mayoría por los gestores locales, que suelen establecer un TAC fijo anual sobre la base de los acuerdos bilaterales entre Francia y España. El stock de anchoa comenzó a declinar a partir del año 2000 en adelante, y para 2005 la pesquería se había derrumbado. La Comisión Europea (EC) acordó entonces establecer una moratoria para esta especie en el Golfo de Vizcaya que dio como resultado el cierre de la pesquería desde 2005 a la primavera de 2010 (Garza-Gil et al., 2011; Lazkano et al., 2012). El primer cierre, se inició en 2005, fue de corta duración y en 2006 se volvió a abrir la pesquería, pero cerró de nuevo debido a la falta repetida de la pesquería, por lo que se mantuvo hasta el final de 2009. La moratoria motivó la creación de un plan de gestión a largo plazo para la anchoa en el Golfo de Vizcaya por parte de la Comisión Europea (CE). Esto se llevó a cabo en colaboración con la comunidad científica y teniendo en cuenta las opiniones de las partes interesadas. El plan establecía las reglas de explotación (Harvest Control Rule, HCR) y separaba la asignación de los TAC (aplicable desde el 1 de julio de un año determinado hasta el 30 de junio del año siguiente) de las discusiones políticas anuales; con un TAC fijado de acuerdo con las HCR científicamente probadas que consideran el riesgo de sostenibilidad para la población de anchoa y la pesquería (Roel et al., 2009). El plan de gestión a largo plazo

nunca fue formalmente adoptado debido a los desacuerdos entre el Parlamento Europeo y la Comisión Europea. Sin embargo, las normas contenidas en el plan, principalmente las HCR, se están aplicando con el fin de fijar los TAC para la pesquería de la anchoa. El consejo de ministros de Pesca de la UE levantó la moratoria para el año 2010, a pesar de que la propuesta de la CE fue que la pesquería debía permanecer cerrada durante más tiempo (mediados del 2010). Se fijó un TAC provisional de 7 000 t para 2010 y aumentó a 15 600 toneladas en el año 2011 como respuesta a la recuperación de la biomasa de la anchoa (por encima de Bpa) y siguiendo las HCR propuestas en el plan de gestión a largo plazo.

En 2014, el STECF extrajo la conclusión de que, cambiando el periodo de gestión de modo que sea igual a un año civil normal (enero a diciembre) y aplicando al modelo de evaluación las estimas de la biomasa de juveniles de otoño para predecir el reclutamiento, se reducen considerablemente los riesgos de conservación para esta población. Tras celebrarse consultas con España, Francia y el Consejo Consultivo de las Aguas Suroccidentales (SWWAC), se admitió el cambio propuesto por el STECF.

Desde el derrumbe de la pesquería a principios del presente siglo, con abundancias escasas tanto de pre-reclutas y adultos, a partir del año 2009, la población de anchoa del Golfo de Vizcaya ha experimentado un paulatino crecimiento, fruto de los buenos reclutamientos (Figura 2.3.3.1). Estos buenos reclutamientos están contribuyendo a que la anchoa recupere rápidamente sus niveles históricos de abundancia (ICES, 2015)

Según la última evaluación del stock en 2015, la abundancia de anchoa del Golfo de Vizcaya ha experimentado un fuerte incremento de biomasa desde el año 2009. La biomasa estimada en el 2015 es la más alta de la serie histórica. El nivel estimado de la biomasa en el año 2015 es de 15 2711 t y el intervalo de probabilidad del 90% es 100 528 y 244 711 t. El riesgo biológico, que se define como la probabilidad de que la Biomasa del Stock reproductor (SSB) en 2015 esté por debajo de Blim (21 000 t), es 0 (ICES, 2015).

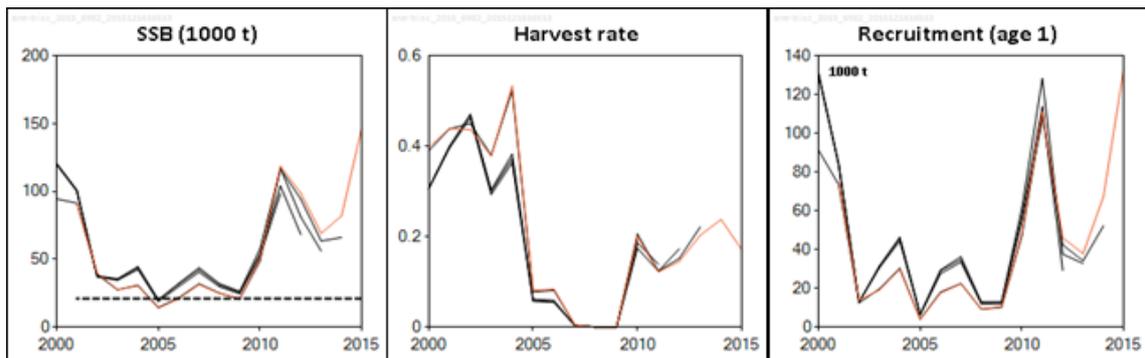


Figura 2.3.3.1. Resultados históricos de la evaluación del stock (ICES, 2015): Biomasa del stock reproductor (SSB), Tasas de captura (Harvest rate) y Reclutamientos (biomasa de la edad 1).

**3 CRECIMIENTO DE LOS JUVENILES DE ANCHOA  
(*Engraulis encrasicolus*) EN EL GOLFO DE  
VIZCAYA: FACTORES QUE DETERMINAN SU  
VARIABILIDAD**



### 3.1 INTRODUCCIÓN

Tener un conocimiento más fiable de los patrones de crecimiento y las estimas de la edad es fundamental para llevar a cabo unas evaluaciones de stock más precisas y mejorar la gestión de la población. Además, la biomasa de la población depende en gran medida de la fuerza del reclutamiento y la supervivencia/viabilidad de las etapas tempranas de la vida. Por lo tanto, el conocimiento de las tasas de crecimiento de los primeros estadios de vida también es importante para la comprensión de los factores que afectan a la clase anual y la futura biomasa del stock, ambos esenciales para la gestión. El estudio de los incrementos de crecimiento diarios en los otolitos de los juveniles es un proceso complejo que consume mucho tiempo pero es una herramienta útil para determinar importantes características del ciclo vital temprano asociadas con la edad y el crecimiento de los juveniles, como las fechas eclosión, patrones de crecimiento anual, patrones reproductivos y de reclutamiento, y tasas de mortalidad (Campana & Jones, 1992).

Como para cualquier organismo estratega de la r (ver Capítulo 2, sección 2.2.2.1) la mortalidad en la etapa temprana de vida es un factor clave en la dinámica de las poblaciones de peces y una de las principales causas de las fluctuaciones de población (Hjort, 1914; Leggett & DeBlois, 1994). La comprensión de los factores que controlan la variabilidad del reclutamiento de los pequeños pelágicos es uno de los principales problemas en la investigación pesquera (Leggett & DeBlois, 1994). En estas etapas, la información sobre la estructura de edad se puede utilizar para aclarar los efectos de los cambios medioambientales en el crecimiento y la supervivencia, y puede dar lugar a una mejor comprensión de los factores que afectan el éxito del reclutamiento (Radtke & Fey, 1996).

En este estudio, se investigaron las tasas y trayectorias del crecimiento de juveniles de edad 0 de la anchoa europea, *Engraulis encrasicolus*, en el Golfo de Vizcaya, en 2006 y 2009 (colapso y recuperación de la población, respectivamente), con la finalidad de explicar las diferencias observadas en la microestructura de los otolitos y el crecimiento somático; examinamos así mismo, el potencial ambiente que estos individuos han experimentado durante el curso de su desarrollo en esos años.

El objetivo principal de este estudio es caracterizar el crecimiento de la anchoa durante las etapas de vida temprana (juvenil) e identificar los factores que determinan su variabilidad,

durante los años de colapso e inicio de la recuperación de la población. Los objetivos específicos son: i) Describir la distribución espacial por talla y edad de los juveniles en el Golfo de Vizcaya para los años 2006 y 2009; ii) Estimar las distribuciones de la fecha de nacimiento; iii) Estimar las tasas de crecimiento diario y las trayectorias de crecimiento basado en el análisis de la microestructura de los otolitos; iv) Analizar los efectos que los factores medioambientales puedan tener en el crecimiento durante estas fases; v) Discutir las implicaciones de estos resultados en la variabilidad del reclutamiento de la anchoa.

## **3.2 MATERIAL Y MÉTODOS**

En este estudio, se han analizado muestras de juveniles de anchoa europea (*E. encrasicolus*) del Golfo de Vizcaya, y su relación con un conjunto de parámetros ambientales (Temperatura, afloramiento, turbulencia, etc.) a escala diaria y mensual, de los años 2006 y 2009, para estudiar la variabilidad en el crecimiento diario de la anchoa basado en el análisis de la microestructura de los otolitos.

### **3.2.1 Recogida de muestras**

Los juveniles de anchoa europea (*E. encrasicolus*) fueron recogidos durante las campañas de prospección acústica de arrastre pelágico PELACUS 1006 y PELACUS 1009. Estas campañas se llevaron a cabo en septiembre–octubre en la zona sur del Golfo de Vizcaya (al este del 3° W y al sur del 47° N) a bordo del buque oceanográfico RV "Thalassa". El objetivo general de estas campañas fue estimar la abundancia y distribución espacial de pequeños peces pelágicos en la zona sur del Golfo de Vizcaya. Estas campañas cubrieron el área de distribución potencial de juveniles de anchoa europea en el Golfo de Vizcaya (Irigoién et al., 2007; Boyra et al., 2013). El esquema de muestreo de esta campaña ha sido ampliamente descrito en el Capítulo 5 de esta Memoria.

Se seleccionó una sub-muestra por tallas de juveniles de anchoa de edad 0 para el análisis de los otolitos. La talla estándar (SL) de los juveniles se midió al milímetro inferior. Los otolitos *sagittae* de cada individuo fueron extraídos y almacenados en seco para su posterior análisis en laboratorio.

### **3.2.2 Preparación de los otolitos**

Para el análisis de la estructura del otolito de los juveniles de anchoa, debido al grosor y las irregularidades en su morfología, que impiden una correcta observación de las características microestructurales, es necesario realizar una preparación previa adecuada. El objetivo general de ésta, es obtener una sección fina que proporcione una mejor resolución del otolito, de tal manera que se observe claramente la parte central (núcleo) y todos los incrementos de crecimiento. Para ello, los otolitos *sagittae* de los juveniles se montaron en un portaobjetos con la cara proximal hacia arriba (en el plano sagital) usando pegamento termoplástico (Cristalbond). Los otolitos fueron lijados por ambas caras utilizando una maquina lijadora, cuyos discos están cubiertos por una lija de grosor 3  $\mu\text{m}$ /5 $\mu\text{m}$ , a una velocidad de 200-500 rpm, hasta que el núcleo y los incrementos diarios son visibles. Para más información y detalle de la metodología utilizada se puede ver en Hernández et al. (2013b) y Villamor et al. (2015).

### **3.2.3 Interpretación y determinación de la edad diaria**

Se examinaron 152 secciones de otolitos de juveniles (70 del año 2006 y 82 del año 2009). Se analizó la historia completa del crecimiento de cada individuo (es decir, la interpretación y determinación de todos los incrementos) en los otolitos examinados.

Las secciones de los otolitos de los juveniles se observaron con un microscopio conectado a un ordenador personal a través de una cámara de video. El recuento y la toma de medidas de los incrementos se procesaron en un analizador de imágenes (Visilog 6.4 / 4.2 TNPC Software, Ifremer, Francia).

Las secciones de los otolitos de los juveniles (Figura 3.2.3.1) se procesaron en el analizador de imágenes en el eje antero-posterior del otolito, y el conteo de los incrementos de crecimiento se realizó en este eje. Para facilitar la interpretación de los otolitos (lectura) se añadió una gota de aceite de inmersión a la superficie de cada uno de los otolitos. Los incrementos en el núcleo del otolito fueron leídos a x1000 aumentos, mientras que el resto del otolito fue leído a x100 y x200 aumentos. Las imágenes calibradas de las secciones de los otolitos, se examinaron con el analizador de imagen. El radio de los otolitos (OR,  $\mu\text{m}$ ) se

midió como la distancia máxima desde el núcleo hasta el borde posterior del otolito y los incrementos diarios fueron marcados y medidos a lo largo del radio de los otolitos.

Según ha sido descrito en el Capítulo 2, sección 2.2.2.4.3 de esta memoria, la periodicidad diaria de la deposición de los microincrementos diarios, se ha validado en las etapas tempranas de la vida de la anchoa en algunas áreas de distribución de esta especie en el Golfo de Vizcaya (Cermeño et al., 2003; Aldanondo et al., 2008). Los criterios para la determinación de la edad diaria, se siguen los recomendados en ICES, 2013 (ICES WKMIAS). En el caso de la anchoa del Golfo de Vizcaya el método utilizado es el GBR (Cermeño et al., 2008; Morales-Nin et al., 2010). El conteo de los microincrementos de los otolitos se inició desde el primer incremento visible que corresponde al anillo de eclosión, a una distancia del núcleo de  $4.07 \pm 0.66 \mu\text{m}$  (Aldanondo et al., 2008).

La interpretación y conteo de los incrementos de crecimiento (lecturas) en cada otolito se realizó dos o tres veces, hasta obtener una edad coincidente. Cuando el error en la precisión de lectura fue mayor del 10%, se realizó una nueva lectura, y si la discrepancia persistía, el otolito era descartado. Además, el otolito se rechazó si el núcleo no era visible o si más de 10% del recuento de los incrementos sólo fue posible por interpolación (Waldron & Kerstan, 2001). Con la interpretación de los incrementos de crecimiento de los juveniles de anchoa se asignó una edad a una talla determinada.

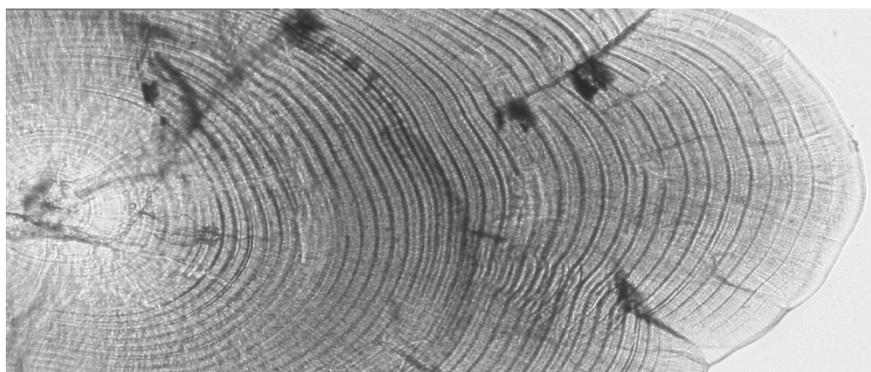


Figura 3.2.3.1. Microestructura de un otolito de *E. encrasicolus* a x100 aumentos. Talla estándar, SL = 50 mm; edad = 63 días.

### **3.2.4 Tasas y trayectorias del crecimiento**

Las relaciones entre la talla estándar (SL, mm), el radio del otolito (OR,  $\mu\text{m}$ ) y la edad fueron calculadas para determinar la tasa de crecimiento somático de la anchoa para cada año. Las relaciones fueron comparadas entre años usando el análisis de la covarianza (ANCOVA). Para la relación entre SL y OR, la talla estándar fue ln-transformada.

Se evaluaron las diferencias interanuales en las trayectorias de crecimiento en base a la anchura de los incrementos diarios. Se empleo el análisis multivariante de la varianza (MANOVA) para comparar las trayectorias de crecimiento individuales entre años (Chambers & Millers, 1995; Meekan & Fortier, 1996). Como la varianza aumenta con la edad, los datos de la anchura de los incrementos fueron transformados por logaritmos naturales antes del análisis. Se utilizó el estadístico de prueba  $\Lambda$  de Wilk's.

### **3.2.5 Determinación de la fecha de eclosión**

La fecha de eclosión de los juveniles de anchoa se obtuvo por retrocálculo, restando la edad calculada (días) de la fecha de captura (Campana & Jones, 1992).

### **3.2.6 Índices de reclutamiento**

Para calcular la fuerza del reclutamiento se empleó un índice que nos indicará el éxito de los supervivientes de anchoa, siendo estos el porcentaje de individuos que eclosionan en un año determinado y que consiguen ser reclutados a la población adulta en el año siguiente (Aldanondo et al., 2016).

Este índice se expresa como:

$$(\text{SSB}(t+1) \times \% \text{ Edad } -1 (t+1) ) / \text{SSB}(t)$$

donde,  $\text{SSB}(t+1)$  es la biomasa del stock reproductor en el año siguiente,  $\text{Edad}-1$  es el porcentaje de los individuos de edad uno en la  $\text{SSB}(t+1)$  y  $\text{SSB}(t)$  es la biomasa del stock reproductor en el año determinado. Los datos se obtuvieron de ICES 2007, 2009b y 2010

### **3.2.7 Datos medioambientales**

Para el presente estudio, fueron calculadas las medias mensuales de temperatura superficial del mar (SST) para los años 2006 y 2009, a partir de las series semanales de temperatura superficial que fueron proporcionadas por NOAA\_OI\_SST; <http://www.esrl.noaa.gov/psd/data/gridded/data.noaa.oisst.v2.html>.

La serie temporal mensual del Índice de Afloramiento para los dos años de estudio, fue proporcionada por el Instituto Español de Oceanografía, <http://www.indicedeafloramiento.ieo.es/>.

La turbulencia fue estimada usando la media diaria de la velocidad del viento al cubo (escala Beaufort). Los datos de medición local de viento representativo del Mar Cantábrico central proceden de la Agencia Española de Meteorología de la estación ubicada en el aeropuerto de Santander en 43°27'N-03°47'W.

Adicionalmente, se analizaron también algunos de los patrones oceanográficos que tuvieron lugar en septiembre y otoño, durante el desarrollo de las campañas PELACUS 1006 y PELACUS 1009. En ambas campañas se establecieron secciones de muestreo perpendiculares a la costa a efectos de caracterizar procesos de mesoescala (ej. circulación geostrofica en estas zonas, presencia de frentes o caracterización de plumas). El muestreo hidrográfico fue llevado a cabo para todo el conjunto de estaciones y con CTDs autónomos provistos de sensores auxiliares de fluorescencia, roseta para la muestra de agua y contador óptico de plancton (OPC, por sus siglas en ingles).

## **3.3 RESULTADOS**

### **3.3.1 Distribución espacial de los juveniles por talla y edad**

Los juveniles de anchoa se encontraron concentrados en dos áreas principales en el Golfo de Vizcaya durante las campañas PELACUS 2006 y 2009. Un área localizada al sur del Golfo, por debajo del 45°N, y otra área situada en el norte del golfo, por encima del 45°N.

En el año 2006 la población de juveniles de anchoa en el norte, se concentró principalmente en la zona de la desembocadura del río Garona, en la plataforma interior frente a la boca del

estuario, con un rango de tallas modales comprendido entre 80-120 mm y con un rango de edad comprendió entre 90-110 días. En la zona sur se observaron varios grupos de juveniles con un amplio rango de tallas modales, en la parte interna del Golfo, con un rango de talla modal 80-100 mm y edades entre 90-100 días; otros muy próximos a costa en la zona de la plataforma cantábrica con un rango de talla modal 40-60 mm y edades entre 70-80 días; y los localizados más hacia el este con diferentes rangos: rango de tallas 80-100 mm y edades entre 90-100 días y el rango de 100-120 mm de edades entre 100-110 días (Figura 3.3.1.1 y Figura 3.3.1.2). En 2006, se confirmó la ausencia de juveniles de anchoa en la parte exterior de la plataforma, talud y zona oceánica del Golfo de Vizcaya estando distribuidos dentro de la plataforma y mostrando una distribución más costera.

En el año 2009 la anchoa juvenil se localizó principalmente en superficie, fuera de la plataforma continental, tanto en la cornisa cantábrica (zona española) (profundidades superiores a 500 m), como al sur de la zona francesa, entre 200 y 500 m y en la plataforma exterior en Francia (al norte de Arcachon y al norte de la desembocadura del Garona). El rango de tallas modales de los juveniles de la cornisa cantábrica comprendido principalmente entre 40-80 mm y las edades entre 60-80 días. En la zona francesa la anchoa ocupa toda la plataforma prospectada hasta los 500 m de profundidad. El rango de tallas modales dominante de los ejemplares juveniles capturados en estas zonas fue de 80-120 mm y edades entre 90-110 días (Figura 3.3.1.1 y Figura 3.3.1.2).

Los juveniles en el año 2009 muestran una distribución espacial por talla y edad: los más jóvenes y pequeños se distribuyen por fuera de la plataforma, y los más viejos y grandes se distribuyen sobre la plataforma, principalmente en la zona del Garona, encontrándonos diferencias de edad y talla entre las áreas norte y sur (Kolmogorov–Smirnov test,  $P < 0.001$ ). En el 2006, en cambio, todos los juveniles se encuentran dentro de la plataforma y nos encontramos diferencias, aunque no tan significativas, de edad y talla entre áreas (Kolmogorov–Smirnov test,  $P < 0.01$ ) (Tabla 3.3.1.1, Figura 3.3.1.1 y Figura 3.3.1.2).

Esta distribución muestra diferencias de edad entre años (Kolmogorov–Smirnov test,  $P < 0.001$ ), y no existen diferencias significativas en talla entre años (Kolmogorov–Smirnov test,  $P = 0.176$ ).

Tabla 3.3.1.1. Rango y media $\pm$  SD de talla estándar y edades de los individuos analizados en las dos áreas.

Area	Año	SL(mm)		Edad (días)	
		Rango	Media $\pm$ SD	Rango	Media $\pm$ SD
Norte	2006	65-115	91 $\pm$ 16	81-108	94 $\pm$ 7
	2009	73-116	91 $\pm$ 12	82-104	92 $\pm$ 7
Sur	2006	44-106	75 $\pm$ 18	72-101	88 $\pm$ 7
	2009	43-112	70 $\pm$ 17	57-107	79 $\pm$ 13

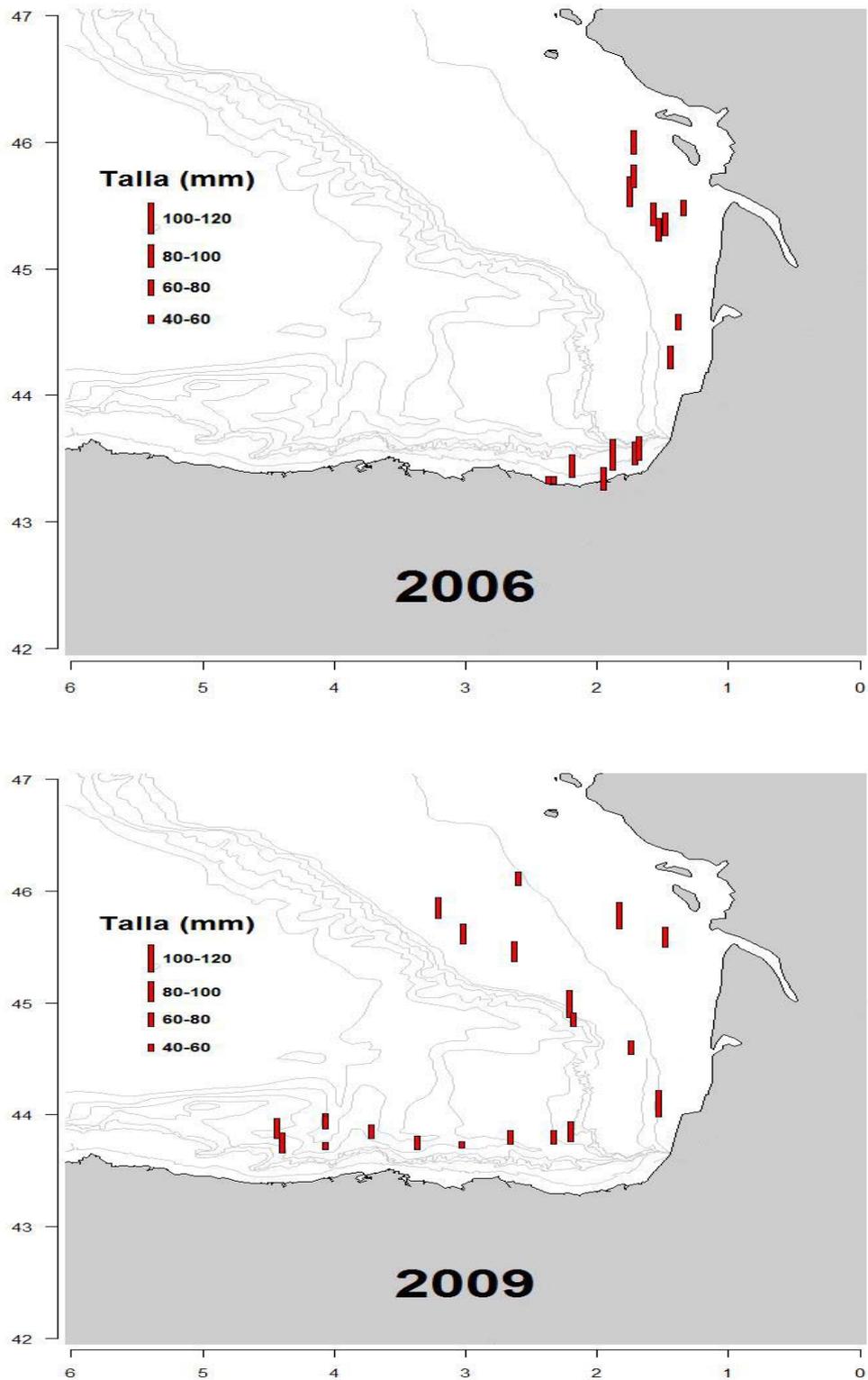


Figura 3.3.1.1. Distribución espacial de los juveniles de anchoa por talla (mm), muestreados en el Golfo de Vizcaya.

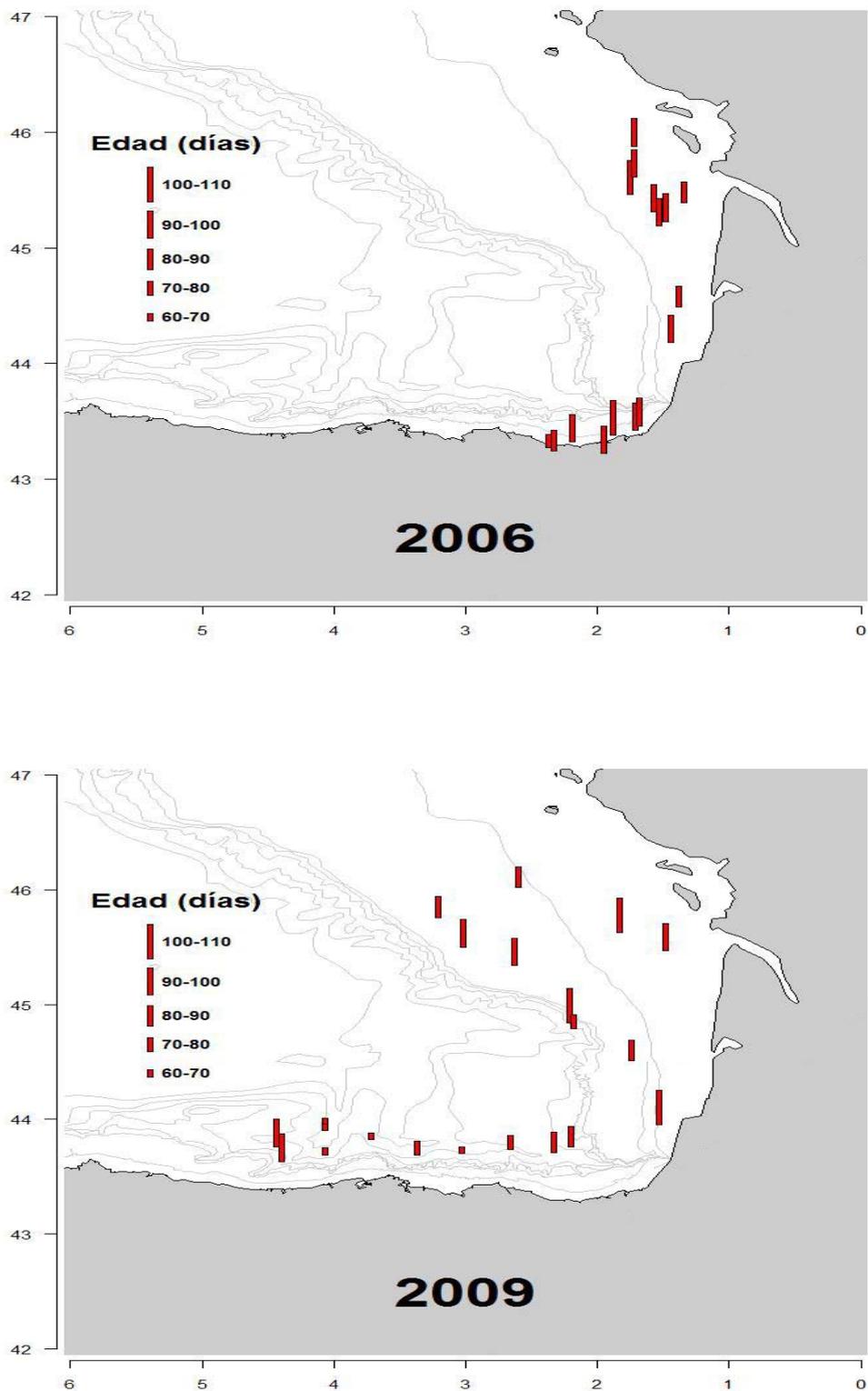


Figura 3.3.1.2. Distribución espacial de los juveniles de anchoa por edad (días), muestreados en el Golfo de Vizcaya.

### 3.3.2 Fecha de eclosión

Los rangos de la fecha de eclosión se distribuyen entre el 19 junio y el 31 julio en 2006 y entre el 7 junio y 21 julio en 2009 (Figura 3.3.2.1). La fecha de eclosión en 2009 precedió a la fecha de eclosión en 2006. Estas distribuciones de la fecha de eclosión, derivadas de la estimación de la edad diaria, indicaron que los juveniles de anchoa muestreados en septiembre-octubre se originaron en los meses de verano, nacidos en junio-julio y que los juveniles nacidos en el pico de puesta de mayo no sobrevivieron, tanto en 2006 como en 2009.

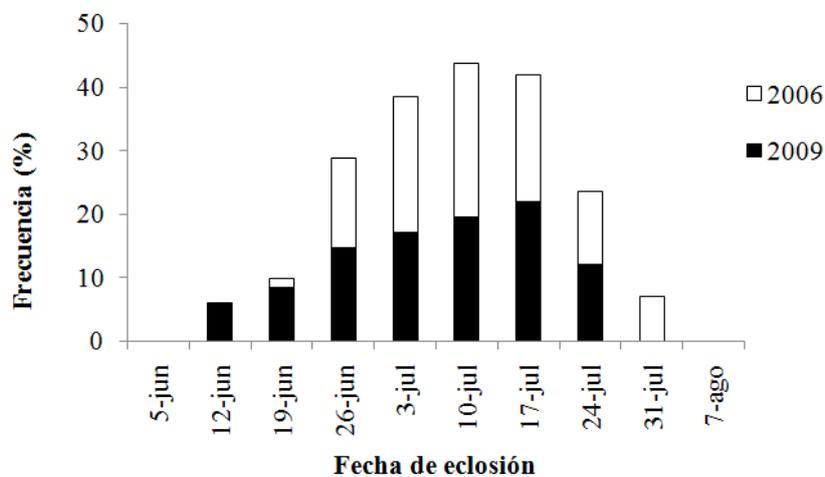


Figura 3.3.2.1 Distribución de la fecha de eclosión para los juveniles de anchoa muestreados en 2006 y 2009.

### 3.3.3 Tasas y trayectorias del crecimiento

La relación entre la talla estándar (SL, mm) y la edad (días) fue descrita por una regresión exponencial (Figura 3.3.3.1). Existiendo diferencias significativas en el crecimiento somático entre años (ANCOVA,  $P < 0.001$ ). La población de juveniles en 2009 muestra una tasa de crecimiento mayor, 0.62 mm/día a los 40 días, mientras que ese valor disminuye a 0.55 mm/día para la población del 2006.

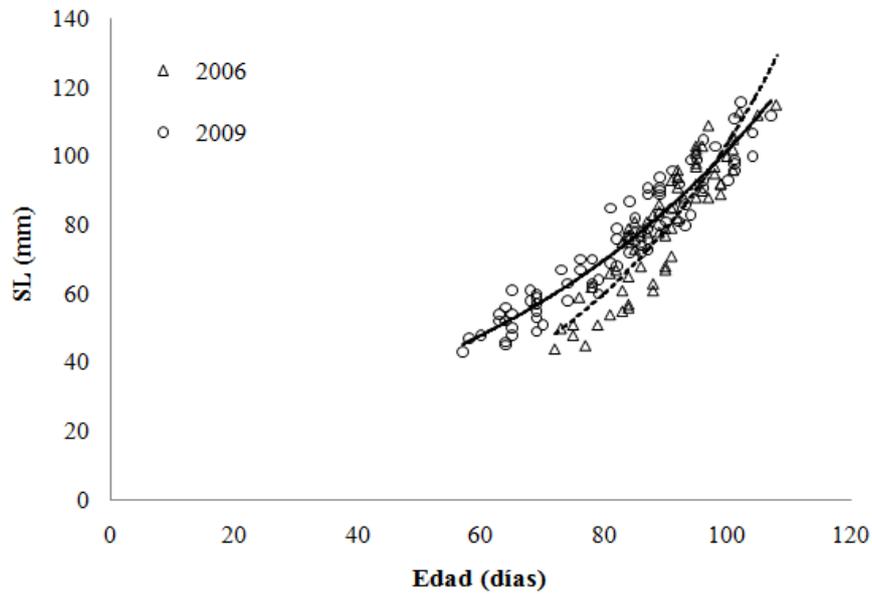


Figura 3.3.3.1. Patrón general de crecimiento de los individuos muestreados.  $SL = 6.70e^{0.03\text{días}}$  ( $n = 70$ ,  $R^2=0.81$ ,  $P < 0.01$ ) en 2006,  $SL = 15.51e^{0.02\text{días}}$  ( $n = 82$ ,  $R^2 = 0.90$ ,  $P < 0.01$ ) en 2009.

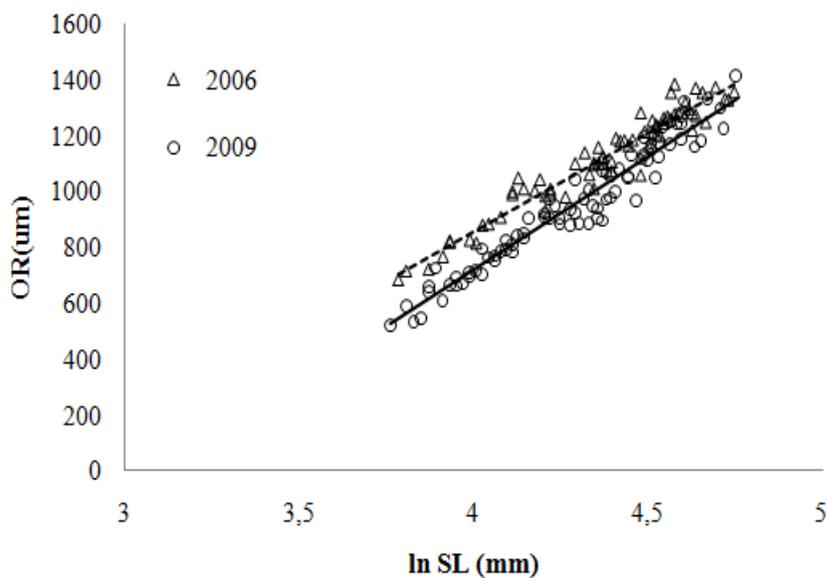


Figura 3.3.3.2. Regresión entre OR-SL (ln SL) de los juveniles.  $OR = 704.38 \ln SL - 1960$  ( $n = 70$ ,  $R^2=0.93$ ,  $P < 0.01$ ) en 2006,  $OR = 814.01 \ln SL - 2536.4$  ( $n = 82$ ,  $R^2 = 0.94$ ,  $P < 0.01$ ) en 2009.

El supuesto de proporcionalidad entre el crecimiento de los otolitos y el crecimiento somático en los juveniles se verificó por la fuerte relación entre el radio de los otolitos (OR,  $\mu\text{m}$ ) y la talla estándar (SL, mm). Existe una relación lineal fuerte entre el OR y la talla estándar (ln transformada) para cada uno de los años ( $R^2 = 0.93-0.94$ , para 2006 y 2009 respectivamente, Figura 3.3.3.2). Sin embargo, el análisis de la covarianza mostro diferencias en el OR entre individuos para una misma SL, existiendo diferencias significativas entre las curvas de los individuos muestreados en 2006 y 2009 (ANCOVA,  $P < 0.001$ ). El OR de los juveniles muestreados en 2006, son en término medio mayores para una talla dada que aquellos de la población del 2009. Las diferencias encontradas en la relación OR-SL para los dos años indican que el crecimiento somático y del otolito esta desacoplado. Estos resultados indican que en 2006 los individuos con una tasa de crecimiento menor, presentan otolitos más grandes que los individuos en 2009, con una tasa de crecimiento mayor, para una misma talla.

El patrón de crecimiento diario de los otolitos reveló diferencias interanuales en las trayectorias de crecimiento entre los años 2006 y 2009 (medidas repetidas MANOVA, Wilk's  $\Lambda = 0.40$ ,  $P < 0.001$ ). La anchura de los incrementos presenta su máximo entre los 41 y 47 días, con una media de  $20.9 \pm 0.3 \mu\text{m SD}$  para 2006 y de  $19.0 \pm 0.2 \mu\text{m SD}$  para 2009, a partir de ese máximo la anchura de los incrementos va disminuyendo progresivamente (Figura 3.3.3.3).

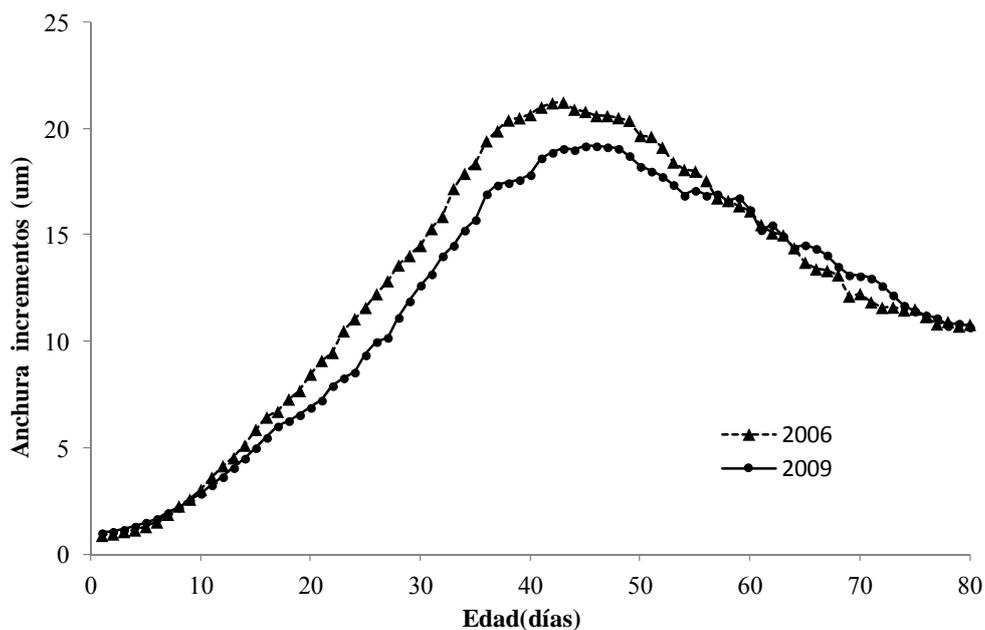


Figura 3.3.3.3. Anchura media de los incrementos por edad de los juveniles de anchoa en 2006 y 2009.

Cuando se dividieron en cohortes de intervalos de una semana, los juveniles mostraron diferencias en los patrones de crecimiento de los otolitos en función de la distribución de la fecha de eclosión (Figura 3.3.3.4). Durante los primeros 40 días, los juveniles nacidos más tarde, presentan un período de aumento del otolito más acortado, que los juveniles nacidos antes.

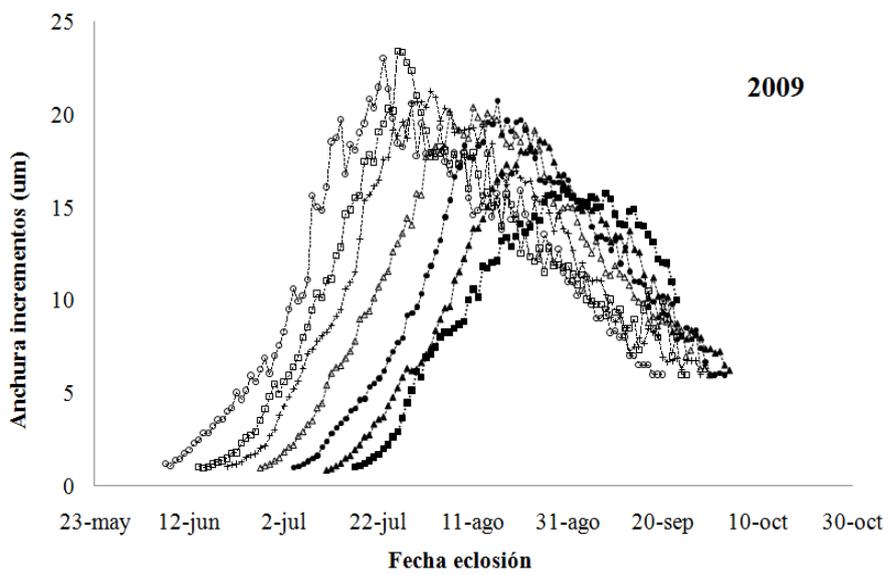
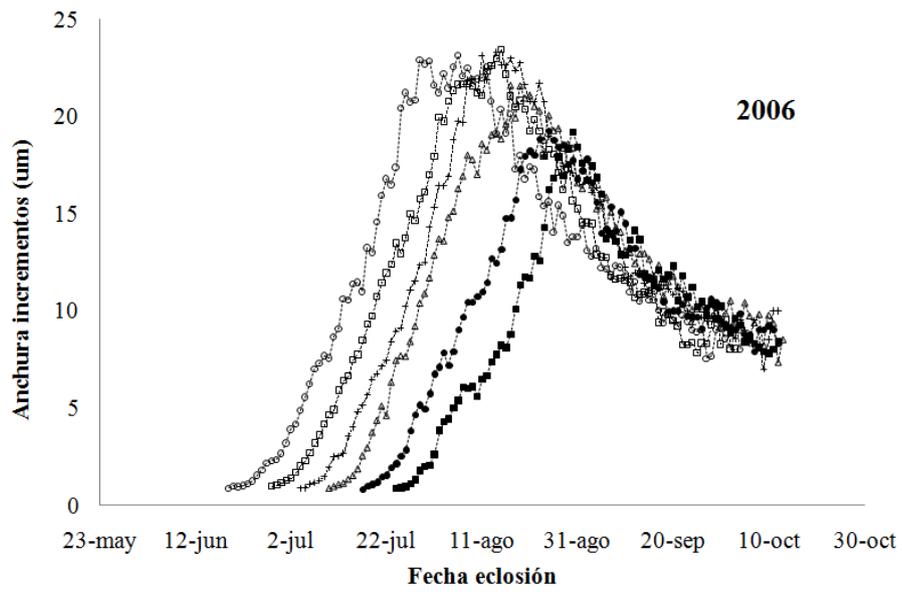


Figura 3.3.3.4. Anchura media de los incrementos por fecha de eclosión de los juveniles de anchoa en 2006 y 2009. Los individuos fueron agrupados en cohortes semanales en base a la fecha de eclosión retrocalculada.

### **3.3.4 Fuerza del reclutamiento**

El índice de la fuerza de reclutamiento fue más bajo en 2006 (86%), lo que lleva a una menor biomasa de anchoa de edad 1 en 2007, que fue de 18 476 T; en 2009, por el contrario, el valor del índice de reclutamiento fue más alto (113%), que dio lugar a una biomasa de edad 1 de 31 579 T en 2010 (Tabla 3.3.4.1).

Tabla 3.3.4.1. Datos de Biomasa adulta (SSB(t)) y Edad-1 en Biomasa adulta, empleados para el cálculo del índice de reclutamiento de los dos años de estudio.

<b>Año</b>	<b>SSB(t)</b>	<b>SSB(t) Edad -1</b>	<b>Índice de Reclutamiento</b>
2006	21436	17768	86%
2007	25973	18476	
2009	27994	16551	113%
2010	36627	31579	

### **3.3.5 Condiciones medioambientales**

#### **3.3.5.1 SST**

El patrón estacional de la temperatura puede verse en la Figura 3.3.5.1.1, donde se observan los valores más altos en julio-agosto (verano) para ambos años, mientras que las temperaturas más frías se registraron en febrero (invierno). Aunque, el mismo patrón estacional se observó en los dos años, en 2006 se registraron los valores de temperatura más cálidos durante todo el año. Las mayores diferencias entre los años se encontraron en verano, con los más altos valores de SST en el mes de julio de 2006.

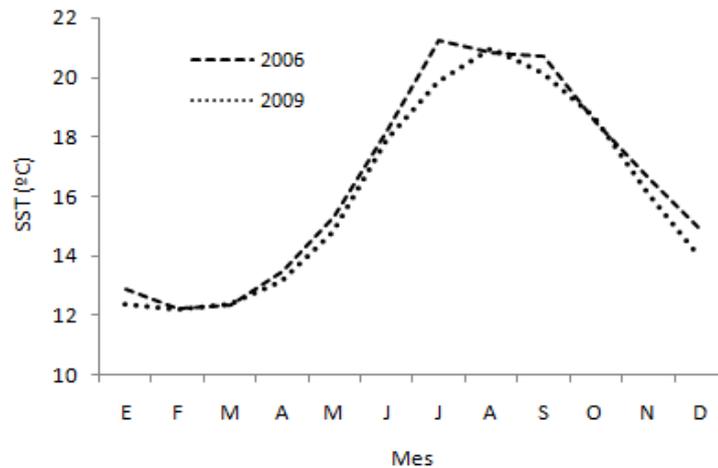


Figura 3.3.5.1.1 Medias mensuales de SST (°C) para los dos años de estudio.

En 2006 y 2009, la SST fue superior a la media en la segunda parte del año. La Figura 3.3.5.1.2 muestra las anomalías en la SST a lo largo de la serie 2005-2012, registrándose los valores más altos, en la segunda mitad del año 2006.

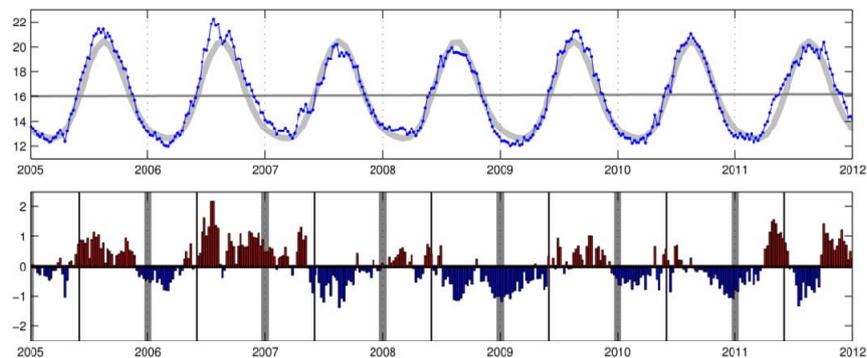


Figura 3.3.5.1.2. Anomalías de SST registradas en el Golfo de Vizcaya (series NOAA\_OI\_SST).

### 3.3.5.2 Afloramiento y Hundimiento

En la Figura 3.3.5.2.1 puede observarse que para la época de puesta de la anchoa en el Golfo de Vizcaya (marzo-agosto), existe una alta variabilidad en los fenómenos de afloramiento y hundimiento. Observamos la presencia de un fuerte hundimiento en marzo de 2006 y en ese mes en 2009 un fuerte afloramiento; en los meses siguientes (abril a agosto), la tendencia son

eventos de afloramiento, aunque en 2009 durante los meses de junio-julio, coincidentes estos con la época de puesta de los juveniles en este estudio, puede apreciarse un ligero hundimiento.

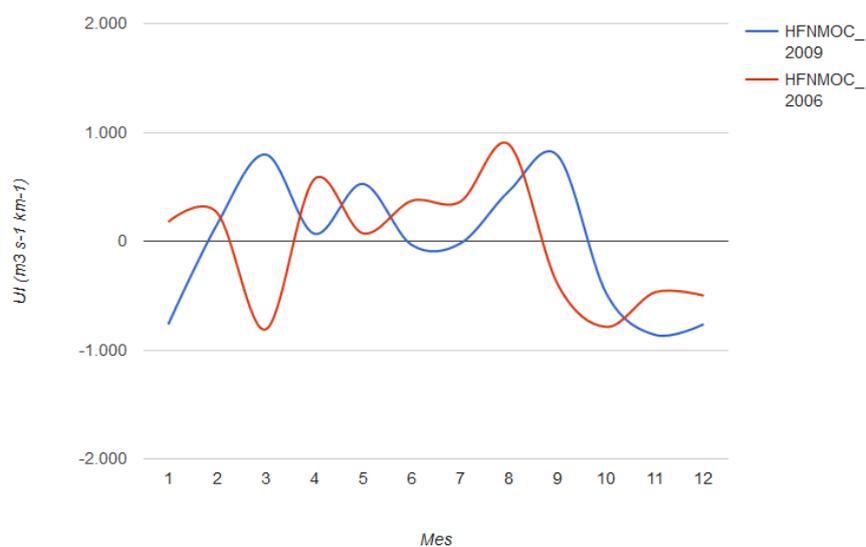


Figura 3.3.5.2.1. La serie temporal mensual del Índice de afloramiento y hundimiento para 2006 (rojo) y 2009 (azul) ([http:// www .indicedeafloramiento.ieo.es/](http://www.indicedeafloramiento.ieo.es/)).

### 3.3.5.3 Turbulencia

En la Figura 3.3.5.3.1 se muestran los datos de turbulencias mensuales junto con los datos de frecuencia de la fecha de eclosión de los juveniles para los dos años de estudio. Como pauta general, los valores más altos en intensidad se dieron al comienzo del período de desove en ambos años. En 2006 se observa un amplio margen de valores bajos desde junio a agosto, mientras que en 2009 los valores más bajos se encontraron en un rango mas acotado desde mediados de junio a mediados de julio, con un pico más alto en intensidad a finales de julio.

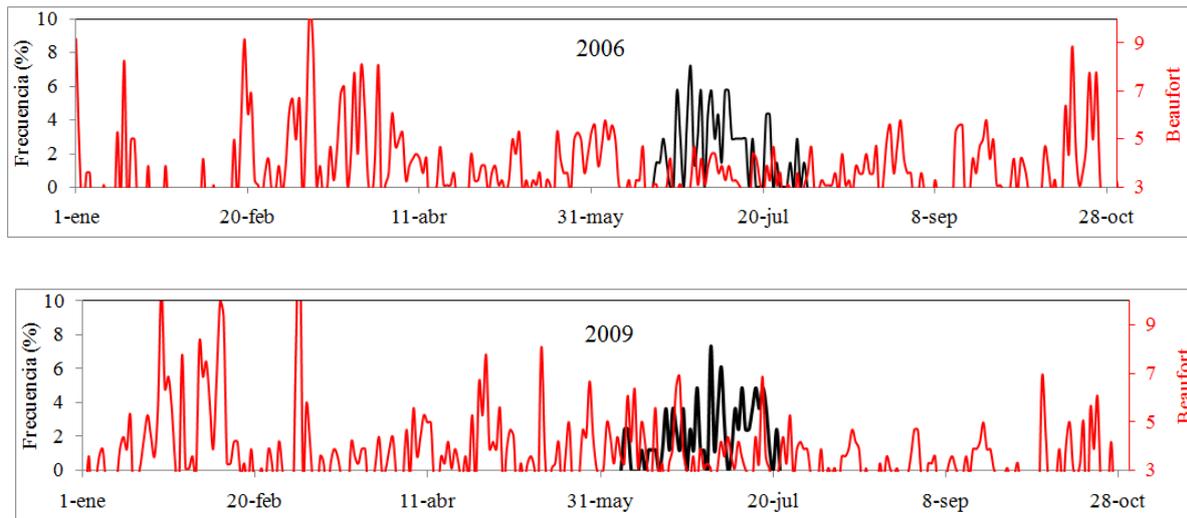


Figura 3.3.5.3.1. Velocidad del viento al cubo (en rojo) y distribución de la fecha de eclosión de los juveniles (en negro).

### 3.3.5.4 Patrones oceanográficos

En la campaña PELACUS 2006, en la zona de Cap Breton se observó un movimiento de los cardúmenes entre la costa y la plataforma interior que podría estar asociada a las condiciones locales de viento y la circulación en costa-plataforma. En ese año se observó un predominio de vientos de componente oeste, los cardúmenes de anchoa en esta zona se localizaron en la parte interna del Golfo, donde se detectó un giro anticiclónico que podría actuar como zona de retención (Figura 3.3.5.4.1.a), o muy próximos a costa en la zona de la plataforma cantábrica, donde la circulación geostrofica se dirigía hacia el este.

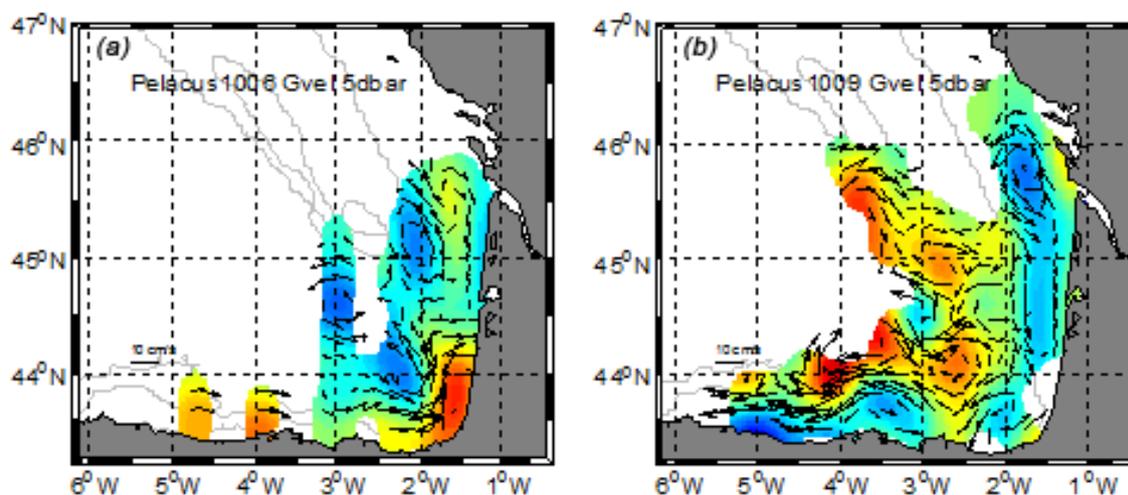


Figura 3.3.5.4.1 Estructura geostrofica. Altura dinámica y corriente geostrofica estimada en las campañas de (a) 2006 y (b) 2009.

La circulación geostrofica en la campaña PELACUS 2009 fue en términos generales débil, ciclónica en la parte interna e intermedia de la plataforma (i. e. hacia el este en la zona Cantábrica, hacia el norte en la zona Francesa) y anticiclónica en la zona oceánica del Golfo (Figura 3.3.5.4.1.b).

### 3.4 DISCUSIÓN

El papel del medio ambiente como motor de la variabilidad del reclutamiento es indiscutible, ya sea definiendo la mortalidad directa o indirectamente, a través de la alteración de las relaciones entre las etapas del ciclo de vida (Cahuin et al., 2009) o entre diferentes niveles en una cadena alimentaria.

Los peces pelágicos pequeños se caracterizan por grandes fluctuaciones interanuales en el reclutamiento (Fréon et al., 2005). Un factor importante implicado en la supervivencia de la etapa larval y el reclutamiento posterior es la tasa de crecimiento. La tasa de crecimiento está determinada principalmente por la temperatura y la disponibilidad de alimentos (Heath, 1992). La temperatura y la abundancia de presas han sido consideradas como los conductores más influyentes de la variabilidad del reclutamiento. Altas temperaturas y plenitud de presas

están positivamente vinculadas con la supervivencia y el incremento de las tasas de crecimiento durante las vulnerables etapas de la vida temprana. Sin embargo, la complejidad de los efectos combinados de la biología de las especies y los factores ambientales manejando la variabilidad del reclutamiento, conduce a la no linealidad entre las relaciones reclutamiento-medioambiente y a la existencia de una ventana ambiental optima (Cury & Roy, 1989; Roy et al., 1992): un rango limitado de valores de los factores ambientales, ideal para el crecimiento y la supervivencia.

El crecimiento de las anchoas de edad 0 (entre el nacimiento y primer invierno) es determinante para la dinámica de la población de anchoa en el Golfo de Vizcaya, ya que determina la distribución espacial, el crecimiento en los años siguientes (en particular, el potencial reproductivo) y la supervivencia (Petitgas et al., 2012) y por lo tanto finalmente en la fuerza del reclutamiento.

En 2006, la población juvenil de anchoa en nuestro estudio, se distribuyó en su totalidad sobre la plataforma, tanto en el norte como en el sur del Golfo. En 2009, en cambio, los juveniles presentaron el patrón de distribución espacial de la anchoa juvenil en el Golfo de Vizcaya descrito por Boyra et al. (2013), los juveniles localizados en el suroeste del Golfo, se encontraron localizados por fuera de la plataforma, en aguas oceánicas, y los juveniles del noreste del Golfo se localizaron en aguas de la plataforma. La ocurrencia de ciertos procesos de mesoescala acontecidos en otoño en 2006, en la parte interna del Golfo, podrían haber actuado como zona de retención de estos juveniles en plataforma (Figura 3.3.5.4.1.a), haciendo que el patrón típico de distribución espacial de los juveniles de anchoa, se viese alterado. La situación excepcional de distribución observada en 2006, también fue descrita por Boyra et al. (2013).

Recientemente, se ha sugerido que la compleja oceanografía de la región favorece el éxito del reclutamiento de la anchoa a través de un resquicio espacial, donde las larvas más viejas y los juveniles más jóvenes son transportados fuera de la plataforma, hacia aguas oceánicas, caracterizadas por ser regiones de baja presión predatoria; posteriormente los juveniles retornan en otoño a la plataforma como juveniles más viejos, una vez que estos han alcanzado la suficiente talla y son menos susceptibles a la depredación (Uriarte et al., 2001; Irigoien et al., 2007). La distribución en aguas oceánicas, según la interpretación tríada océano de Bakun,

se considera perjudicial para la supervivencia de larvas y juveniles (Allain et al., 2003, 2007), sin embargo, un estudio sobre el crecimiento juvenil de anchoa europea en el Golfo de Vizcaya (Aldanondo et al., 2010) reportó que, contrariamente a lo esperado, la advección de larvas y juveniles hacia aguas fuera de la plataforma no sólo dio lugar a altas tasas de crecimiento, sino también a buenos niveles de reclutamiento. Lo que explicaría la mayor tasa de crecimiento y reclutamiento de los juveniles de anchoa en el 2009.

El análisis de los juveniles recogidos en septiembre-octubre de 2006 y 2009, indicaron un periodo de puesta entre junio y julio, encontrándose este dentro del periodo de puesta de la especie en este área, que se extiende de marzo a agosto, con un pico de máxima intensidad entre mayo y junio (Sanz & Uriarte, 1989; Motos et al., 1996). Nuestros resultados muestran que en estos dos años, la población juvenil que sobrevivió hasta septiembre-octubre se originó principalmente en los meses de junio-julio, no encontrándonos supervivientes nacidos en mayo, lo que sugiere que estos individuos no sobrevivieron hasta el otoño. Por lo que podemos establecer una ventana de supervivencia entre junio y julio, para la población juvenil de anchoa de este estudio. Esto es apoyado por estudios previos que infieren una ventana similar de supervivencia para la anchoa en el Golfo de Vizcaya (Allain et al., 2003; Cermeño, 2007; Aldanondo et al., 2016).

La identificación de los eventos oceanográficos que causan diferencias en la mortalidad durante el periodo del pico de puesta, es de gran importancia, ya que el éxito del reclutamiento de anchoa parece estar determinado en esta etapa. Según Borja et al., 1998, los episodios de afloramiento débiles en primavera causan la mejora de la productividad y la mayor disponibilidad de alimentos; en consecuencia, el afloramiento débil acoplado a la estabilidad de agua y baja turbulencia puede mejorar la supervivencia de las larvas y juveniles debido al aumento en la disponibilidad de alimentos. En nuestro estudio los valores más altos de turbulencia se encontraron al comienzo del periodo de puesta en mayo, lo que pudo provocar la no supervivencia de los juveniles nacidos en ese mes. En la época de la fecha de eclosión de nuestras muestras (junio-julio) se observaron rangos de valores bajos de turbulencia en ambos años, permitiendo la supervivencia de estos juveniles. No obstante, durante la época de la fecha de eclosión de nuestras muestras (junio-julio) se observaron eventos de afloramiento en 2006 y de hundimiento débil en 2009 (Figura 3.3.5.2.1). Borja et al. (2008) señalaron que los eventos de hundimiento están relacionados con la dispersión de

alimentos y el transporte de larvas hacia las aguas del fondo, con el consiguiente aumento de la mortalidad. Por lo tanto, el hundimiento podría ser un parámetro que motive la baja o nula supervivencia en las etapas tempranas. En este contexto, hay que señalar que el mayor índice de reclutamiento observado en 2009, indicaría una mayor supervivencia de los individuos nacidos durante la época de puesta, por lo tanto, las larvas y los juveniles en este año se sobrepusieron a estas etapas y sobrevivieron hasta el otoño.

Las tasas de crecimiento de los juveniles en el Golfo de Vizcaya se encontraron entre 0.55 mm/día y 0.62 mm/día a los 40 días, para 2006 y 2009, respectivamente. Estas tasas se encuentran dentro del rango estimado para esta especie en el Golfo de Vizcaya por otros autores. Aldanondo et al. (2010) a través del análisis químico de los otolitos mostraron que los juveniles de anchoa en el Golfo de Vizcaya se pueden dividir en dos grupos: un grupo que se desplaza en las etapas de vida temprana hacia aguas por fuera de la plataforma y regresan más tarde a ésta, y otro grupo que permanece en las aguas de baja salinidad de la zona litoral. El primer grupo presentó un crecimiento mucho más rápido con tasas de crecimiento de 0.88 mm/día a los 40 días que aquellos que permanecieron en las aguas costeras con tasas más bajas de 0.32 mm/día (rango de tallas: 33-106 y 44-137 mm, respectivamente). Así, la menor tasa de crecimiento encontrada en nuestro estudio en 2006, podría ser debida al proceso de retención en aguas costeras que experimentaron los juveniles en ese año.

El desacoplamiento encontrado entre el crecimiento somático y del otolito en los juveniles de anchoa analizados en este estudio, se sabe que ocurre, por ejemplo, cuando cambian las condiciones ambientales tales como la disponibilidad de alimento o la temperatura, y durante las transiciones entre etapas ontogenéticas (Molony & Choat 1990; Hare & Cowen 1995; Folkvord et al., 2000, 2004; Otterlei et al., 2002; Fey, 2006; Schismenou et al., 2013). Los valores de SST más elevados en la segunda mitad de 2006 (Figura 3.3.5.1.2) podrían explicar este desacoplamiento. En estos casos, la velocidad y la magnitud del cambio en el crecimiento somático y de los otolitos pueden ser diferentes. Varios autores han reportado que los otolitos siguen creciendo incluso en temperaturas por encima del óptimo para el crecimiento somático. (Mosegaard et al., 1988; Otterlei et al., 2002; Folkvord et al., 2004; Fey, 2006). Este desacoplamiento entre el crecimiento de los otolitos y el crecimiento somático a altas temperaturas se ha atribuido a la relación más estrecha del crecimiento de los otolitos con las

tasas metabólicas, que aumentan continuamente con el aumento de temperatura, en lugar de las tasas de crecimiento somáticas (Wright et al., 1990; Wright, 1991).

El análisis de la microestructura del otolito revela un patrón en forma de cúpula para las trayectorias de crecimiento del otolito, común para los dos años. En los otolitos de peces, las zonas de transición están relacionadas con cambios durante las etapas de la vida, y cambios similares en la anchura de los incrementos han sido asociadas con la metamorfosis (Rogers et al., 2001; Allain et al., 2003). En el presente estudio los cambios en la anchura de los incrementos tuvieron lugar de los 41 a 47 días (Figura 3.3.3.3). Observaciones similares han sido citadas para la anchoa europea en el Golfo de Vizcaya, en donde la edad de metamorfosis fue estimada entre los 40 a 60 días (Cermeño et al., 2008).

Además de las variaciones interanuales observadas en las tasas de crecimiento, las trayectorias de crecimiento de otolitos mostraron variabilidad dependiendo de fecha de eclosión. Al analizar las cohortes dentro de cada año, los juveniles nacidos más tarde, presentan un período de aumento del otolito más acortado, que los juveniles nacidos antes, patrón que se repite en los dos años de estudio (Figura 3.3.3.4), esto indicaría que las trayectorias de crecimiento podrían, así mismo, estar influenciados por un determinante común tal como la temperatura, lo cual es consistente con muchos estudios de campo y de laboratorio (Otterlei et al., 2002; Baumann et al., 2008; Aldanondo et al., 2008).

Nuestros resultados apoyarían la hipótesis del reclutamiento ‘growth-selective predation’ (Takasuka et al., 2003) descrito en el Capítulo 2, sección 2.2.2.3, que vincula directamente la tasa de crecimiento con la mortalidad por depredación. Las larvas y juveniles de crecimiento rápido podrían ser menos vulnerables a la depredación que sus congéneres de crecimiento lento, del mismo tamaño, lo que explicaría el mayor índice de reclutamiento en 2009. Por lo tanto, las tasas de crecimiento en sí mismas tienen impactos directos sobre la mortalidad por depredación, independientemente de la mortalidad selectiva por talla y la duración de la etapa larvaria (“size-selective mortality” y “stage duration”). Takasuka et al. (2003) elaboraron su hipótesis en la anchoa japonesa *Engraulis japonicus*, proponiendo que para los individuos de una misma talla, las anchoas de rápido crecimiento se caracterizaban por unas tasas de mortalidad más bajas.

Existen evidencias de que la variabilidad del crecimiento en las etapas tempranas del desarrollo está asociada a la variabilidad del reclutamiento (Houde, 1987). En nuestro estudio, el mayor índice de reclutamiento en 2009 (113 %), indica una mayor supervivencia de los individuos nacidos durante la época de puesta en ese año, caracterizados por una tasa de crecimiento más rápida; los juveniles de 2006 en cambio, con una tasa de crecimiento menor, lo que podría explicar el menor índice de reclutamiento (86%), sugiere que sólo los individuos de más rápido crecimiento son más propensos a sobrevivir. Nuestros resultados serían consistentes con el concepto de probabilidades de supervivencia mejoradas para los individuos de rápido crecimiento (Meekan & Fortier, 1996; Folkvord et al., 1997; Takasuka et al., 2003).

En resumen, el patrón típico de distribución espacial de los juveniles de anchoa en el Golfo de Vizcaya, en el año 2006, se vio alterado por ciertos procesos de mesoescala. Nuestros resultados indican una ventana de supervivencia para los juveniles nacidos entre junio y julio. La tasa de crecimiento de los juveniles en 2009 es mayor que en 2006 (0.62 mm/día y 0.55 mm/día respectivamente). Las diferencias en la relación OR-SL para los dos años de estudio nos indican que el crecimiento somático y del otolito esta desacoplado. Los individuos en 2006, con una tasa de crecimiento menor, presentan los otolitos más grandes que los individuos en 2009, los cuales presentaron una tasa de crecimiento mayor. Los valores de SST más elevados encontrados en la segunda mitad de 2006, podrían explicar este desacoplamiento. Nuestros resultados apoyan la hipótesis del reclutamiento “growth-selective predation” que afirma que los juveniles de crecimiento rápido podrían ser menos vulnerables a la predación, lo que explicaría el mayor índice de reclutamiento observado en 2009.



**4 VARIABILIDAD EN LOS PARÁMETROS  
BIOLÓGICOS DE LA ANCHOA (*Engraulis  
encrasicolus*) EN EL GOLFO DE VIZCAYA (1992-  
2012)**



## **4.1 INTRODUCCIÓN**

La abundancia del stock de anchoa ha fluctuado ampliamente a lo largo del tiempo. Desde el derrumbe de la pesquería a principios del presente siglo, las abundancias han sido escasas tanto de pre-reclutas y adultos de la población de anchoa del Golfo de Vizcaya, pero a partir del año 2009, ha experimentado un paulatino crecimiento, fruto de los buenos reclutamientos (ver Capítulo 2, sección 2.3.3). Estos buenos reclutamientos están contribuyendo a que la anchoa recupere rápidamente sus niveles históricos de abundancia (ICES, 2015). La dificultad para conocer la dinámica poblacional de los stocks de peces explotados se debe a la falta de buenas series temporales de datos biológicos.

Como ya ha sido ampliamente descrito en el Capítulo 2, los pequeños pelágicos se ven muy limitados por las condiciones ambientales que afectan a su crecimiento, reproducción, reclutamiento, etc. Por ello es de importancia analizar el estado de condición de la anchoa, qué factores afectan su crecimiento y el comienzo de la reproducción y evaluar el efecto de los factores ambientales y de la denso-dependencia en ambos procesos, objetivos estos de este estudio y estructurados de la siguiente manera:

- a) determinar si existe variabilidad interanual en el crecimiento individual, la madurez y la actividad reproductiva y en caso de que ésta exista,
- b) explorar que variables medioambientales (temperatura y disponibilidad de alimento) pueden explicar esta variabilidad. Además se explora el efecto que el tamaño del stock de anchoa puede estar teniendo sobre el crecimiento de los peces individuales, es decir, determinar si existe un fenómeno de denso-dependencia.

En el presente estudio se analiza una amplia serie temporal disponible de datos biológicos obtenidos de los muestreos de los desembarcos comerciales llevados a cabo en el sureste del golfo de Vizcaya (1992-2012) por el Instituto Español de Oceanografía (IEO) dentro de su programa de seguimiento de la actividad pesquera que se inició a finales de los 80.

## **4.2 MATERIAL Y MÉTODOS**

### **4.2.1 Datos**

Los datos utilizados en este estudio fueron recogidos a partir de los muestreos biológicos realizados en el laboratorio, procedentes de desembarcos comerciales en la zona suroeste del Golfo de Vizcaya, División VIIIc Este del ICES desde 1992 a 2012. Estos muestreos, que en general tienen una periodicidad mensual, provienen de los desembarcos en los puertos de Avilés, Castro Urdiales, Guetaria, Laredo, Ondarroa, Pasajes, Santander y Santoña, y forman parte del programa de seguimiento de la actividad de la flota española que comenzó en los 80s. Cada mes, si existen desembarcos, se obtiene una caja de pescado en uno de los puertos anteriormente mencionados y una vez en el laboratorio se muestrea al azar un número que va de 100-150 ejemplares. Este programa de muestreo ha funcionado sin interrupciones durante casi dos décadas (1992-2012). Sin embargo, la mala situación del stock de anchoa en el 2005 trajo consigo el cierre de la pesquería que permaneció cerrada durante 3 años (2007, 2008 y 2009). Debido a esta circunstancia no se realizaron muestreos biológicos durante este período. Se han muestreado un total de 18 612 ejemplares para la serie temporal de 1992 a 2012 (18 años), incluyendo un total de 15 752 individuos durante la serie continua de 1992-2006 (15 años).

Debido a la ruptura en la serie histórica, los análisis se han realizado para la serie histórica completa 1992-2012 (pero sin muestreos en los años 2007-2009) y para una serie histórica reducida del 1992-2006. Los resultados se presentan por separado para cada una de estas series.

La información de cada individuo disponible incluye talla (al mm), peso (en gr), el sexo (macho, hembra o indeterminado), madurez (en base a una escala de 6 valores modificada de Pinto & Andreu, 1957 y actualizada en WKSPMAT (ICES, 2008b)) y la edad adulta obtenida a partir de la lectura de otolitos donde el número de "anillos de crecimiento" se asume corresponde al número de años del pez (ver Capítulo 2, sección 2.2.2.4.2).

Las estimas de biomasa del stock reproductor (SSB, en sus siglas en inglés) de anchoa se obtuvieron a partir de las evaluaciones analíticas llevadas a cabo anualmente en el seno del grupo de trabajo del ICES, Working Group on southern horse mackerel, anchovy and sardine (WGMHSA) (ICES, 2014a).

La temperatura superficial del agua (SST, en sus siglas en inglés) procede de los valores mensuales de SST promediados sobre cuadrículas de 5\*5 km en aguas de la plataforma de la Península Ibérica, en el período 1982-2012, con los que primeramente se ha realizado un análisis de componentes principales (PCA). El análisis determina el porcentaje de la varianza explicada por cada componente, en nuestro caso, empleamos el PC1 que explica el 90% de la varianza total, que representa la dinámica general de toda la zona. La biomasa de zooplancton (ZooB) se obtuvo en una estación de la plataforma del Radial de Santander que es muestreada mensualmente dentro del Programa RADIALES del IEO, la serie se inicia en el año 1991 y continúa en la actualidad.

Ambas series, de SST y ZooB fueron desestacionalizadas, quedando representadas como DS\_SST y DS\_ZooB, estos valores se obtienen restando a cada dato el valor de la media de su mes correspondiente.

#### **4.2.2 Exploración de los datos**

Se exploraron todas las series de datos, la serie de 1992-2012 y la serie 1992-2006 siguiendo el protocolo propuesto por Zuur et al. (2010) para detectar outliers, colinealidad e interacciones entre las variables explicativas y respuesta. La talla y peso fueron transformados utilizando logaritmos para obtener una mejor aproximación a una distribución normal.

Las edades estimadas para los ejemplares fueron 0, 1, 2 y 3. Sin embargo, el análisis exploratorio de los datos reveló posibles inconsistencias en la determinación del sexo de aquellos individuos de edad 0, por ejemplo que probablemente sólo se hayan abierto aquellos individuos de edad 0 más grandes para determinar su sexo. Para evitar el posible sesgo introducido por esta práctica, los individuos de edad 0 han sido eliminados del análisis (1 161 y 1 097 individuos, de la serie 1992-2012 y 1992-2006,

respectivamente). Solo se analizaron los individuos con determinación sexual 1=macho y 2=hembra.

El número total de individuos empleados en el análisis, después de realizar el correspondiente análisis exploratorio y eliminar outliers, fue de 14 696 ejemplares para la serie temporal de 1992 a 2012 y 12 109 individuos para la serie continua de 1992-2006. En la Tabla 4.2.2.1 se resumen el número de individuos analizados por cada año para cada sexo y clase de edad.

Tabla 4.2.2.1. Número de ejemplares analizados por sexo (1= macho, 2= hembra), edad y año.

Sexo	Edad	Año																	
		1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2010	2011	2012
1	1	387	560	230	216	368	293	290	248	161	167	115	246	256	59	185	377	238	134
	2	108	406	256	102	182	48	31	166	108	132	94	152	88	39	68	118	212	55
	3	1	2	21	4	7	1		1	14	8	8	77	12	1	10	11		
2	1	576	424	173	278	390	289	411	204	114	209	122	216	197	60	202	330	299	225
	2	125	507	267	137	177	31	80	133	79	140	97	144	90	33	81	155	353	68
	3		6	44	14	10			1	12	11	8	64	11	4	10	11	1	
Totales		1197	1905	991	751	1134	662	812	753	488	667	444	899	654	196	556	1002	1103	482

Para el análisis de la madurez, los individuos fueron asignados como inmaduros si el estado de madurez fue 1 y los otros 5 estados (2 a 6) fueron asignados como maduros. Para el análisis de la actividad reproductora los estados de madurez 3, 4 y 5 son considerados activos y los estados 1, 2 y 6 inactivos. En la anchoa europea consideramos la madurez completa en el estado 4, ahora bien, los individuos maduros se vuelven reproductivamente inactivos después del período de desove y, en consecuencia, la proporción de individuos "activos" (etapas 3-5) puede ser un indicador más útil del estado reproductivo.

### 4.2.3 Análisis estadístico

Se emplearon modelos aditivos generalizados (GAMs) con un objetivo doble:

a) determinar si existe variabilidad interanual en la serie histórica de condición (peso en talla), madurez y actividad reproductora, y una vez determinada la existencia de esta variabilidad,

b) explorar si esta variabilidad puede ser explicada por variables medioambientales como la SST o la disponibilidad de alimento (determinada por la biomasa de zooplancton), o por último, el tamaño del stock.

Por ello, primero se construyeron modelos solamente con los parámetros biológicos, año y día del año como variables explicativas del peso, madurez y actividad reproductora, para determinar si existía variabilidad interanual. Debido al hecho de que la edad, la madurez y el peso estaban correlacionadas con la talla, el efecto de la talla se eliminó de cada variable utilizando GAMs gaussianos.

En un segundo paso, el año fue sustituido en los modelos finales por las variables SST y biomasa de zooplancton, y la biomasa del stock de anchoa.

Todos los análisis se llevaron a cabo utilizando GAMs (Hastie & Tibshirani, 1990; Venables & Ripley, 2002; Wood & Augustin, 2002; Venables & Dichmont, 2004; Wood 2006), que es definido como un método semi-paramétrico que mediante funciones suavizadas determina la forma de la relación entre variables ambientales y bióticas en este estudio (Swartzman, 1997; Piet, 2002; Cianelli et al., 2008). Las asunciones para el GAM son que las funciones son aditivas y los componentes son suavizados (Hastie & Tibshirani, 1990; Wood & Augustin, 2002). Así los GAM son más flexibles, permitiendo aditivamente una combinación de formas lineales y complejas en el mismo modelo (Wood & Augustin, 2002). El modelo es determinado por la naturaleza de la relación entre la variable respuesta y las variables explicativas y no por la asunción de alguna forma de relación paramétrica (Hastie & Tibshirani, 1990; Peltonen et al., 2007).

Se emplearon GAMs gaussianos para la condición (peso en talla) (Hastie & Tibshirani, 1990; Zuur et al., 2007, 2009) y GAMs binomiales para madurez (maduro-inmaduro) y actividad reproductiva (activo-inactivo), usando una distribución binomial y una función logit link. El grado de suavizado de la curva es expresado mediante grados de libertad (df). El suavizado es una función que relaciona la variable respuesta con las variables explicativas mediante polinomios. La función de unión establece la relación entre la estimación de la variable respuesta y la función suavizada de las variables

explicativas. La función de unión está directamente relacionada con la familia de distribución.

Los grados de libertad para los suavizadores ajustados a las variables explicativas individuales que se utilizan en los modelos están restringidas al valor máximo de 3 (estableciendo el valor de  $k=4$ ) para evitar el sobreajuste durante la validación cruzada. Se empleó para todas las variables explicativas a excepción del año, en el que los grados de libertad no fueron restringidos. Los modelos óptimos fueron determinados combinando la selección paso a paso “forwards” y “backwards” para identificar los principales efectos, siendo seleccionados aquellos con el valor AIC (Criterio de Información de Akaike) (Akaike, 1973) más bajo, y en aquellos en el que todas las variables explicativas retenidas tuvieron efectos significativos ( $p < 0.05$ ). La selección del proceso tiene en cuenta también la significancia de la variable explicativa (es decir, añadiendo la variable con el p-valor más bajo o quitando la variable con el p-valor más alto, lo cual por lo general está de acuerdo con los cambios en la AIC) y la desviación explicada (favoreciendo valores altos). La validación del modelo incluye un examen visual de los plots de los residuos en busca de patrones y normalidad, para los GAMs gaussianos, y para validar el GAM asumiendo una familia binomial se utilizaron los cuartiles de los residuos aleatorizados. Así mismo, se examinaron también los plots para buscar la presencia de aquellos valores que tienen un gran efecto en los resultados, por lo general, valores atípicos.

Toda la exploración de datos y la obtención de los modelos óptimos ajustados, fue llevada a cabo usando la librería *mgcv* (1.3-17) desarrollado por Wood (2001) en el software R 2.3.1.

En la salida del GAM, la interpretación de la dirección del efecto de una variable explicativa en la variable respuesta, requiere la consideración de las bandas de confianza en el gráfico que muestra el “smoother” para el efecto parcial de la variable explicativa: donde una línea horizontal (es decir, tendencia cero) podría establecerse dentro de los límites de confianza, no hay ninguna tendencia significativa como ocurre a menudo en los extremos del eje x, donde los límites de confianza amplios reflejan la baja densidad de datos.

Para cada uno de los modelos, se testeó por medio del análisis de la varianza (ANOVA), las posibles interacciones entre las variables explicativas. La decisión final sobre los modelos óptimos (incluir la interacción o no, por ejemplo para aquellos casos en los que estaba presente la interacción de las variables año, SST, ZooB y SSB, con el sexo, y los modelos en los que estas variables no interaccionaban con el sexo) se tomó en base a los resultados de un F-test (para GAMs gaussianos) o un Chi-square test (para GAMs binomiales). Si la comparación entre los dos grupos, con interacción y sin ella, era significativa, nos quedábamos con el modelo más complejo, el de la interacción.

### **4.3 RESULTADOS**

Se presentan los resultados de los modelos de las variables respuesta biológicas peso, madurez y actividad reproductora y dentro de cada una de ellos los modelos para explicar la variabilidad interanual en relación a las variables, SST, ZooB y a SSB.

Basándonos en el examen de los plots de suavizado y teniendo en cuenta los límites de confianza, casi todas las tendencias pueden ser descritas como aumentando o disminuyendo y el resto muestran ya sea un pico (es decir, un valor óptimo de la variable explicativa) o, más raramente, una depresión (es decir, un punto en el que el valor de la variable explicativa es el más bajo). En muchos casos, las tendencias son evidentes sólo en el rango medio de los valores de la variable explicativa, con amplios límites de confianza en los extremos que reflejan una menor densidad de datos.

Las variables explicativas incluidas en los modelos GAM finales para el peso, madurez y actividad reproductora, y en los modelos de los efectos de SST, ZooB y SSB, junto con la significación estadística de estos efectos, así como, la bondad de las métricas de ajuste para ambas series y el valor de AIC, son presentados de la Tabla 4.3.1.1 a la Tabla 4.3.3.1.

#### **4.3.1 PESO EN TALLA**

El modelo final ajustado para peso en talla para ambas series 1992-2012 y 1992-2006 fue:

$\log\text{Peso} \sim s(\log\text{Talla}, k = 4) + s(\text{residuos\_MT}, k = 4) + s(\text{residuos\_ET}, k = 4) + s(\text{Año},$   
 $\text{by} = \text{as.factor(Sexo)}) + \text{as.factor(Sexo)} + s(\text{Día}, k = 4)$

El modelo explica para ambas series el 95% de la desviación observada, y mostro efectos significativos ( $p\text{-valor} < 0.0001$ ) de la madurez residual (residuos\_MT), la edad residual (residuos\_ET), el año, con el sexo incluyéndolo en una interacción con el año y día del año (Tabla 4.3.1.1). Se ha mantenido la interacción de la variable año con el sexo ya que al hacer un análisis de la varianza ANOVA la comparación entre los dos grupos fue significativa ( $p < 0.0001$ ), quedándonos con el modelo más complejo, el de la interacción.

El modelo aditivo generalizado para ambas series, puede verse en la Figura 4.3.1.1, la talla presenta un efecto positivo con respecto al peso, observamos que el peso aumenta linealmente cuando la talla aumenta; la madurez residual una vez que se ha quitado el efecto de la talla, presenta un efecto significativo sobre el peso, dentro de un óptimo, al igual que la edad residual, aunque esta última presenta unos amplios límites de confianza en los extremos que reflejan una menor densidad de datos, mostrando una tendencia no significativa en esos valores. Existe una variación significativa interanual con diferentes trayectorias para machos y hembras. Con respecto a la variable día del año, el peso aumenta a lo largo del año hasta los 100 días (abril), coincidente con la época de puesta de la anchoa (Capítulo 2, sección 2.2.2.2), disminuyendo posteriormente hasta aproximadamente los 250 días (agosto) coincidente este con el fin de la puesta, a partir de ese valor la tendencia se invierte, pero presenta unos amplios límites de confianza.

Tabla 4.3.1.1 Resultado del modelo final ajustado para peso en talla para las series (a) 1992-2012 y (b) 1992-2006.

(a)

Términos de suavizado					Coeficientes Paramétricos				
Variables	df	Ref.df	F	p-valor	Variables	Estimación	Error	t valor	Pr(> t )
s(logTalla)	2.604	2.887	51915.5	<0.0001	(Intercepto)	1.360	0.000	3065.51	<0.0001
s(residuos_MT)	2.943	2.998	114.64	<0.0001	as.factor(Sexo)2	0.009	0.001	14.08	<0.0001
s(residuos_ET)	2.267	2.68	10.3	<0.0001					
s(Año):as.factor(Sexo)1	8.923	8.998	503.36	<0.0001					
s(Año):as.factor(Sexo)2	8.91	8.997	392.01	<0.0001					
s(Día)	2.966	2.999	66.45	<0.0001					

Desviación explicada: 95%; GCV : 0.001; AIC : -55664.1 N = 14696

(b)

Términos de suavizado					Coeficientes Paramétricos				
Variables	df	Ref.df	F	p-valor	Variables	Estimación	Error	t valor	Pr(> t )
s(logTalla)	2.982	3	40833.8	<0.0001	(Intercepto)	1.355	0.000	2813.400	<0.0001
s(residuos_MT)	2.911	2.994	90.33	<0.0001	as.factor(Sexo)2	0.011	0.001	15.600	<0.0001
s(residuos_ET)	2.45	2.814	10.7	<0.0001					
s(Año):as.factor(Sexo)1	8.992	9	339.83	<0.0001					
s(Año):as.factor(Sexo)2	8.919	8.998	272.19	<0.0001					
s(Día)	2.996	3	68.27	<0.0001					

Desviación explicada: 95%; GCV : 0.001; AIC : -45950 N = 12109

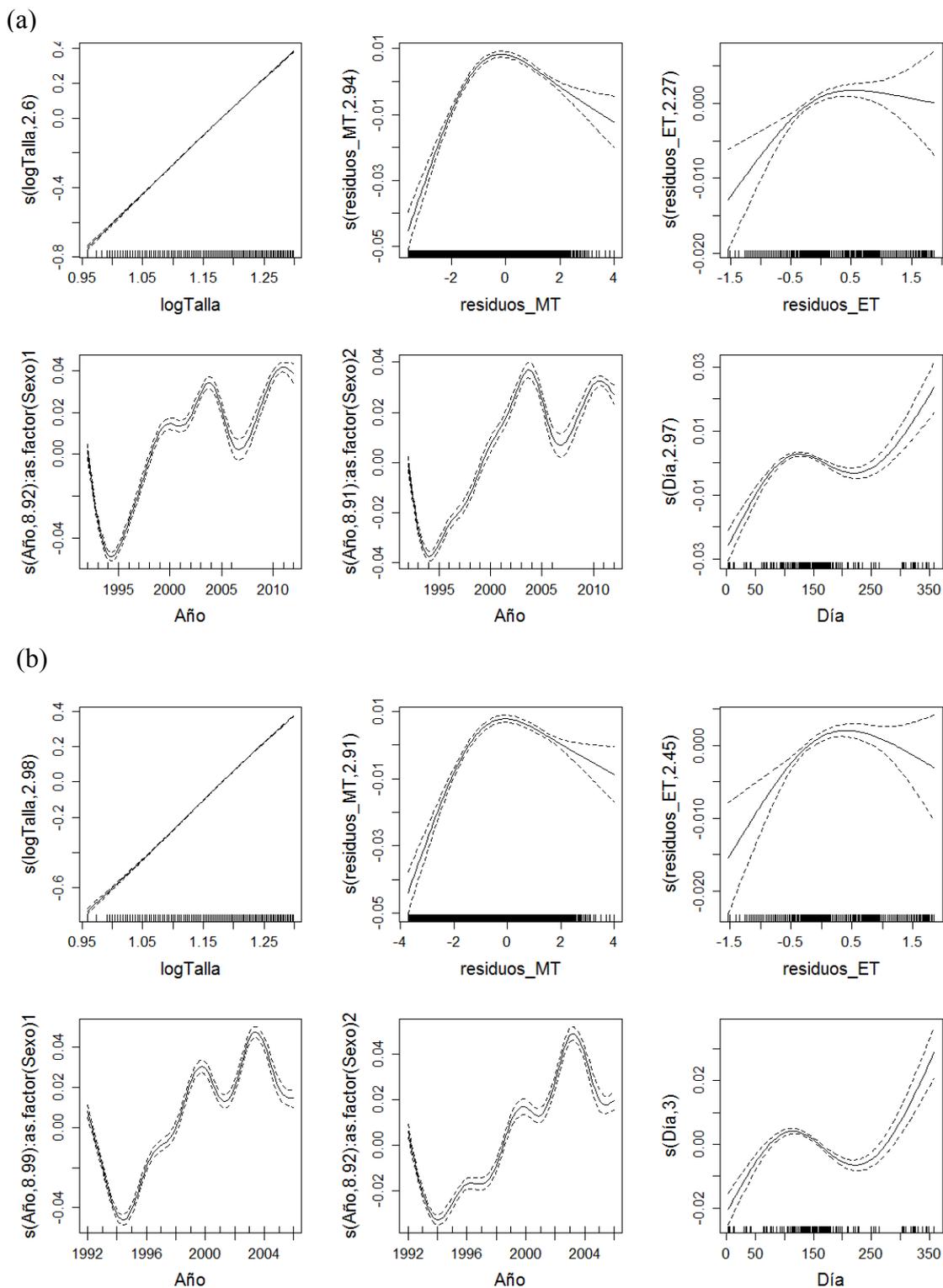


Figura 4.3.1.1. Modelo Aditivo Generalizado (GAM) relacionando la respuesta del peso con las variables explicativas:  $\log Talla$ ,  $\text{residuos\_MT}$ ,  $\text{residuos\_ET}$ , Año por sexo y Día del año, para las series (a) 1992-2012 y (b) 1992-2006.

#### 4.3.1.1 Peso en talla ~ SST

El modelo final ajustado para peso en talla sustituyendo la variable año por DS\_SST para ambas series 1992-2012 y 1992-2006 fue:

$$\log\text{Peso} \sim s(\log\text{Talla}, k = 4) + s(\text{residuos\_MT}, k = 4) + s(\text{residuos\_ET}, k = 4) + s(\text{DS\_SST}, k = 4, \text{by} = \text{as.factor}(\text{Sexo})) + \text{as.factor}(\text{Sexo}) + s(\text{Día}, k = 4)$$

El modelo explica el 92.4 % de la desviación observada para la serie 1992-2012 y el 93.1 % para la serie 1992-2006 y mostro efectos significativos (p-valor < 0.0001) de la madurez residual, la edad residual, la DS\_SST, con el sexo incluyéndolo en una interacción con DS\_SST y día del año (Tabla. 4.3.1.1.1). Se ha mantenido la interacción de la variable SST con el sexo para ambas series (ANOVA, p < 0.0001).

El efecto de la variable explicativa DS\_SST es positivo con respecto al peso (Figura 4.3.1.1.1), observamos que el peso aumenta al aumentar la temperatura, siendo la tendencia prácticamente igual en las dos series.

Tabla. 4.3.1.1.1 Resultado del modelo final ajustado para peso en talla sustituyendo la variable año por DS\_SST para las series (a) 1992-2012 y (b) 1992-2006.

(a)

Términos de suavizado				Coeficientes Paramétricos					
Variables	df	Ref.df	F	p-valor	Variables	Estimación	Error	t valor	Pr(> t )
s(logTalla)	1.922	2.317	49716.6	<0.0001	(Intercepto)	1.360	0.001	2571.10	<0.0001
s(residuos_MT)	2.988	3	222.699	<0.0001	as.factor(Sexo)2	0.010	0.001	13.29	<0.0001
s(residuos_ET)	2.778	2.966	7.001	<0.0001					
s(DS_SST):as.factor(Sexo)1	2.775	2.963	206.783	<0.0001					
s(DS_SST):as.factor(Sexo)2	2.854	2.984	141.922	<0.0001					
s(Día)	2.99	3	107.186	<0.0001					

Desviación explicada: 92.4 %; GCV : 0.002; AIC : -50332.1 N = 14696

(b)

Términos de suavizado				Coeficientes Paramétricos					
Variables	df	Ref.df	F	p-valor	Variables	Estimación	Error	t valor	Pr(> t )
s(logTalla)	2.923	2.995	34076.9	<0.0001	(Intercepto)	1.355	0.001	2422.29	<0.0001
s(residuos_MT)	2.92	2.995	143.988	<0.0001	as.factor(Sexo)2	0.010	0.001	12.12	<0.0001
s(residuos_ET)	2.889	2.992	5.898	<0.0001					
s(DS_SST):as.factor(Sexo)1	2.922	2.995	127.309	<0.0001					
s(DS_SST):as.factor(Sexo)2	2.443	2.794	82.616	<0.0001					
s(Día)	2.942	2.998	70.713	<0.0001					

Desviación explicada: 93.1%; GCV : 0.002; AIC : -42199.2 N = 12109

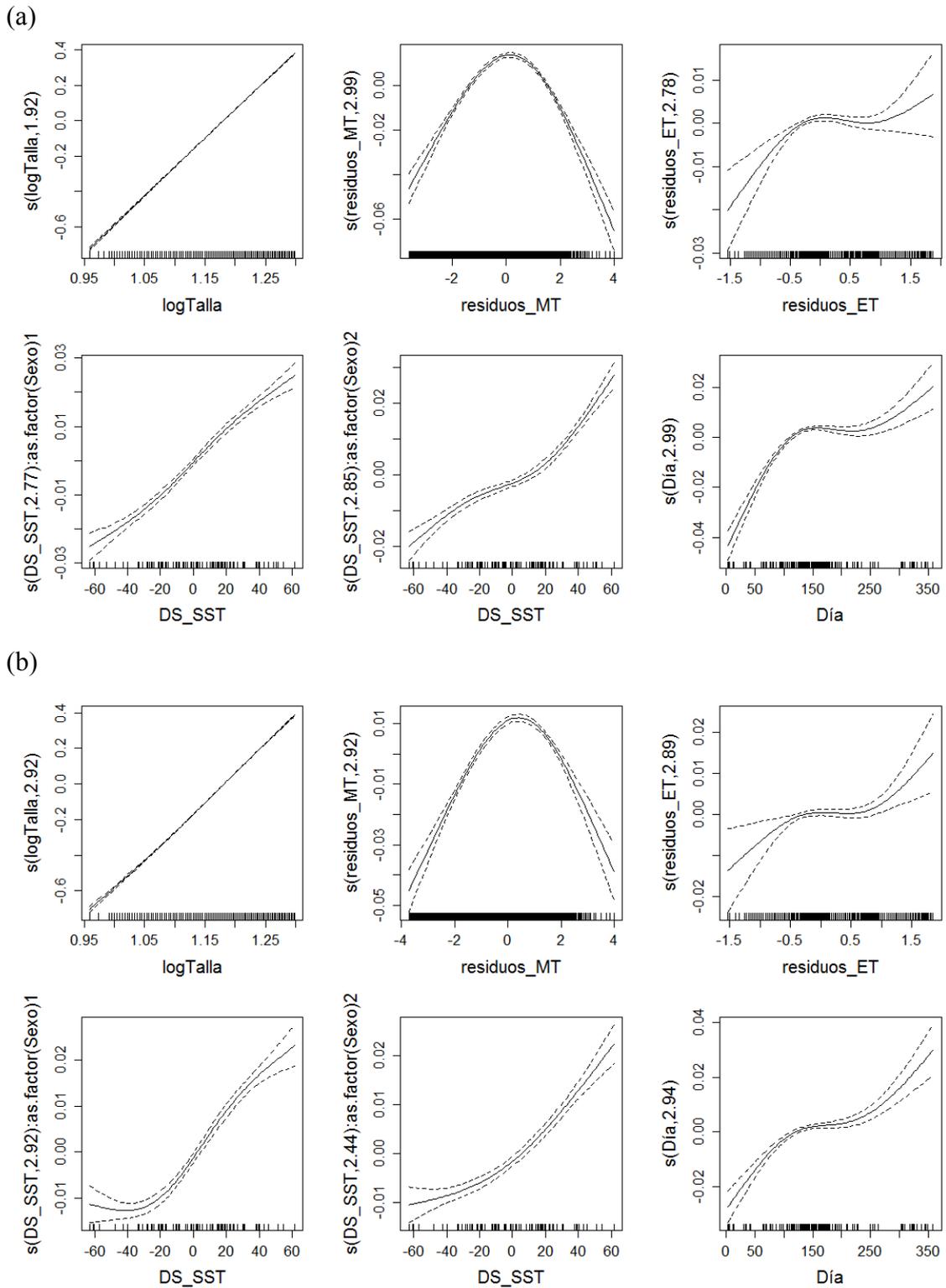


Figura 4.3.1.1.1. Modelo Aditivo Generalizado (GAM) relacionando la respuesta del peso con las variables explicativas:  $\log Talla$ ,  $\text{residuos\_MT}$ ,  $\text{residuos\_ET}$ ,  $\text{DS\_SST}$  por sexo y Día del año, para las series (a) 1992-2012 y (b) 1992-2006.

#### **4.3.1.2 Peso en talla ~ ZooB**

El modelo final ajustado para peso en talla sustituyendo la variable año por DS\_ZooB para ambas series 1992-2012 y 1992-2006 fue:

$$\log\text{Peso} \sim s(\log\text{Talla}, k = 4) + s(\text{residuos\_MT}, k = 4) + s(\text{residuos\_ET}, k = 4) + s(\text{DS\_ZooB}, k = 4, \text{by} = \text{as.factor}(\text{Sexo})) + \text{as.factor}(\text{Sexo}) + s(\text{Día}, k = 4)$$

El modelo explica el 91.7 % de la desviación observada para la serie 1992-2012 y el 92.9 % para la serie 1992-2006 y los efectos de todas las variables explicativas fueron significativas en el modelo ( $p$ -valor  $< 0.0001$ ) (Tabla 4.3.1.2.1). Se ha mantenido la interacción de la variable DS\_ZooB con el sexo para ambas series (ANOVA,  $p < 0.0001$ ).

Existe un efecto positivo de la variable explicativa biomasa de zooplancton (DS\_ZooB), el peso aumenta al aumentar la biomasa de zooplancton (Figura 4.3.1.2.1), en ambas series, aunque para la serie 1992-2006, se observa una inversión de la tendencia de positiva a negativa en valores altos de biomasa de zooplancton.

Tabla 4.3.1.2.1. Resultado del modelo final ajustado para peso en talla sustituyendo la variable año por DS\_ZooB para las series (a) 1992-2012 y (b) 1992-2006.

(a)

Términos de suavizado					Coeficientes Paramétricos				
Variables	df	Ref.df	F	p-valor	Variables	Estimación	Error	t valor	Pr(> t )
s(logTalla)	1	1	103904.3	<0.0001	(Intercepto)	1.362	0.001	2467.60	<0.0001
s(residuos_MT)	2.978	3	195.17	<0.0001	as.factor(Sexo)2	0.010	0.001	12.83	<0.0001
s(residuos_ET)	2.972	2.999	12.66	<0.0001					
s(DS_ZooB):as.factor(Sexo)1	2.187	2.577	80.35	<0.0001					
s(DS_ZooB):as.factor(Sexo)2	1	1	27.57	<0.0001					
s(Día)	2.984	3	79.59	<0.0001					

Desviación explicada: 91.76%; GCV : 0.002; AIC : -47953.7; N = 14196

(b)

Términos de suavizado					Coeficientes Paramétricos				
Variables	df	Ref.df	F	p-valor	Variables	Estimación	Error	t valor	Pr(> t )
s(logTalla)	2.927	2.996	32108.225	<0.0001	(Intercepto)	1.353	0.001	2334.000	<0.0001
s(residuos_MT)	2.941	2.997	172.944	<0.0001	as.factor(Sexo)2	0.009	0.001	11.380	<0.0001
s(residuos_ET)	2.93	2.997	8.332	<0.0001					
s(DS_ZooB):as.factor(Sexo)1	2.997	3	92.61	<0.0001					
s(DS_ZooB):as.factor(Sexo)2	2.948	2.998	21.997	<0.0001					
s(Día)	2.994	3	41.05	<0.0001					

Desviación explicada: 92.9%; GCV : 0.002; AIC : -40638.6 N = 11775

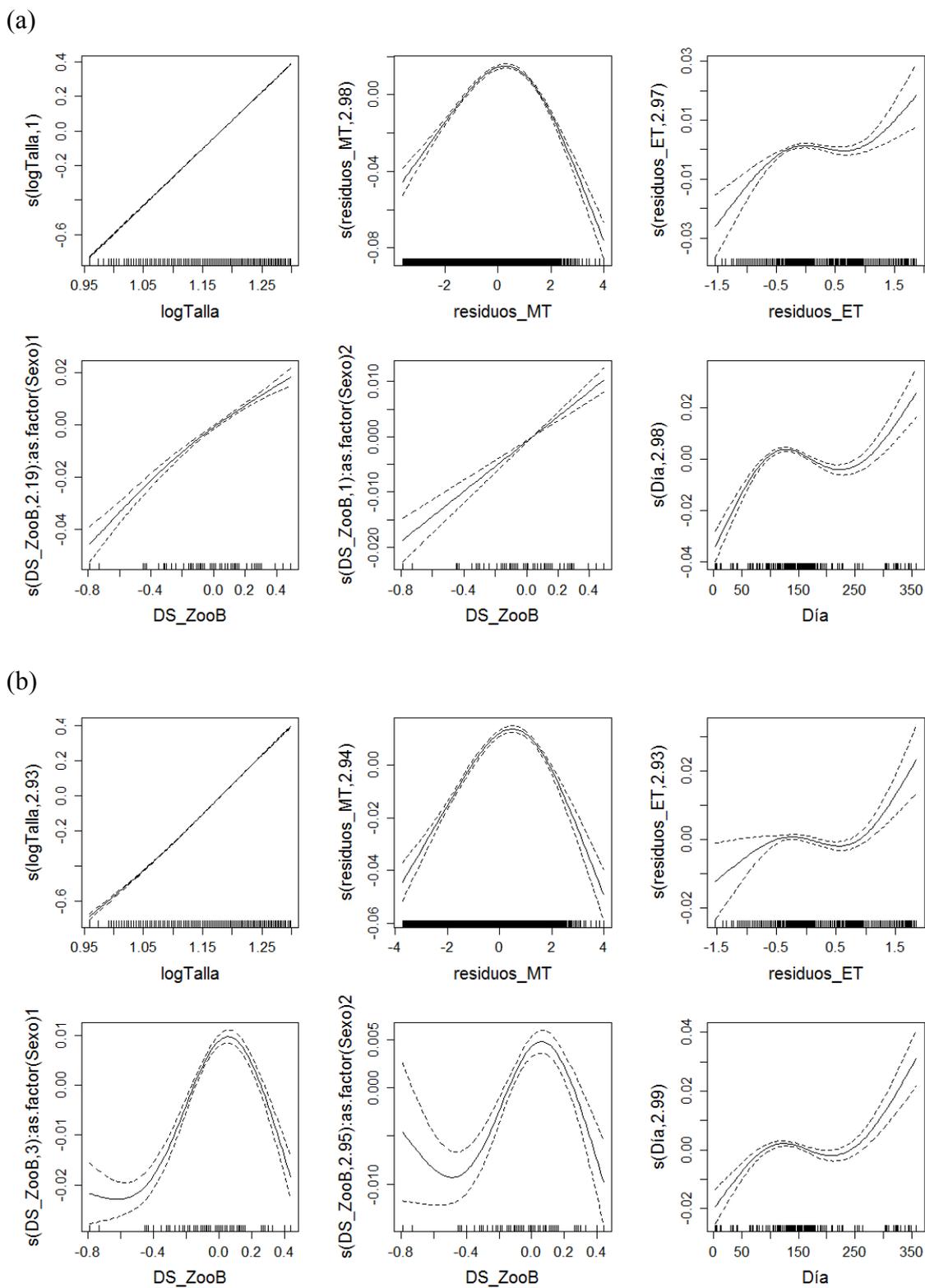


Figura 4.3.1.2.1 Modelo Aditivo Generalizado (GAM) relacionando la respuesta del peso con las variables explicativas: logTalla, residuos\_MT, residuos\_ET, DS\_ZooB por sexo y Día del año, para las series (a) 1992-2012 y (b) 1992-2006.

#### 4.3.1.3 Peso en talla ~ SSB

Los modelos finales ajustados para peso en talla sustituyendo la variable año por SSB fueron para las distintas series,

1992-2012:

$$\log\text{Peso} \sim s(\log\text{Talla}, k = 4) + s(\text{residuos\_MT}, k = 4) + s(\text{residuos\_ET}, k = 4) + s(\text{SSB}, k = 4, \text{by} = \text{as.factor}(\text{Sexo})) + \text{as.factor}(\text{Sexo}) + s(\text{Día}, k = 4)$$

1992-2006:

$$\log\text{Peso} \sim s(\log\text{Talla}, k = 4) + s(\text{residuos\_MT}, k = 4) + s(\text{SSB}, k = 4, \text{by} = \text{as.factor}(\text{Sexo})) + \text{as.factor}(\text{Sexo}) + s(\text{Día}, k = 4)$$

Los modelos explican el 92.8% y 94% de la desviación observada para la series 1992-2012 y 1992-2006 respectivamente, y los efectos de las variables explicativas, madurez residual, SSB, con el sexo incluyéndolo en una interacción con SSB y día del año, fueron significativas en el modelo con un p-valor < 0.0001, y para la edad residual en la serie de 1992-2012, con un p-valor < 0.01; para la serie 1992-2006, el efecto de la edad residual ha sido quitado del modelo ya que obtuvimos un nivel de significación elevado (p-valor > 0.05) (Tabla 4.3.1.3.1). Se ha mantenido la interacción de la variable SSB con el sexo para ambas series (ANOVA, p < 0.0001).

El modelo aditivo generalizado para ambas series, puede verse en la Figura 4.3.1.3.1. El efecto de la variable explicativa SSB es negativo con respecto al peso, en ambas series se aprecia que a medida que aumenta la biomasa del stock, disminuye el peso hasta llegar a valores medios de la SSB, a partir de esos valores se invierte la tendencia de negativa a positiva en valores altos de SSB.

Tabla 4.3.1.3.1 Resultado del modelo final ajustado para peso en talla sustituyendo la variable año por SSB para las series (a) 1992-2012 y (b) 1992-2006

(a)

Términos de suavizado				Coeficientes Paramétricos					
Variables	df	Ref.df	F	p-valor	Variables	Estimación	Error	t valor	Pr(> t )
s(logTalla)	2.876	2.988	42390	<0.0001	(Intercepto)	1.360	0.001	2640.50	<0.0001
s(residuos_MT)	2.91	2.994	147.631	<0.0001	as.factor(Sexo)2	0.009	0.001	12.20	<0.0001
s(residuos_ET)	2.732	2.952	4.579	<0.01					
s(SSB):as.factor(Sexo)1	3	3	343.543	<0.0001					
s(SSB):as.factor(Sexo)2	2.998	3	327.592	<0.0001					
s(Día)	2.963	2.999	77.385	<0.0001					

Desviación explicada: 92.8 %; GCV : 0.002; AIC : -51160; N = 14696

(b)

Términos de suavizado				Coeficientes Paramétricos					
Variables	df	Ref.df	F	p-valor	Variables	Estimación	Error	t valor	Pr(> t )
s(logTalla)	2.638	2.905	46413.2	<0.0001	(Intercepto)	1.356	0.001	2608.54	<0.0001
s(residuos_MT)	2.851	2.984	136.13	<0.0001	as.factor(Sexo)2	0.009	0.001	12.36	<0.0001
s(SSB):as.factor(Sexo)1	3	3	459.33	<0.0001					
s(SSB):as.factor(Sexo)2	2.998	3	443.89	<0.0001					
s(Día)	2.988	3	47.73	<0.0001					

Desviación explicada: 94%; GCV : 0.002; AIC : -43928.3 N = 12109

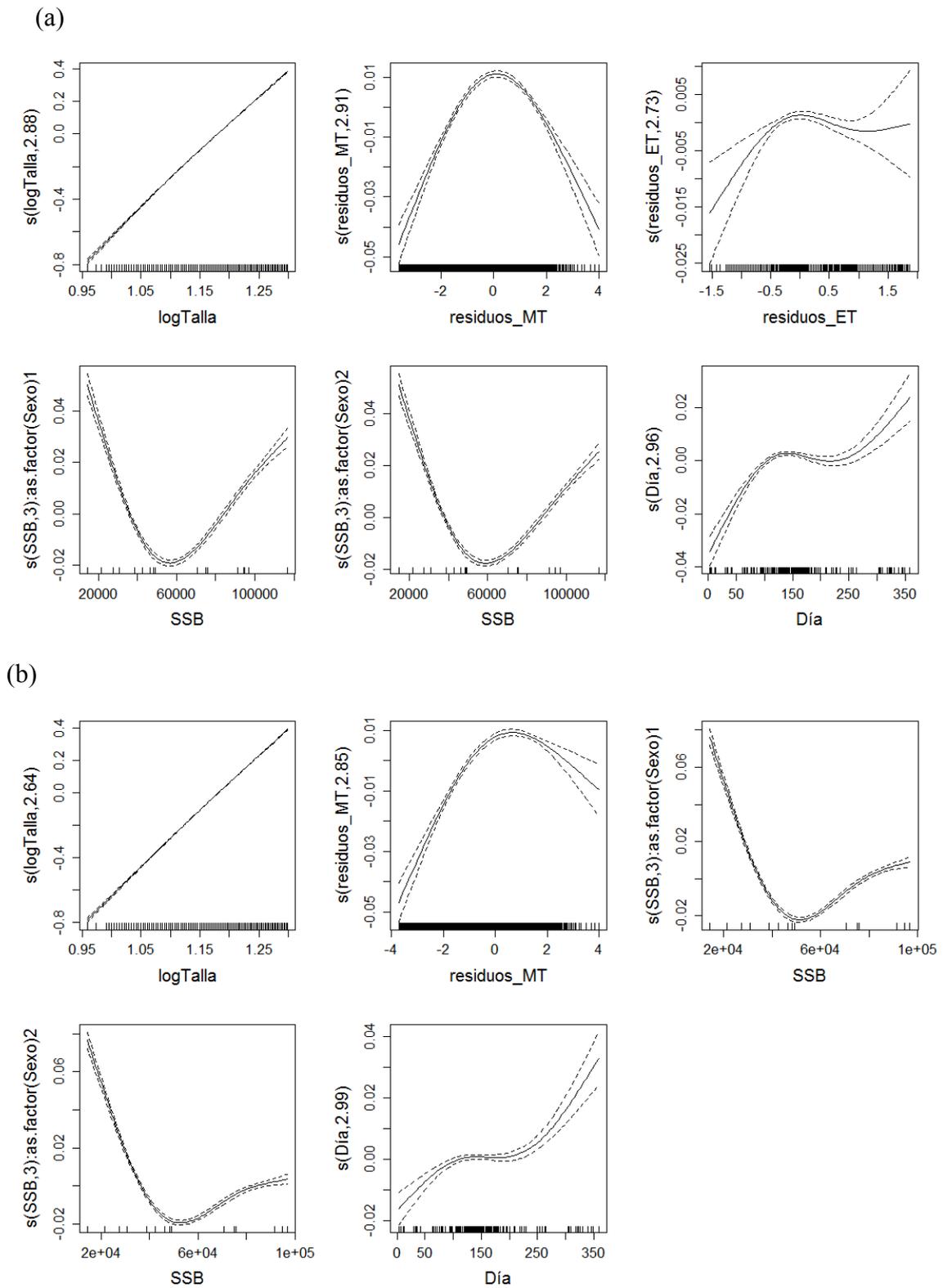


Figura 4.3.1.3.1 Modelo Aditivo Generalizado (GAM) relacionando la respuesta del peso con las variables explicativas: logTalla, residuos\_MT, residuos\_ET, SSB por sexo y Día del año, para las series (a) 1992-2012 y (b) 1992-2006.

### **4.3.2 MADUREZ EN TALLA**

El modelo final ajustado para madurez en talla para ambas series 1992-2012 y 1992-2006 fue:

$$\text{Madurez} \sim \text{s}(\log\text{Talla}, k = 4) + \text{s}(\text{residuos\_ET}, k = 4) + \text{s}(\text{residuos\_PT}, k = 4) + \text{s}(\text{Año}, \text{by} = \text{as.factor}(\text{Sexo})) + \text{as.factor}(\text{Sexo}) + \text{s}(\text{Día}, k = 4)$$

El modelo explica el 73.2 % de la desviación observada para la serie 1992-2012 y el 74 % para la serie 1992-2006 y los efectos de las variables explicativas, peso residual, año, con el sexo incluyéndolo en una interacción con año y día del año, fueron significativas en el modelo presentando un p-valor  $< 0.0001$  y también la edad residual pero con un p-valor  $< 0.05$  para ambas series (Tabla 4.3.2.1). Se ha mantenido la interacción de la variable año con el sexo para ambas series (ANOVA,  $p < 0.0001$ ).

El modelo final para ambas series, puede verse en la Figura 4.3.2.1. La talla presenta un efecto positivo con respecto a la madurez, aunque la tendencia para ambas series no es lineal, y presenta en ambos extremos (las tallas más pequeñas y las más grandes) unos límites de confianza más amplios; la edad residual una vez que se ha quitado el efecto de la talla, presenta para ambas series un efecto negativo en la madurez, decreciendo linealmente al aumentar la edad; para el peso residual, la tendencia es a la inversa, un efecto positivo, incrementando la madurez al aumentar el peso. Existe una variación significativa interanual con diferentes trayectorias para machos y hembras. Con respecto a la variable día del año, la madurez aumenta progresivamente, encontrando los valores más altos a mitad del año, coincidiendo con la época de puesta, posteriormente disminuye en la segunda mitad del año, cuando los individuos dejan de estar maduros.

Tabla 4.3.2.1 Resultado del modelo final ajustado para madurez en talla para las series (a) 1992-2012 y (b) 1992-2006.

(a)

Términos de suavizado					Coeficientes Paramétricos				
Variables	df	Ref.df	F	p-valor	Variables	Estimación	Error	t valor	Pr(> t )
s(logTalla)	2.944	2.997	226.817	<0.0001	(Intercepto)	6.201	0.245	25.339	<0.0001
s(residuos_ET)	1.001	1.001	5.333	<0.05	as.factor(Sexo)2	0.313	0.219	1.428	0.153
s(residuos_PT)	2.816	2.976	34.977	<0.0001					
s(Año):as.factor(Sexo)1	8.568	8.918	58.178	<0.0001					
s(Año):as.factor(Sexo)2	8.408	8.855	117.628	<0.0001					
s(Día)	2.958	2.998	862.607	<0.0001					

Desviación explicada: 73.2 %; UBRE : -0.872; AIC : 1877.4; N = 14696

(b)

Términos de suavizado					Coeficientes Paramétricos				
Variables	df	Ref.df	F	p-valor	Variables	Estimación	Error	t valor	Pr(> t )
s(logTalla)	2.932	2.996	189.444	<0.0001	(Intercepto)	5.892	0.214	27.533	<0.0001
s(residuos_ET)	1	1.001	3.889	<0.05	as.factor(Sexo)2	0.291	0.199	1.467	0.142
s(residuos_PT)	1.001	1.002	32.589	<0.0001					
s(Año):as.factor(Sexo)1	5.268	6.279	51.338	<0.0001					
s(Año):as.factor(Sexo)2	6.882	7.819	87.778	<0.0001					
s(Día)	2.936	2.996	856.874	<0.0001					

Desviación explicada: 74 %; UBRE : -0.864; AIC : 1641.8 N = 12109

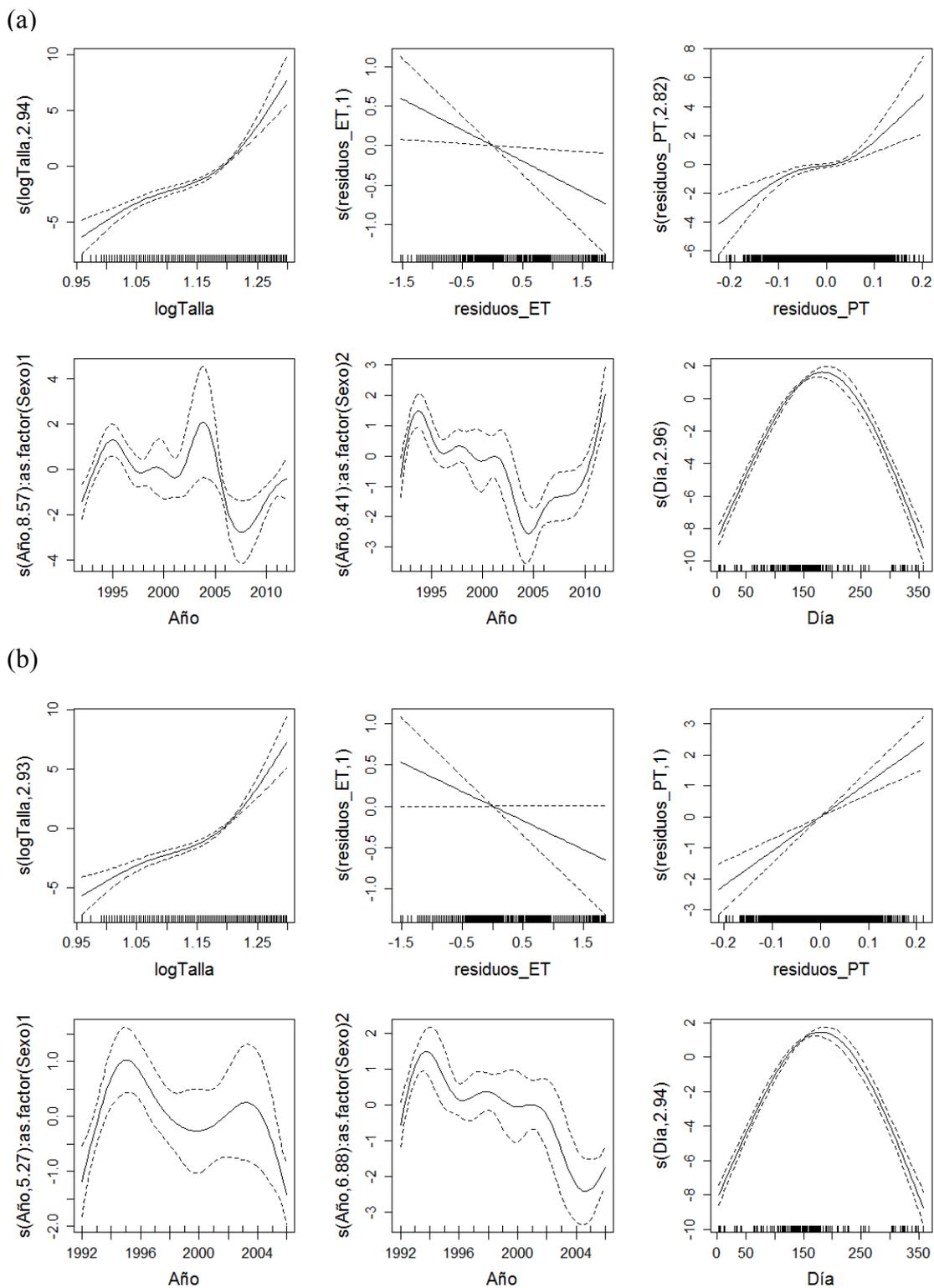


Figura 4.3.2.1 Modelo Aditivo Generalizado (GAM) relacionando la respuesta de la madurez con las variables explicativas: logTalla, residuos\_ET, residuos\_PT, Año por sexo y Día del año, para las series (a) 1992-2012 y (b) 1992-2006.

#### 4.3.2.1 Madurez en talla ~ SST

Los modelos finales ajustados para madurez en talla sustituyendo la variable año por DS\_SST, fueron para las distintas series,

1992-2012:

$$\text{Madurez} \sim \text{s}(\log\text{Talla}, k = 4) + \text{s}(\text{residuos\_ET}, k = 4) + \text{s}(\text{DS\_SST}, k = 4, \text{by} = \text{as.factor}(\text{Sexo})) + \text{as.factor}(\text{Sexo}) + \text{s}(\text{Día}, k = 4).$$

1992-2006:

$$\text{Madurez} \sim \text{s}(\log\text{Talla}, k = 4) + \text{s}(\text{residuos\_ET}, k = 4) + \text{s}(\text{residuos\_PT}, k = 4) + \text{s}(\text{DS\_SST}, \text{by} = \text{as.factor}(\text{Sexo})) + \text{as.factor}(\text{Sexo}) + \text{s}(\text{Día}, k = 4).$$

El modelo explica el 72.9 de la desviación observada para la serie 1992-2012 y el 73.9 % para la serie 1992-2006 y los efectos de las variables explicativas, edad residual, peso residual, DS\_SST, con el sexo incluyéndolo en una interacción con DS\_SST y día del año, fueron significativas en el modelo con distintos p-valores como puede verse en la Tabla 4.3.2.1.1; para la serie 1992-2012 el peso residual se ha quitado del modelo ( $p > 0.05$ ). Se ha mantenido la interacción de la variable SST con el sexo para ambas series (ANOVA,  $p < 0.0001$ ).

Con respecto a la variable DS\_SST, presenta un efecto negativo para la madurez a bajas y altas temperaturas, aunque su efecto es positivo en valores intermedios de temperatura (Figura 4.3.2.1.1).

Tabla 4.3.2.1.1 Resultado del modelo final ajustado para madurez en talla sustituyendo la variable año por DS\_SST para las series (a) 1992-2012 y (b) 1992-2006.

(a)

Términos de suavizado					Coeficientes Paramétricos				
Variables	df	Ref.df	F	p-valor	Variables	Estimación	Error	t valor	Pr(> t )
s(logTalla)	2.821	2.975	425.248	<0.0001	(Intercepto)	5.943	0.185	32.079	<0.0001
s(residuos_ET)	1.001	1.002	6.921	<0.05	as.factor(Sexo)2	0.518	0.143	3.631	<0.0001
s(DS_SST):as.factor(Sexo)1	2.974	2.999	92.689	<0.0001					
s(DS_SST):as.factor(Sexo)2	2.937	2.997	80.323	<0.0001					
s(Día)	2.949	2.998	1190.539	<0.0001					

Desviación explicada: 72.9 %; UBRE : -0.873; AIC : 1869.7; N = 14696

(b)

Términos de suavizado					Coeficientes Paramétricos				
Variables	df	Ref.df	F	p-valor	Variables	Estimación	Error	t valor	Pr(> t )
s(logTalla)	2.772	2.961	393.604	<0.0001	(Intercepto)	5.895	0.198	29.760	<0.0001
s(residuos_ET)	1	1.001	5.929	<0.05	as.factor(Sexo)2	0.231	0.156	1.480	0.139
s(residuos_PT)	1	1.001	3.979	<0.05					
s(DS_SST):as.factor(Sexo)1	2.972	2.999	76.498	<0.0001					
s(DS_SST):as.factor(Sexo)2	2.931	2.996	58.041	<0.0001					
s(Día)	2.919	2.994	1003.854	<0.0001					

Desviación explicada: 73.9 %; UBRE : -0.865; AIC : 1630.1; N = 12109

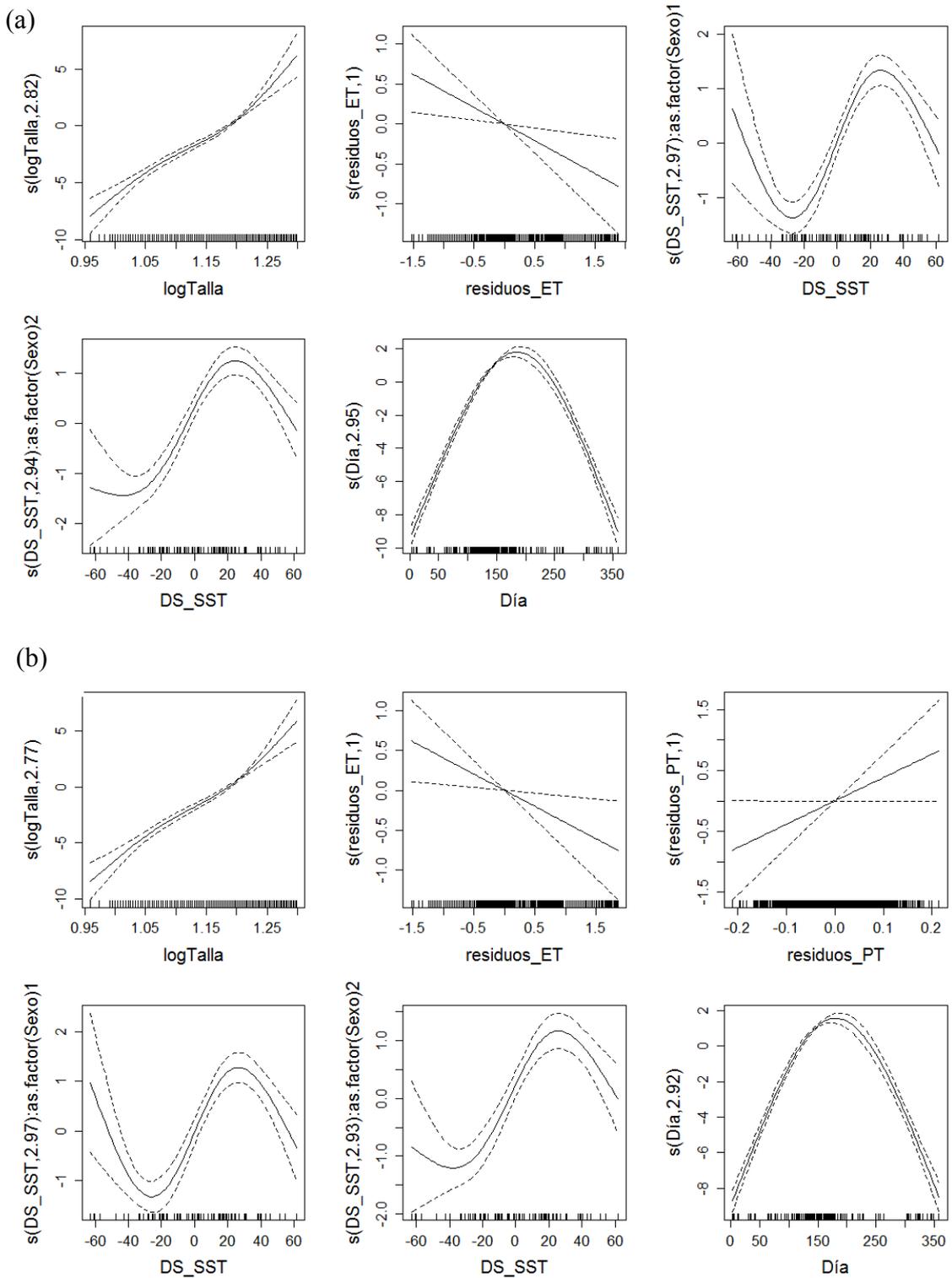


Figura 4.3.2.1.1 Modelo Aditivo Generalizado (GAM) relacionando la respuesta de la madurez con las variables explicativas:  $\log Talla$ , Madurez,  $\text{residuos\_ET}$ ,  $\text{residuos\_PT}$ ,  $\text{DS\_SST}$  por sexo y Día del año, para las series (a) 1992-2012y (b) 1992-2006.

#### **4.3.2.2 Madurez en talla ~ ZooB**

El modelo final ajustado para madurez en talla sustituyendo la variable año por DS\_ZooB para ambas series 1992-2012 y 1992-2006 fue:

$$\text{Madurez} \sim \text{s}(\log\text{Talla}, k = 4) + \text{s}(\text{residuos\_PT}, k = 4) + \text{s}(\text{DS\_ZooB}, k = 4, \text{by} = \text{as.factor}(\text{Sexo}) + \text{as.factor}(\text{Sexo}) + \text{s}(\text{Día}, k = 4)$$

El modelo explica el 73% de la desviación observada para la serie 1992-2012 y el 74.3 % para la serie 1992-2006 y los efectos de las variables explicativas, peso residual, DS\_ZooB, con el sexo incluyéndolo en una interacción con DS\_ZooB y día del año, fueron significativas en el modelo con distintos p-valores como puede verse en la Tabla 4.3.2.2.1. El efecto de la edad residual ha sido quitado en los modelos para ambas series, por ser no significativo ( $p > 0.05$ ). Se ha mantenido la interacción de la variable DS\_ZooB con el sexo para ambas series (ANOVA,  $p < 0.0001$ ).

El efecto de la DS\_ZooB es positivo con respecto a la madurez, y son muy similares en ambas series, aumentando la madurez al aumentar la biomasa de zooplancton (Figura 4.3.2.2.1).

Tabla 4.3.2.2.1 Resultado del modelo final ajustado para madurez en talla sustituyendo la variable año por DS\_ZooB para las series (a) 1992-2012 y (b) 1992-2006.

(a)

Términos de suavizado				Coeficientes Paramétricos					
Variables	df	Ref.df	F	p-valor	Variables	Estimación	Error	t valor	Pr(> t )
s(logTalla)	2.895	2.991	349.66	<0.0001	(Intercepto)	5.939	0.191	31.070	<0.0001
s(residuos_PT)	2.916	2.995	26.55	<0.0001	as.factor(Sexo)2	0.733	0.137	5.370	<0.0001
s(DS_ZooB):as.factor(Sexo)1	1.002	1.005	66.16	<0.0001					
s(DS_ZooB):as.factor(Sexo)2	1.001	1.002	111.8	<0.0001					
s(Día)	2.983	3	1022.59	<0.0001					

Desviación explicada: 73 %; UBRE : -0.871; AIC : 1851.7; N = 14352

(b)

Términos de suavizado				Coeficientes Paramétricos					
Variables	df	Ref.df	F	p-valor	Variables	Estimación	Error	t valor	Pr(> t )
s(logTalla)	2.909	2.993	272.47	<0.0001	(Intercepto)	5.634	0.188	29.971	<0.0001
s(residuos_PT)	1	1.001	9.61	<0.01	as.factor(Sexo)2	0.453	0.149	3.042	<0.01
s(DS_ZooB):as.factor(Sexo)1	2.717	2.938	76.51	<0.0001					
s(DS_ZooB):as.factor(Sexo)2	2.907	2.993	75.05	<0.0001					
s(Día)	2.939	2.996	995.34	<0.0001					

Desviación explicada: 74.3 %; UBRE : -0.865; AIC : 1595.6; N = 11775

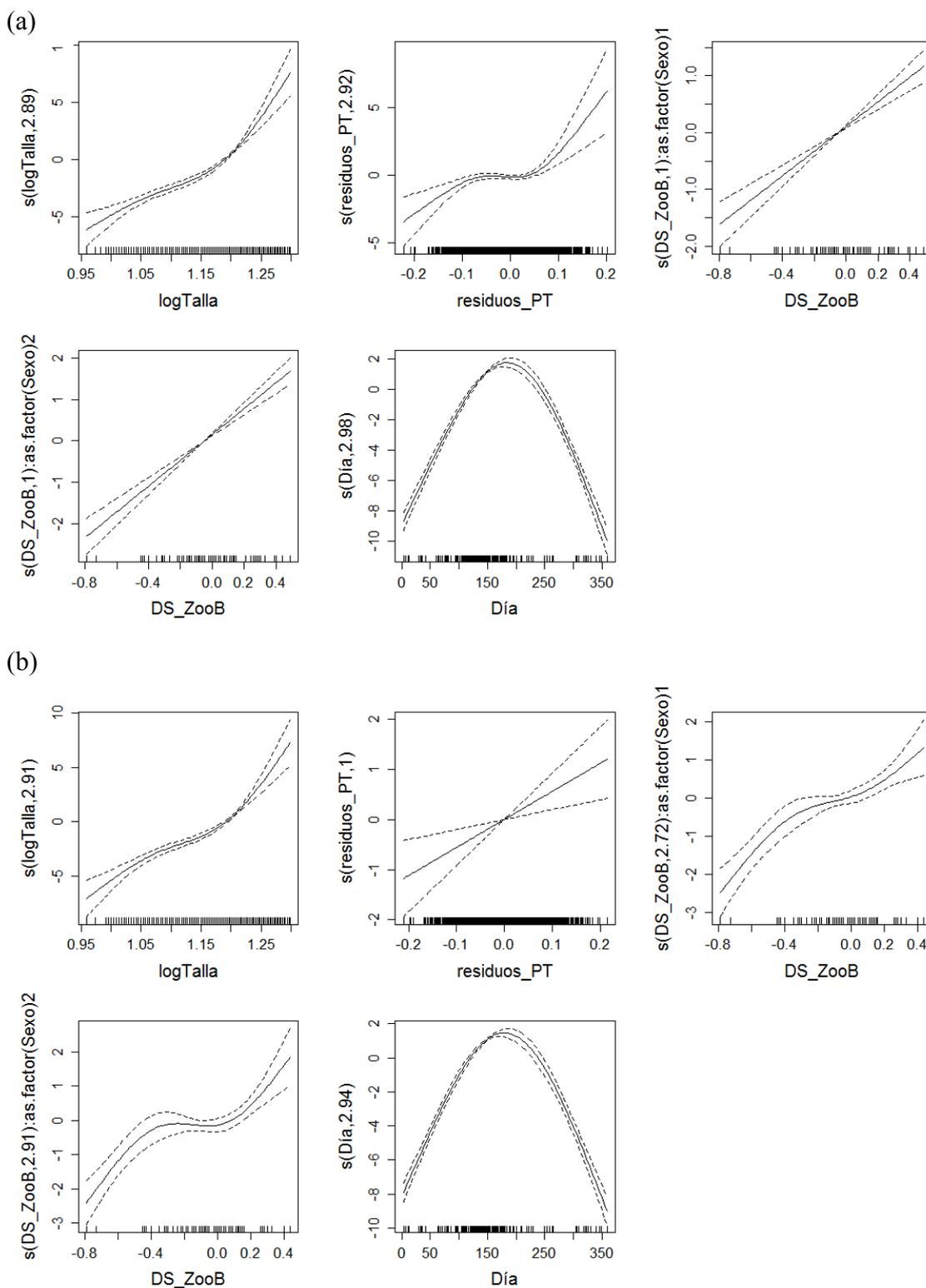


Figura 4.3.2.2.1 .Modelo Aditivo Generalizado (GAM) relacionando la respuesta de la madurez con las variables explicativas: logTalla, residuos\_PT, DS\_ZooB por sexo y Día del año, para las series (a) 1992-2012 y (b) 1992-2006.

#### 4.3.2.3 Madurez en talla ~ SSB

El modelo final ajustado para madurez en talla sustituyendo la variable año por SSB para ambas series 1992-2012 y 1992-2006 fue:

$$\text{Madurez} \sim \text{s}(\log\text{Talla}, k = 4) + \text{s}(\text{residuos\_PT}, k = 4) + \text{s}(\text{SSB}, k = 4, \text{by} = \text{as.factor}(\text{Sexo})) + \text{as.factor}(\text{Sexo}) + \text{s}(\text{Día}, k = 4)$$

El modelo explica el 72.1 % de la desviación observada para la serie 1992-2012 y el 73.3 % para la serie 1992-2006 y los efectos de las variables explicativas, peso residual, SSB, con el sexo incluyéndolo en una interacción con SSB y día del año, fueron significativas en el modelo ( $p$ -valor  $< 0.0001$ ). Para ambas series el efecto de la edad residual ha sido quitado del modelo ya que obtuvimos un nivel de significación elevado ( $p > 0.05$ ) (Tabla 4.3.2.3.1). Se ha mantenido la interacción de la variable SSB con el sexo para ambas series (ANOVA,  $p < 0.0001$ ).

El modelo aditivo generalizado para ambas series, puede verse en la Figura 4.3.2.3.1, observándose tendencias prácticamente iguales para ambas series. El efecto de la biomasa, SSB, es positivo con respecto a la madurez, la madurez aumenta al aumentar la biomasa.

## Variabilidad en los parámetros biológicos

Tabla 4.3.2.3.1. Resultado del modelo final ajustado para madurez en talla sustituyendo la variable año por SSB para las series (a) 1992-2012 y (b) 1992-2006.

(a)

Términos de suavizado				Coeficientes Paramétricos					
Variables	df	Ref.df	F	p-valor	Variables	Estimación	Error	t valor	Pr(> t )
s(logTalla)	2.857	2.984	257.19	<0.0001	(Intercepto)	5.930	0.193	30.689	<0.0001
s(residuos_PT)	2.918	2.995	21.75	<0.0001	as.factor(Sexo)2	0.698	0.152	4.607	<0.0001
s(SSB):as.factor(Sexo)1	2.937	2.997	24.9	<0.0001					
s(SSB):as.factor(Sexo)2	2.771	2.959	74.78	<0.0001					
s(Día)	2.977	2.999	886.9	<0.0001					

Desviación explicada: 72.1 %; UBRE : -0.869; AIC : 1931; N = 14696

(b)

Términos de suavizado				Coeficientes Paramétricos					
Variables	df	Ref.df	F	p-valor	Variables	Estimación	Error	t valor	Pr(> t )
s(logTalla)	2.875	2.988	205.7	<0.0001	(Intercepto)	5.862	0.201	29.194	<0.0001
s(residuos_PT)	2.829	2.979	33.57	<0.0001	as.factor(Sexo)2	0.351	0.159	2.206	<0.05
s(SSB):as.factor(Sexo)1	2.953	2.998	36.83	<0.0001					
s(SSB):as.factor(Sexo)2	2.727	2.946	62.42	<0.0001					
s(Día)	2.95	2.998	845.51	<0.0001					

Desviación explicada: 73.3%; UBRE : -0.862; AIC : 1667.5 N = 12109

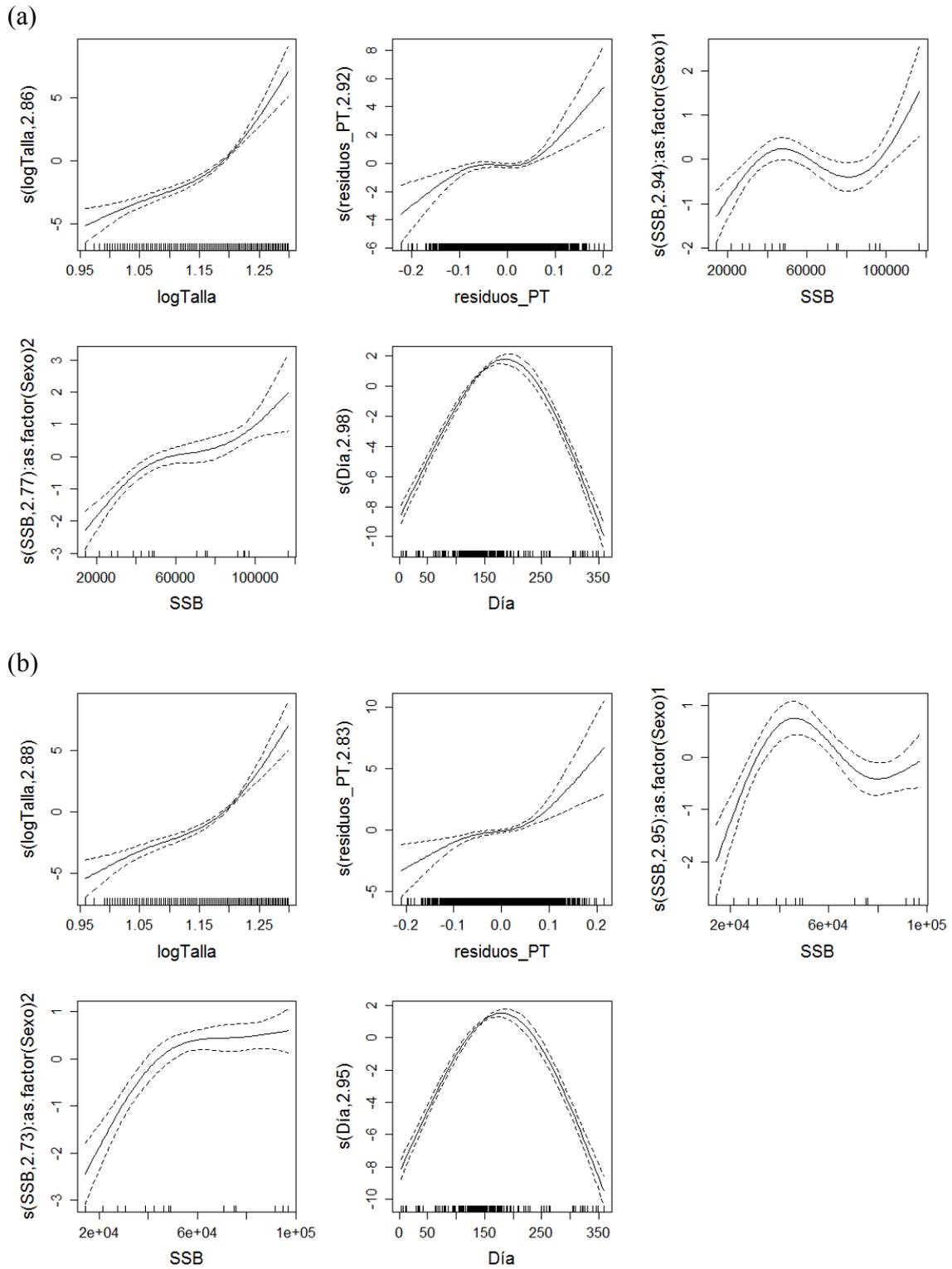


Figura 4.3.2.3.1 Modelo Aditivo Generalizado (GAM) relacionando la respuesta de la madurez con las variables explicativas: logTalla, residuos\_PT, SSB por sexo y Día del año, para las series (a) 1992-2012 y (b) 1992-2006.

### **4.3.3 ACTIVIDAD REPRODUCTORA EN TALLA**

El modelo final ajustado para la actividad reproductora en talla para ambas series 1992-2012 y 1992-2006 fue:

Actividad reproductora  $\sim$  s(logTalla, k = 4) + s(residuos\_PT, k = 4) + s(Año, by = as.factor(Sexo)) + as.factor(Sexo) + s(Día, k = 4)

El modelo explica el 32.4 % de la desviación observada para la serie 1992-2012 y el 26.3 % para la serie 1992-2006, y mostro efectos significativos (p-valor<0.0001) del peso residual, el año, con el sexo incluyéndolo en una interacción con el año y día del año (Tabla 4.3.3.1). Se ha mantenido la interacción de la variable año con el sexo para ambas series (ANOVA, p < 0.0001).

El modelo para ambas series puede verse en la Figura 4.3.3.1. La talla presenta un efecto positivo con respecto a la actividad reproductora, aunque la tendencia para ambas series no es lineal, y presenta en ambos extremos mayores límites de confianza; para el peso residual, una vez que se ha quitado el efecto de la talla, presenta un efecto positivo incrementando la actividad reproductora al aumentar el peso. Existe una variación significativa interanual con diferentes trayectorias para machos y hembras. Para la variable día del año, la actividad reproductora aumenta a lo largo del año, encontrando los individuos activos a mitad del año, coincidente con la época de puesta, posteriormente disminuye en la segunda mitad del año presentando unos amplios límites de confianza en el extremo, que reflejan un menor número de individuos activos.

Tabla 4.3.3.1. Resultado del modelo final ajustado para la actividad reproductora en talla para las series (a) 1992-2012 y (b) 1992-2006.

(a)

Términos de suavizado					Coeficientes Paramétricos				
Variables	df	Ref.df	F	p-valor	Variables	Estimación	Error	t valor	Pr(> t )
s(logTalla)	2.949	2.998	164.4	<0.0001	(Intercepto)	0.200	0.035	5.628	<0.0001
s(residuos_PT)	2.497	2.836	445.3	<0.0001	as.factor(Sexo)2	-0.281	0.047	-5.939	<0.0001
s(Año):as.factor(Sexo)1	8.896	8.997	693.3	<0.0001					
s(Año):as.factor(Sexo)2	8.922	8.998	802.9	<0.0001					
s(Día)	2.998	3	1234.4	<0.0001					

Desviación explicada: 32.4 %; UBRE : -0.070; AIC : 13664.2; N = 14696

(b)

Términos de suavizado					Coeficientes Paramétricos				
Variables	df	Ref.df	F	p-valor	Variables	Estimación	Error	t valor	Pr(> t )
s(logTalla)	2.976	3	145.3	<0.0001	(Intercepto)	-0.165	0.035	-4.666	<0.0001
s(residuos_PT)	2.241	2.652	425.2	<0.0001	as.factor(Sexo)2	-0.282	0.049	-5.734	<0.0001
s(Año):as.factor(Sexo)1	8.946	8.999	521.3	<0.0001					
s(Año):as.factor(Sexo)2	8.859	8.994	442.5	<0.0001					
s(Día)	2.992	3	893.5	<0.0001					

Desviación explicada: 26.3%; UBRE : 0.026; AIC : 12429.5 N = 12109

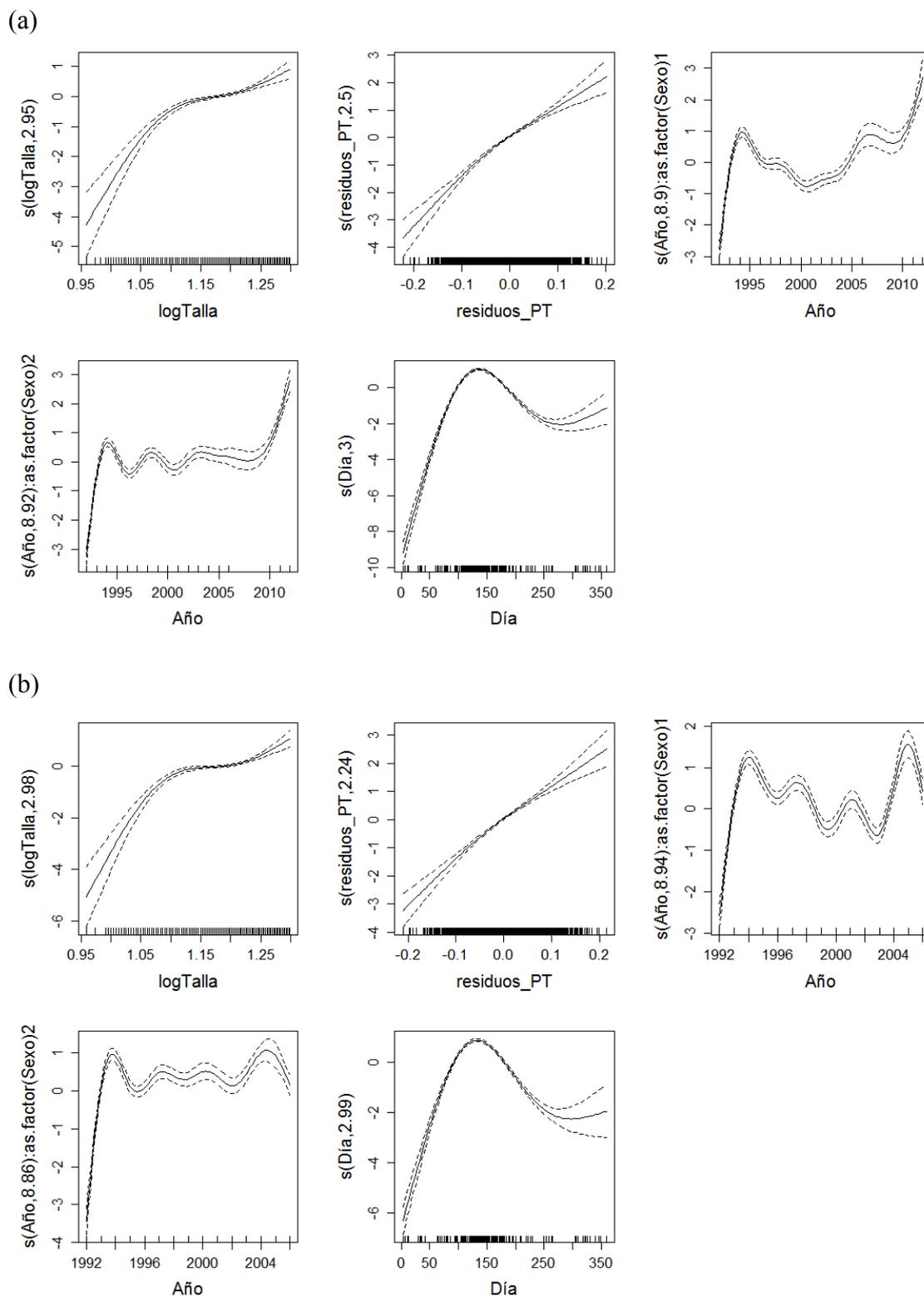


Figura 4.3.3.1 Modelo Aditivo Generalizado (GAM) relacionando la respuesta de la actividad reproductora con las variables explicativas: logTalla, residuos\_PT, Año por sexo, y Día del año, para las series (a) 1992-2012 y (b) 1992-2006.

#### 4.3.3.1 Actividad reproductora en talla ~ SST

Los modelos finales ajustados para la actividad reproductora en talla sustituyendo la variable año por DS\_SST, fueron para las distintas series,

1992-2012:

Actividad reproductora ~ s(logTalla, k = 4) + s(residuos\_ET, k=4) +s(residuos\_PT, k = 4) + +s(DS\_SST, k = 4, by = as.factor(Sexo)) + as.factor(Sexo) + s(Día, k = 4)

1992-2006:

Actividad reproductora ~ s(logTalla, k = 4) + s(residuos\_PT, k = 4) + s(DS\_SST, k = 4, by = as.factor(Sexo)) + as.factor(Sexo) + s(Día, k = 4)

El modelo explica el 22.7% de la desviación observada para la serie 1992-2012 y el 19 % para la serie 1992-2006 y los efectos de las variables explicativas, edad residual, peso residual, DS\_SST, con el sexo incluyéndolo en una interacción con DS\_SST y día del año, fueron significativas en el modelo con distintos p-valores como puede verse en la Tabla 4.3.3.1.1; para la serie 1992-2006 la edad residual se ha removido del modelo ( $p > 0.05$ ). Se ha mantenido la interacción de la variable DS\_SST con el sexo para ambas series (ANOVA,  $p < 0.0001$ ).

Con respecto a la variable DS\_SST, presenta un efecto negativo para la actividad reproductora a bajas y altas temperaturas, aunque su efecto es positivo en valores intermedios de temperatura (Figura 4.3.3.1.1).

Tabla 4.3.3.1.1. Resultado del modelo final ajustado para la actividad reproductora en talla sustituyendo la variable año por SST para las series (a) 1992-2012 y (b) 1992-2006.

(a)

Términos de suavizado					Coeficientes Paramétricos				
Variables	df	Ref.df	F	p-valor	Variables	Estimación	Error	t valor	Pr(> t )
s(logTalla)	2.955	2.998	206.18	<0.0001	(Intercepto)	0.210	0.031	6.890	<0.0001
s(residuos_ET)	2.173	2.601	13.89	<0.0001	as.factor(Sexo):	-0.184	0.041	-4.553	<0.0001
s(residuos_PT)	2.267	2.67	807.28	<0.01					
s(DS_SST):as.factor(Sexo)	2.776	2.963	146.2	<0.0001					
s(DS_SST):as.factor(Sexo):	2.999	3	118.4	<0.0001					
s(Día)	2.994	3	1255.33	<0.0001					

Desviación explicada: 22.7 %; UBRE : 0.061; AIC : 15585.6 N = 14696

(b)

Términos de suavizado					Coeficientes Paramétricos				
Variables	df	Ref.df	F	p-valor	Variables	Estimación	Error	t valor	Pr(> t )
s(logTalla)	2.956	2.998	256	<0.0001	(Intercepto)	-0.070	0.032	-2.148	<0.05
s(residuos_PT)	2.829	2.98	407.3	<0.0001	as.factor(Sexo):	-0.255	0.043	-5.948	<0.0001
s(DS_SST):as.factor(Sexo)	2.96	2.999	224.9	<0.0001					
s(DS_SST):as.factor(Sexo):	2.985	3	175.6	<0.0001					
s(Día)	2.997	3	970.4	<0.0001					

Desviación explicada: 19%; UBRE : 0.126; AIC : 13637.8 N = 12109

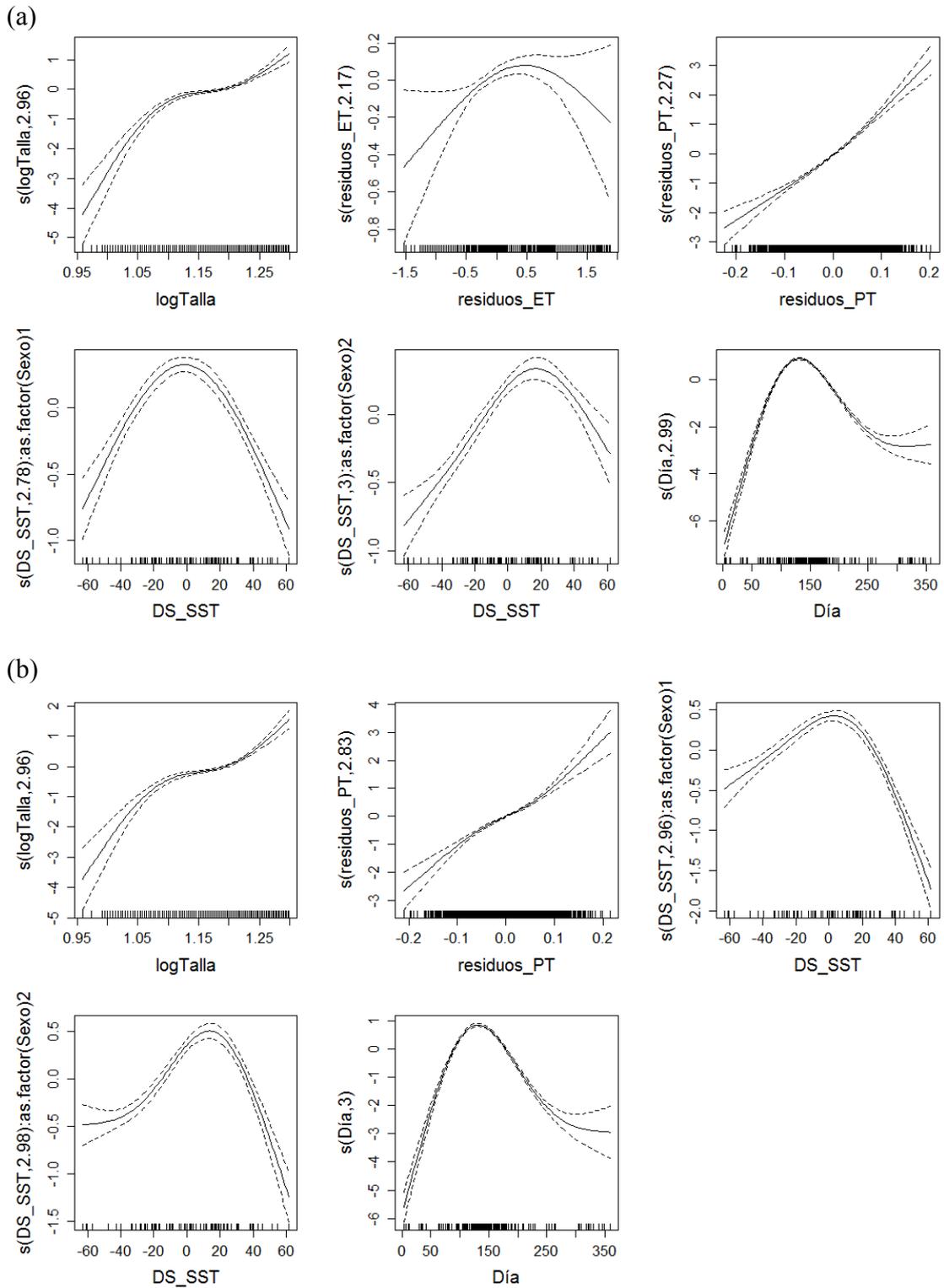


Figura 4.3.3.1.1 Modelo Aditivo Generalizado (GAM) relacionando la respuesta de la actividad reproductora con las variables explicativas: logTalla, residuos\_ET, residuos\_PT, DS\_SST por sexo, y Día del año, para las series (a) 1992-2012 y (b) 1992-2006.

#### 4.3.3.2 Actividad reproductora en talla ~ ZooB

Los modelos finales ajustados para la actividad reproductora en talla sustituyendo la variable año por DS\_ZooB fueron para las distintas series,

1992-2012:

Actividad reproductora ~ s(logTalla, k = 4) + s(residuos\_ET, k = 4) + s(residuos\_PT, k = 4) + s(DS\_ZooB, k = 4, by = as.factor(Sexo)) + as.factor(Sexo) + s(Día, k = 4)

1992-2006:

Actividad reproductora ~ s(logTalla, k = 4) + s(residuos\_PT, k = 4) + s(DS\_ZooB, k = 4, by = as.factor(Sexo)) + as.factor(Sexo) + s(Día, k = 4)

El modelo explica el 25.5% de la desviación observada para la serie 1992-2012 y el 18.3 % para la serie 1992-2006, y los efectos de las variables explicativas, edad residual, peso residual, DS\_ZooB, con el sexo incluyéndolo en una interacción con DS\_ZooB y día del año, fueron significativas en el modelo ( $p$ -valor  $< 0.0001$ ), para la serie 1992-2006 la edad residual se ha quitado del modelo ( $p > 0.05$ ) (Tabla 4.3.3.2.1). Se ha mantenido la interacción de la variable DS\_ZooB con el sexo para ambas series (ANOVA,  $p < 0.0001$ ).

Con respecto a la variable DS\_ZooB (Figura 4.3.3.2.1), su efecto es positivo en ambas series, la actividad reproductora aumenta al aumentar la biomasa de zooplancton.

Tabla 4.3.3.2.1 Resultado del modelo final ajustado para la actividad reproductora en talla sustituyendo la variable año por DS\_ZooB para las series (a) 1992-2012 y (b) 1992-2006.

(a)

Términos de suavizado					Coeficientes Paramétricos				
Variables	df	Ref.df	F	p-valor	Variables	Estimación	Error	t valor	Pr(> t )
s(logTalla)	2.963	2.999	198.898	<0.0001	(Intercepto)	0.202	0.032	6.274	<0.0001
s(residuos_ET)	2.201	2.624	7.811	<0.05	as.factor(Sexo)2	-0.194	0.042	-4.569	<0.0001
s(residuos_PT)	2.787	2.968	766.096	<0.0001					
s(DS_ZooB):as.factor(Sexo)1	2.989	3	308.02	<0.0001					
s(DS_ZooB):as.factor(Sexo)2	2.954	2.998	300.889	<0.0001					
s(Día)	2.996	3	1297.422	<0.0001					

Desviación explicada: 25.5 %; UBRE: 0.023; AIC : 14685.7; N = 14352

(b)

Términos de suavizado					Coeficientes Paramétricos				
Variables	df	Ref.df	F	p-valor	Variables	Estimación	Error	t valor	Pr(> t )
s(logTalla)	2.933	2.996	163.6	<0.0001	(Intercepto)	-0.114	0.033	-3.433	<0.0001
s(residuos_PT)	2.498	2.836	424.8	<0.0001	as.factor(Sexo)2	-0.260	0.043	-6.033	<0.0001
s(DS_ZooB):as.factor(Sexo)1	2.989	3	148.4	<0.0001					
s(DS_ZooB):as.factor(Sexo)2	2.969	2.999	104.1	<0.0001					
s(Día)	2.995	3	937.6	<0.0001					

Desviación explicada: 18.3 %; UBRE: 0.135; AIC : 13369.3; N = 11775

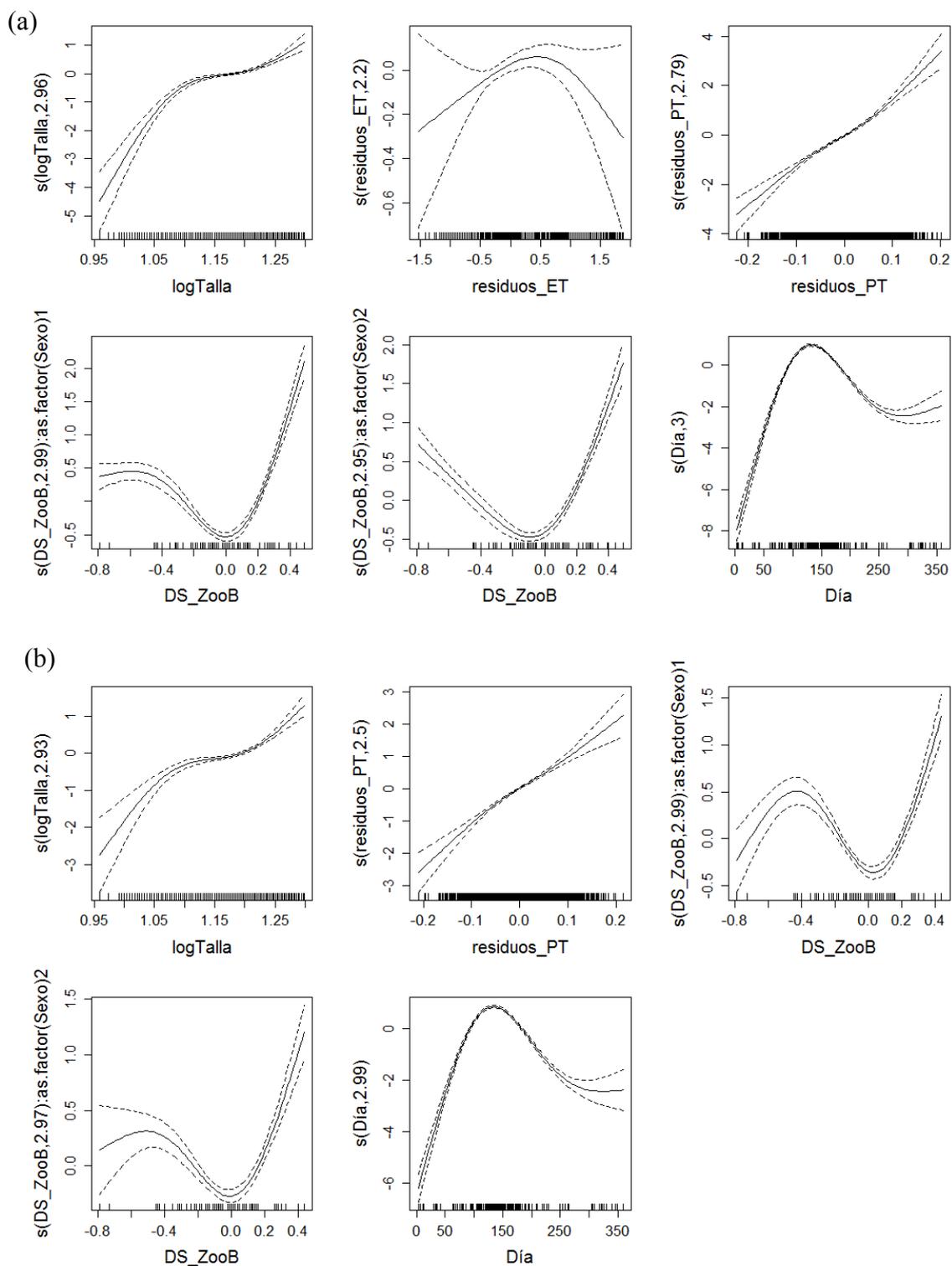


Figura 4.3.3.2.1 Modelo Aditivo Generalizado (GAM) relacionando la respuesta de la actividad reproductora con las variables explicativas:  $\log Talla$ ,  $\text{residuos\_PT}$ ,  $\text{residuos\_ET}$ ,  $\text{DS\_ZooB}$  por sexo, y  $\text{Dia}$  del año, para las series (a) 1992-2012 y (b) 1992-2006.

#### 4.3.3.3 Actividad reproductora en talla ~ SSB

El modelo final ajustado para actividad reproductora en talla sustituyendo la variable año por SSB para ambas series 1992-2012 y 1992-2006 fue:

Actividad reproductora  $\sim$  s(logTalla, k = 4) + s(residuos\_ET, k = 4) + s(residuos\_PT, k = 4) + s(SSB, k = 4, by = as.factor(Sexo)) + as.factor(Sexo) + s(Día, k = 4)

El modelo explica el 25.1 % de la desviación observada para la serie 1992-2012 y el 18.7 % para la serie 1992-2006 y los efectos de las variables explicativas, peso residual, SSB, con el sexo incluyéndolo en una interacción con SSB y día del año, fueron significativas en el modelo con un p-valor  $< 0.0001$ , el efecto de la edad residual ha sido incluido en el modelo ya que obtuvimos un nivel de significación elevado para la edad residual en la serie de 1992-2012, con un p-valor  $< 0.0001$  y para la serie 1992-2006 de p-valor  $< 0.01$  (Tabla 4.3.3.3.1).

La actividad reproductora aumenta al aumentar la biomasa hasta ciertos límites en los que disminuye y luego vuelve a aumentar. El modelo aditivo generalizado para ambas series, puede verse en la Figura 4.3.3.3.1, observándose tendencias prácticamente iguales para ambos modelos. El efecto de la biomasa, SSB, es positivo con respecto actividad reproductora, la actividad aumenta al aumentar la biomasa, aunque presenta una tendencia positiva hasta un cierto valor, posteriormente se invierte, y vuelve a aumentar.

Tabla 4.3.3.3.1. Resultado del modelo final ajustado para la actividad reproductora en talla sustituyendo la variable año por SSB para las series (a) 1992-2012 y (b) 1992-2006.

(a)

Términos de suavizado				Coeficientes Paramétricos					
Variables	df	Ref.df	F	p-valor	Variables	Estimación	Error	t valor	Pr(> t )
s(logTalla)	2.96	2.999	110.62	<0.0001	(Intercepto)	0.232	0.033	7.083	<0.0001
s(residuos_ET)	2.838	2.982	14.46	<0.0001	as.factor(Sexo)2	-0.187	0.043	-4.350	<0.0001
s(residuos_PT)	2.52	2.849	614.66	<0.0001					
s(SSB):as.factor(Sexo)1	2.996	3	259.94	<0.0001					
s(SSB):as.factor(Sexo)2	2.991	3	315.66	<0.0001					
s(Día)	2.996	3	1160.49	<0.0001					

Desviación explicada: 25.1 %; UBRE: 0.028; AIC : 15106.7; N = 14696

(b)

Términos de suavizado				Coeficientes Paramétricos					
Variables	df	Ref.df	F	p-valor	Variables	Estimación	Error	t valor	Pr(> t )
s(logTalla)	2.967	2.999	133.17	<0.0001	(Intercepto)	-0.103	0.033	-3.175	<0.0001
s(residuos_ET)	2.822	2.979	12.49	<0.01	as.factor(Sexo)2	-0.224	0.043	-5.211	<0.01
s(residuos_PT)	2.398	2.772	312.46	<0.0001					
s(SSB):as.factor(Sexo)1	2.988	3	142.39	<0.0001					
s(SSB):as.factor(Sexo)2	2.99	3	217.07	<0.0001					
s(Día)	2.995	3	948.22	<0.0001					

Desviación explicada: 18.7 %; UBRE: 0.130; AIC : 13686.5 N = 12109

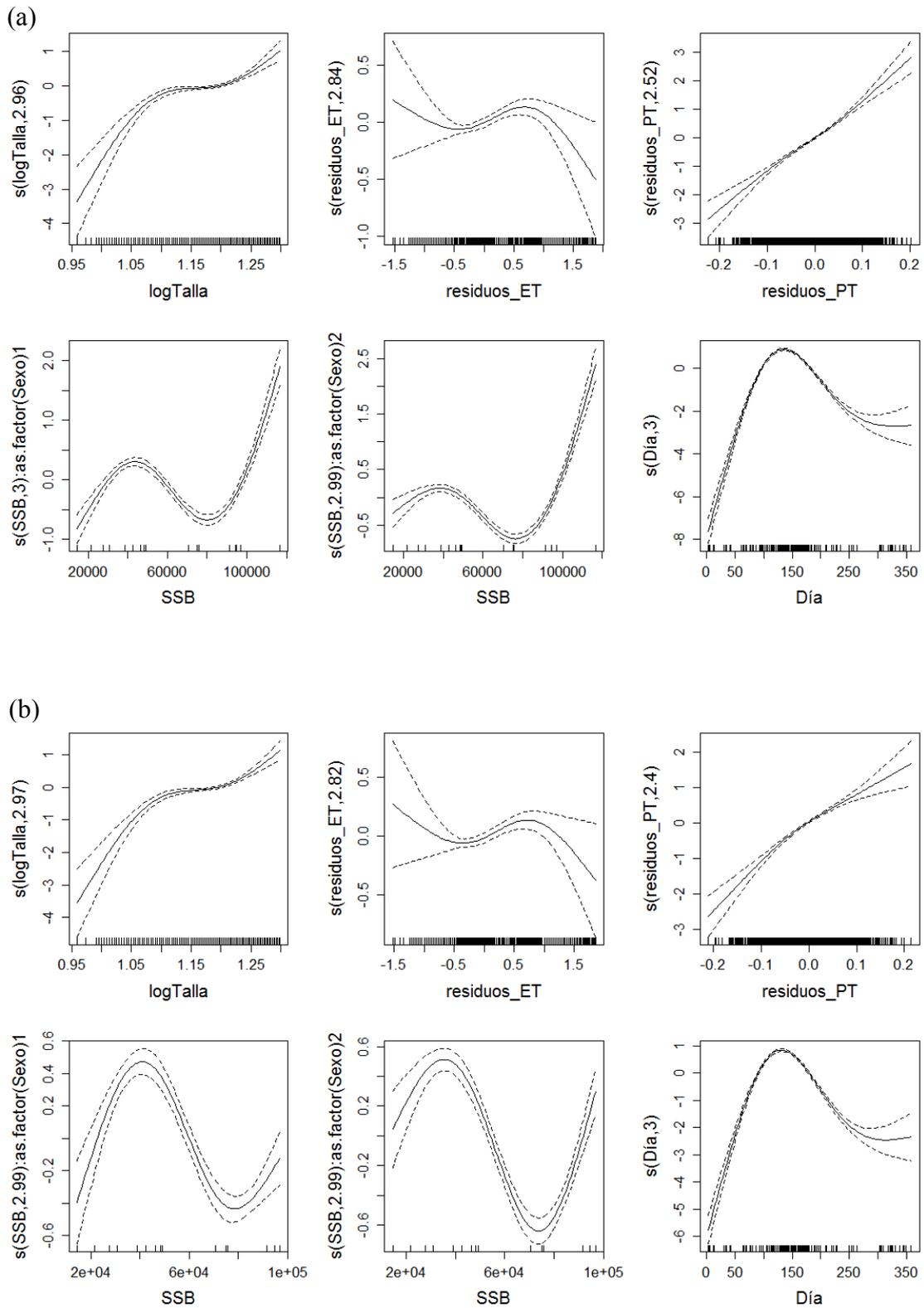


Figura 4.3.3.3.1 Modelo Aditivo Generalizado (GAM) relacionando la respuesta de la actividad reproductora con las variables explicativas: logTalla, residuos\_PT, residuos\_ET, SSB por sexo, y Día del año, para las series (a) 1992-2012 y (b) 1992-2006.

#### 4.3.4 Resumen de resultados

Tabla 4.3.4.1 Resultados de los modelos que exploran la variabilidad interanual en el peso, madurez y actividad reproductora en talla, porcentaje de la desviación explicada (%DE) y el efecto de la variable año.

	1992-2012		1992-2006	
	Año		Año	
	% DE	Efecto	% DE	Efecto
Peso	95	+	95	+
Madurez	73.2	+	74	+
Act. reproductora	32.4	+	26.3	+

Tabla 4.3.4.2. Resultados de los modelos para explicar la variabilidad interanual en el peso, madurez y actividad reproductora en talla, con las variables SST, ZooB y SSB, porcentaje de la desviación explicada (%DE) y el efecto de dichas variables.

	1992-2012						1992-2006					
	SST		ZooB		SSB		SST		ZooB		SSB	
	% DE	Efecto	% DE	Efecto	% DE	Efecto	% DE	Efecto	% DE	Efecto	% DE	Efecto
Peso	92.4	+	91.7	+	92.8	±	93.1	+	92.9	-	94	±
Madurez	72.9	±	73	+	72.1	+	73.9	±	74.3	+	73.3	+
Act. reproductora	22.7	±	25.5	+	25.1	±	19	±	18.3	+	18.7	±

#### **4.4 DISCUSIÓN**

Los cambios en el nivel de la población de anchoa son esperables debido principalmente a la fuerza del reclutamiento (ICES, 2015), que pueden estar causados a través de efectos a nivel individual, como por ejemplo sobre el crecimiento, el rendimiento reproductivo y la supervivencia.

Muchos estudios han demostrado como el crecimiento en peces está influenciado por factores dependientes de la densidad y factores independientes de la densidad. Los factores más conocidos son el tamaño de la población, la disponibilidad de alimentos, la competencia y las condiciones medioambientales (Fry, 1971; Jenkins et al., 1999).

La amplia serie de datos biológicos disponibles nos han permitido determinar la variabilidad interanual en el crecimiento somático (la relación talla-peso) y el estado reproductivo, mediante el análisis de la variación en peso, madurez y actividad reproductora en talla de la anchoa y explorar si las variables temperatura y biomasa de zooplancton pueden explicar esta variabilidad, así mismo, explorar el efecto que el tamaño del stock de anchoa puede estar teniendo sobre el crecimiento de los peces.

Los resultados obtenidos para las tres variables biológicas analizadas peso, madurez y actividad reproductora en talla, son similares para ambas series 1992-2012 y 1992-2006, por lo que la ausencia de datos de 2007 a 2009 en la serie histórica de 1992-2012 no ha afectado a los resultados finales, y estos se discuten de manera global para ambas series temporales.

Los modelos finales para explorar la variabilidad interanual en el peso explican el 95% de la desviación observada, para madurez el 73 % y para la actividad reproductora aproximadamente el 30% de la desviación observada, para ambas series 1992-2012 y 1992- 2006 (Tabla 4.3.4.1). Para las tres variables biológicas peso, madurez y actividad reproductora en talla se confirma la existencia de variaciones interanuales significativas, con la existencia de diferentes trayectorias para ambos sexos (Figura 4.3.1.1, Figura 4.3.2.1 y Figura 4.3.3.1).

Dentro de los modelos ecosistémicos es esperable una variabilidad temporal cuando se usan escalas de tiempo largas, ya que se espera que muchos parámetros, especialmente los que caracterizan a las poblaciones, varíen con el tiempo. El paso siguiente sería la identificación de los procesos que conducen a dicha variabilidad temporal (Oliveros-Ramos & Shin, 2014).

Los modelos finales para explicar si la variable SST puede explicar la variabilidad interanual encontrada en los modelos anteriores, obtenemos que para el peso explica en torno al 93 % de la desviación observada, para la madurez en torno al 73 % y para la actividad reproductora en torno al 20.8%, en promedio para ambas series (Tabla 4.3.4.2).

El análisis exploratorio de los efectos de la variable SST revelan que esta es positiva para el peso (Figura 4.3.1.1.1) y para la madurez y la actividad reproductiva se observa un efecto negativo a bajas y altas temperaturas, y un efecto positivo en valores intermedios de temperatura, dentro de un rango preferencial que correspondería a una temperatura aproximada de 14 a 18 °C para la actividad reproductora (Figura 4.3.3.1.1), aumentando hasta unos 20 °C para la madurez (Figura 4.3.2.1.1).

La población de anchoa muestra un periodo de puesta relativamente corto, adaptado a las condiciones ambientales estables (Motos et al., 1996). Está bien documentado que la maduración y desove de los peces están principalmente controlados por la temperatura del agua, estableciendo que cuanto mayor es la temperatura del agua, mayor capacidad reproductora tienen los individuos (Furnestin & Furnestin, 1953; Palomera, 1992; Giráldez & Abad, 1995; Motos et al., 1996; Millán, 1999). El calentamiento de las aguas superficiales actúa como un impulsor de las actividades reproductivas de la anchoa, que coinciden con las tasas máximas de calentamiento y el comienzo de la estratificación vertical, en un rango preferencial de temperatura de 14° a 18°C (Motos et al., 1996), lo que explicaría el aumento de la madurez y la actividad reproductora dentro de un rango óptimo de temperatura, encontrado en nuestro estudio.

Los modelos finales con la variable biomasa de Zooplancton, obtenemos que para el peso explica, en promedio para ambas series, en torno al 92 % de la desviación observada, para la madurez en talla en torno al 73 %, y para la actividad reproductora,

aproximadamente el 22% (Tabla 4.3.4.2). Para las tres variables biológicas peso, madurez y actividad reproductora en talla, se observa un efecto positivo, las tres variables aumentan al aumentar la biomasa de Zooplancton (Figura 4.3.1.2.1, Figura 4.3.2.2.1 y Figura 4.3.3.2.1).

*E. encrasicolus* es una especie zooplanctívora (Tudela & Palomera, 1997) y por lo tanto parece que la disponibilidad de alimentos tiene un efecto positivo sobre el peso en talla y en la condición del pez. Esto podría explicarse por el hecho de que los pequeños peces pelágicos obtienen la mayor parte de su dieta de copépodos y también otros organismos del zooplancton (Plounevez & Champalbert, 1999). Por otra parte, existen factores que podrían afectar a la condición de los peces cómo es la calidad y/o cantidad de las presas, así como, la variación en las condiciones ambientales locales (ej. desembocadura de los ríos, vientos, la superficie de mezcla, Chl-a) y regionales que podrían tener un impacto en la red trófica.

El proceso de la maduración de las gónadas (vitelogénesis) comienza con el principio de del bloom plantónico, es decir, cuando empieza a haber comida disponible para estas especies, después del invierno, proporcionando la energía necesaria para los procesos metabólicos relacionados con la maduración y reproducción (Hunter & Leong, 1981). En ambientes naturales, la densidad de presas o abundancia han sido relacionadas con las variaciones en la fecundidad (Milton et al., 1995; Kjesbu et al., 1998). Cuando no hay suficiente comida, el individuo debe utilizar la energía almacenada previamente en la gónada para compensar el gasto de energía asociado con el metabolismo. Hunter & Leong (1981) reportaron para *Engraulis mordax* que se debe obtener un tercio de los alimentos necesarios para el desove durante la temporada de reproducción, por lo tanto, si el alimento es escaso, el período de reproducción será más corto y tanto la frecuencia de desove y la fecundidad puede verse afectada (Millán, 1999). Esto explicaría como el aumento de la biomasa de Zooplancton tuvo un efecto positivo en la madurez y en la actividad reproductora.

Los modelos finales con la variable SSB, para peso en talla explican en torno al 93% de la desviación observada, para la madurez en talla en torno al 72%, y para la actividad

reproductora el 22% de la desviación observada, en promedio para ambas series (Tabla 4.3.4.2).

Al explorar el efecto que el tamaño del stock de anchoa puede estar teniendo sobre la variabilidad interanual encontrada en el peso en talla, obtenemos que el efecto de la variable explicativa SSB es negativo (Figura 4.3.1.3.1), lo que evidenciaría la existencia de un efecto denso-dependiente, ya que el peso en talla decrece a altos valores de SSB. Está bien documentado en la literatura cómo el crecimiento de los peces disminuye cuando aumenta el tamaño de la población y aumenta con la disminución de tamaño de la población (Jenkins et al., 1999). La hipótesis del crecimiento denso-dependiente asume que el crecimiento de los peces disminuye debido al incremento de la competencia por el alimento cuando la densidad de la especie aumenta, como ha sido demostrado en otras especies pelágicas (Overholtz, 1989).

El efecto de la biomasa del stock, SSB, en cambio, es positivo con respecto a la variable madurez en talla, para ambas series temporales (Figura 4.3.2.3.1), la madurez aumenta al aumentar la biomasa, y con respecto a la actividad reproductora, esta tendencia es positiva también, la actividad aumenta al aumentar la biomasa aunque presenta una tendencia creciente hasta un cierto valor y posteriormente se invierte (Figura 4.3.3.3.1). En este estudio el aumento de la biomasa no favorece el crecimiento acelerado, por lo que la madurez y la actividad reproductora en talla aumentan. Esto puede ratificar la teoría compensatoria que, al contrario de nuestros resultados, establece que una reducción en la biomasa conduciría a una disminución en la talla de la madurez, una maduración más temprana compensaría la disminución del tamaño del stock (Alm, 1959; Trippel, 1995).

En resumen, los modelos finales para el peso en talla mostraron efectos significativos de la edad residual, la madurez residual, el año, con el sexo incluyéndolo en una interacción con el año y día del año. Similares resultados se obtuvieron para la madurez y la actividad reproductiva, de nuevo con la existencia de diferentes trayectorias para ambos sexos. Para las tres variables biológicas peso, madurez y actividad reproductora en talla se confirma la existencia de variaciones interanuales significativas. Los métodos utilizados para explicar la variabilidad interanual en ambas series, 1992-2012 y 1992-

2006, dieron resultados muy similares. SST mostró un efecto positivo para peso en talla, aunque para madurez y actividad reproductora en talla, el efecto fue positivo dentro de un rango preferencial de temperatura. La biomasa de zooplancton mostró un efecto positivo para las tres variables biológicas. El efecto de la variable explicativa SSB es negativo para el peso en talla, lo que evidenciaría la existencia de un efecto denso-dependiente, ya que el peso en talla decrece a altos valores de SSB, aunque esta tendencia se invierte en valores altos, y se observa un efecto positivo para madurez en talla y de tendencia invertida para actividad reproductora en talla.



## **5 CARACTERIZACIÓN DE LA COMUNIDAD PELÁGICA ASOCIADA A LA ANCHOA EN EL GOLFO DE VIZCAYA.**



## **5.1 INTRODUCCIÓN**

Como ya ha sido ampliamente descrito en el Capítulo 2 de esta memoria la configuración geográfica del Golfo de Vizcaya que impone dos gradientes diferentes e importantes a escala regional, la longitud en la parte sur y latitud en la parte oriental, así como la diferente anchura de las plataformas cantábrica y francesa, afectarían a la circulación general y a la distribución de las variables ambientales y biológicas (Koutsikopoulos & Le Cann, 1996), y podrían jugar un papel importante en la distribución de algunas especies (Sánchez, 1999).

Los ecosistemas pelágicos son sistemas donde la abundancia de peces, la distribución y la historia de su vida están relacionados con variables físicas (ej. las corrientes y temperatura) y las variables biológicas (ej. abundancia y la disponibilidad de alimentos).

La heterogeneidad espacial de las características físicas del ambiente pelágico costero, y la alta movilidad de los peces pelágicos pequeños, por lo general conduce a que su distribución se concentre en las zonas que encuentran más favorables (Massé et al., 1996; Freón et al., 2005). Hasta cierto punto, los peces muestran la capacidad de alterar su comportamiento en respuesta a la variación ambiental (Agenbag et al., 2003). Sin embargo, todas las poblaciones y especies tienen una afinidad por las condiciones ambientales más favorables para su supervivencia, crecimiento y reproducción (Blaxter & Hunter, 1982).

En este contexto, se hace necesario analizar la comunidad pelágica del hábitat de la anchoa, para poder así comprender posibles o potenciales interacciones de competencia por el alimento, relaciones de depredación, etc. Además la caracterización de la variabilidad espacio-temporal en las distribuciones espaciales, así como la comprensión de sus conductores (drivers) es básica para diseñar planes de gestión espaciales, que actualmente son necesarios para una mejor gestión y sostenibilidad de los recursos pesqueros. Como requisito previo, se debe analizar la variabilidad que se refiere a la dinámica de población en relación con las condiciones ambientales. Para eso, se necesitan enfoques estadísticos espacio-temporales, que rara vez se utilizan en la ciencia pesquera. En el área se han realizado estos estudios referidos a la anchoa y otras

especies (Boyra et al., 2013; Santos et al., 2013; Petitgas et al., 2014), pero estos son en otra época y fases de la vida diferentes a nuestro estudio.

El Instituto Español de Oceanografía (IEO) programó la realización de una serie de campañas acústicas y de pesca en septiembre-octubre de 2006 a 2009, ya que en base a las evaluaciones realizadas por el ICES en 2005, que calificaron al stock de anchoa en riesgo biológico con capacidad reproductora reducida, la unión Europea decidió cerrar la pesquería, y el ‘Scientific, Technical and Economic Committee for Fisheries’ (STECF) recomendó su realización con objeto de proporcionar un índice de la abundancia de reclutas y que pudieran suministrar información útil adicional sobre los procesos que inciden en el reclutamiento de este stock.

Estas campañas, denominadas PELACUS (campañas PELACUS de otoño), se enmarcaron en las actividades del proyecto ECOPEL, proyecto estructural del Instituto Español de Oceanografía (IEO) cuya finalidad es el estudio de las especies de pequeños peces pelágicos en el contexto del ecosistema (i.e. aproximación ecosistémica al estudio de las pesquerías). El objetivo general de las campañas PELACUS fue estimar la abundancia y distribución espacial de pequeños peces pelágicos en la zona Sur del Golfo de Vizcaya en septiembre–octubre, y estudiar los procesos físicos (ej. frentes, circulación geostrofica, plumas fluviales) y biológicos (ej. distribuciones de nutrientes, composición de los diferentes componentes del plancton) implicados en la regulación de estas poblaciones.

En este trabajo se describe la composición de la comunidad pelágica en el Golfo de Vizcaya en otoño, así como los patrones espaciales y temporales de la variación en la composición de la comunidad, y en la presencia de uno de los recursos explotados más importantes en el área, la anchoa, utilizando modelos aditivos generalizados descriptivos (GAM), con la latitud, longitud y profundidad como predictores, y así como un análisis más detallado de los GAM, usando variables ambientales para explicar los patrones espaciales. Se empleo la metodología utilizada por Santos et al. (2013).

Con el fin de identificar las características ambientales que describen las áreas que sirven como hábitat potencial de la anchoa, se usaron los datos acústicos junto con los datos ambientales (temperatura del agua, salinidad, concentración de clorofila-a).

Los objetivos de este trabajo fueron: (i) describir la composición de la comunidad pelágica en el Golfo de Vizcaya desde 2006 a 2009; (ii) describir los patrones espaciales y temporales de la variación en la presencia en los lances de *E. encrasicolus* y determinar que parte de esta variación puede atribuirse a factores ambientales, como la profundidad, T°C, concentración de clorofila-a (Chl-a) y salinidad; (iii) determinar si existe variación interanual significativa en la presencia de *E. encrasicolus* en los lances, y si esta variabilidad se relaciona con cambios en la abundancia del stock.

## **5.2 MATERIAL Y MÉTODOS**

### **5.2.1 Recolección de datos**

Las campañas PELACUS tuvieron lugar en otoño (de septiembre a octubre). El área cubierta es la zona sur del Golfo Vizcaya, la plataforma continental y oceánica, abarcando la zona comprendida al este del 5° W y al sur del 47° (Divisiones ICES: VIIIc-Este y VIIIb). Las campañas se dividieron en 2 partes, en la primera parte se llevó a cabo una estrategia de muestreo sistemático, mediante transectos perpendiculares a la costa, espaciados entre sí 12 millas náuticas (mn) (6 mn en la zona de plataforma interior, entre las isóbatas de 30 y 100 m, frente al estuario del Garona) extendiéndose entre las isóbatas de 30 m hasta más allá del talud (> 2000 m). La prospección acústica y las operaciones de pesca se realizaron durante las horas de luz (aprox. entre las 06:00 y 18:00 GMT), mientras que para la caracterización de las condiciones oceanográficas se llevó a cabo un muestreo nocturno (aprox. entre las 18:00 y las 06:00 GMT), en estaciones oceanográficas distribuidas sobre los transectos de prospección acústica. En la segunda parte, se aplicó una estrategia de muestreo adaptativo con el objeto de completar la prospección acústica y la caracterización oceanográfica en determinadas zonas (el talud y la zona oceánica del Golfo de Vizcaya preferentemente), y estudiar los procesos oceanográficos de meso-escala en aquellas zonas en las que se habían detectado juveniles de anchoa durante la primera parte de la campaña. Todas las operaciones hidrográficas y de pesca, realizadas durante la campaña, fueron registradas en el sistema CASINO (cuaderno de bitácora electrónico), así como los datos de mediciones de parámetros medioambientales a través de sensores en superficie (5 m) de temperatura (T°C), concentración de clorofila-a (Chl-a) y salinidad.

La abundancia y distribución espacial de las especies de peces pelágicos se determinó mediante el método de eco-integración y la realización de pescas oportunistas con arte de arrastre pelágico para la identificación de los ecogramas. Para identificar las especies y clases de tamaño responsables de la energía acústica detectada, se llevan a cabo arrastres pelágicos con dos tipos de redes de arrastre, red 76/72, de 30 m de apertura vertical y 140 m de apertura entre puertas; y en algunas ocasiones en zonas próximas a la costa se utilizó un arte de menores dimensiones, 57/52, de 20 m de apertura vertical. Se utilizaron puertas del tipo Thyboron y malletas de cáñamo o acero según que las pescas se realizasen en superficie o entre aguas y cerca del fondo respectivamente. La luz de malla en el copo en ambos tipo de arte fue de 20 mm (malla extendida). El tipo de arte utilizado, por sus dimensiones, no pudo ser utilizado en zonas costeras localizadas sobre fondos de menos de 30 m de sonda. Esta limitación afecta sobre todo al muestreo en zonas de aguas interiores como bahías o estuarios, que por esta razón quedaron sub-muestreados.

De 2006 a 2009 se llevaron a cabo un total de 222 lances validos (Figura 5.2.1.1), pero para poder obtener un patrón general en la composición por especies para todos los años y debido a que algunos de los lances tuvieron una distribución más oceánica, sobre todo en los años 2008 y 2009, se tomaron en cuenta solo los lances situados por debajo de la isobata de los 200 m, por lo que el número final de lances analizados fue de 182.

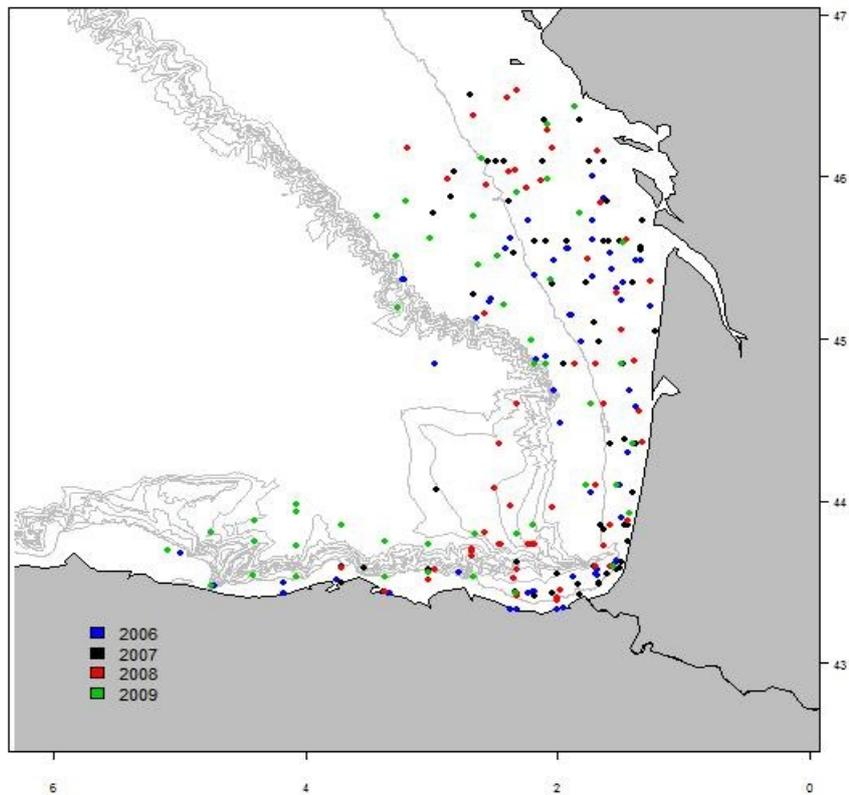


Figura 5.2.1.1 Mapa del área de estudio mostrando las localizaciones de los lances pelágicos realizados en las campañas para los 4 años de estudio.

Se registraron individuos de 113 taxones en los lances. Para evitar dar una importancia indebida a especies muy raras en los análisis de la composición de la comunidad, todos los taxones que estaban presentes en <10 lances fueron excluidos, o cuyo porcentaje en presencia representaba menos del 10%. El número final de taxones considerado fue de 24.

De la captura de cada pesca se obtuvo la composición por especies (en abundancia y peso) y la distribución de tallas de cada una de estas especies a partir de una muestra aleatoria de la misma. Se realizaron muestreos biológicos (talla, edad y relación talla-peso) de todas las especies de pequeños pelágicos.

Para la descripción general de la comunidad pelágica, la importancia relativa de las diferentes especies fue estimada como: (i) porcentaje de la frecuencia de ocurrencia en los lances y (ii) la proporción de la masa total (estandarizada), la importancia por masa de cada especie en cada lance fue estandarizada como la suma de la masa (kg) de los individuos de la especie dividido por la masa de la suma de todos los individuos de todas las especies en el lance (kg). Este procedimiento se utiliza para evitar que arrastres con las capturas más altas contribuyan relativamente más a la estimación global de la composición de la comunidad pelágica.

Los límites de confianza de la proporción de la masa total representada por cada especie en los lances, fue calculada teniendo en cuenta el error de muestreo (entre lances). El proceso implica remuestreo con reemplazamiento (bootstrapping), con la adición de la masa de todas las especies para un lance, al valor global cada vez que un lance fue seleccionado. La mediana y el 95% L. C. de las 1000 bootstrap replicas se obtuvieron utilizando el paquete *boot* (Canty & Ripley, 2011) de R ([www.r-project.org](http://www.r-project.org)).

Debido a que la frecuencia de ocurrencia no puede ser estandarizada, la duración del lance se incluyó como una variable explicativa en los análisis subsiguientes. La duración de los lances estuvo comprendida entre 15 y 70 minutos.

Las variables oceanográficas temperatura (T°C), concentración de clorofila-a (Chl-a) y salinidad, empleadas en este estudio, fueron extraídas de la base de datos CASINO.

### **5.2.2 Análisis multivariante y modelado GAM.**

Primeramente y para poder definir el área geográfica y los rangos de profundidad que nos permitiesen evaluar la similitud/disimilitud en la composición de la comunidad pelágica, se aplicaron las técnicas de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) con la matriz de similaridad entre muestras, calculada usando el índice de similaridad Bray-Curtis (Bray&Curtis 1957) derivado de los datos de presencia o ausencia. NMDS construye una ordenación en dos dimensiones de manera que mejor represente las relaciones en la composición específica entre grupos de la matriz de similitud (Field et al., 1982). La robustez de la ordenación en el gráfico se indica por su valor de stress, el grado de confiabilidad de la representación de similitud entre las

muestras de su espacio original (multidimensional) al espacio reducido (NMDS-2 dimensiones), valor de stress:  $< 0.2$ , da un uso potencial a la imagen 2-d, stress  $< 0.1$  corresponde a una buena ordenación y el stress  $< 0.05$  es una excelente representación (Clarke & Warwick, 1994).

La comparación de la composición específica entre grupos se realizó con el análisis de similitud (ANOSIM) y la contribución de las especies a la diferenciación o similitud entre grupos con el análisis de porcentaje de similitud (SIMPER). Los grupos analizados se definieron basándonos en (1) área y profundidad y (2) área y año. Todos los análisis fueron realizados con el programa PRIMER (v.6.1.6, PRIMER-E, Plymouth Marine Laboratory, UK).

Las variables seleccionadas para los modelos GAM fueron: temperatura ( $T^{\circ}\text{C}$ ), concentración de clorofila-a (Chl-a) y salinidad.

Previo a la aplicación de los modelos aditivos generalizados (GAMs) se realizó el análisis exploratorio de datos siguiendo el protocolo propuesto por Zuur et al. (2010), para detectar outliers, colinealidad e interacciones entre las variables explicativas y respuesta.

GAMs con distribución binomial y función enlace logit fueron aplicados a los datos con el fin de: (i) describir la variabilidad espacio-temporal en la presencia o ausencia *E. encrasicolus* en los lances, (ii) determinar el grado en que el componente espacial-temporal previamente modelado de la variación en la presencia o ausencia en los lances podría explicarse por las variables ambientales previamente definidas y (iii) determinar, así mismo, si se identifica una variación interanual significativa, esta podría estar relacionado con el índice anual de la abundancia de la especie.

En todos los GAMs, el procedimiento de selección de la variable se determino empleando la selección paso a paso “forwards”, se utilizó para detectar la relativa importancia de cada variable explicando la variación y determinar el orden de las variables que deben ser incluidas en el modelo final, siendo aquellos con el valor AIC (Criterio de Información de Akaike) (Akaike, 1973) más bajo y en aquellos en el que todas las variables explicativas retenidas tuvieron efectos significativos ( $p < 0.05$ ). La

consecuencia de eliminar estas variables fue testeada usando un F-test; la variable permanece si su presencia mejora significativamente el ajuste del modelo. El número máximo de d.f. se limitó a 3 ( $k = 4$ ) para evitar el exceso de ajuste. Una vez que se obtienen los modelos finales, los residuos son chequeados buscando patrones y autocorrelación, y la ausencia de puntos de influencia se confirman examinando los plots para buscar la presencia de aquellos valores que tienen un gran efecto en los resultados, por lo general, valores atípicos.

Modelos con latitud, longitud, año y duración del lance fueron ejecutados para describir la distribución de la especie, así como modelos con y sin la interacción entre la latitud y los efectos de longitud. La interacción de los efectos de latitud y longitud puede ser capturada por un ajuste suavizado en 3-D para ambas variables simultáneamente (usando  $k = 4 \times 4 = 16$ ). Para el segundo tipo de modelos, latitud y longitud se sustituyeron por las variables ambientales. Para ambos tipos de análisis, las variables explicativas fueron ajustadas como suavizadores (smoothers).

Si encontramos variación interanual (significativa) en la presencia de *E. encrasicolus*, para determinar si esta podría estar relacionada a cambios en la abundancia del stock, los modelos finales para estas especies son ejecutados, sustituyendo la variable año por SSB (biomasa del stock reproductor). Los datos de SSB fueron obtenidos de la evaluación analítica del ICES (ICES 2010).

## **5.3 RESULTADOS**

### **5.3.1 Patrones generales en la distribución de especies**

Las especies más importantes en frecuencia de ocurrencia y porcentaje de masa estandarizada fueron el jurel *Trachurus trachurus* y la sardina *Sardina pilchardus* representando respectivamente, el 23.1 % y el 15.6 % de la masa estandarizada. *Scomber scombrus* y *Merluccius merluccius* aun estando presentes en un alto número de lances, su frecuencia represento el 9.74 % y el 6.23 % de la masa estandarizada. La anchoa *Engraulis encrasicolus* estuvo presente en 91 de los 182 lances analizados y represento un 11.01% total de la masa estandarizada (Tabla 5.3.1.1).

Tabla 5.3.1.1 Importancia global de las especies identificadas en los lances analizados en las campañas PELACUS (2006-2009) (Nº lances = 182). La primera estimación (N) indica el número de lances que contenían cada especie, % N es la misma estimación expresada como porcentaje, mientras % M es porcentaje total de la masa estandarizada (ajustada, teniendo en cuenta la masa total de captura para el lance).

<b>Taxón</b>	<b>N</b>	<b>% N</b>	<b>% M</b>
<b>Peces</b>	182	100	98.93 (97.94, 99.60 )
<i>Boops boops</i>	73	40.1	2.69 ( 1.638, 3.904 )
<i>Capros aper</i>	13	7.1	1.41 ( 0.022, 3.273 )
<i>Chelon labrosus</i>	19	10.4	1.44 ( 0.480, 2.686 )
<i>Engraulis encrasicolus</i>	91	50.0	11.01 ( 7.96, 14.36 )
<i>Maurolicus muelleri</i>	15	8.2	0.42 ( 0.017, 0.900 )
<i>Merlangius merlangus</i>	14	7.7	0.11 ( 0.026, 0.222 )
<i>Merluccius merluccius</i>	123	67.6	6.23 ( 4.134, 8.625 )
<i>Micromesistius poutassou</i>	35	19.2	6.38 ( 3.601, 9.520 )
<i>Mola mola</i>	39	21.4	6.31 ( 3.673, 9.369 )
<i>Mugil cephalus</i>	22	12.1	1.12 ( 0.301, 2.486 )
<i>Sarda sarda</i>	10	5.5	0.14 ( 0.046, 0.248 )
<i>Sardina pilchardus</i>	106	58.2	15.57 (11.73, 19.43 )
<i>Scomber colias</i>	79	43.4	6.07 ( 3.799, 8.572 )
<i>Scomber scombrus</i>	124	68.1	9.74 ( 6.980, 12.986 )
<i>Spondyliosoma cantharus</i>	23	12.6	0.65 ( 0.141, 1.329 )
<i>Sprattus sprattus</i>	22	12.1	1.37 ( 0.547, 2.372 )
<i>Trachurus mediterraneus</i>	52	28.6	4.42 ( 2.425, 6.659 )
<i>Trachurus trachurus</i>	138	75.8	23.1 (18.70, 28.16 )
<i>Dicentrarchus spp</i>	12	6.6	0.55 ( 0.104, 1.159 )
<i>Pagellus spp</i>	12	6.6	0.2 ( 0.013, 0.632 )
<b>Cefalopodos</b>	73	40.1	1.07 ( 0.417, 2.000 )
<i>Alloteuthis spp</i>	40	22.0	0.71 ( 0.104, 1.627 )
<i>Illex coindetii</i>	10	5.5	0.02 ( 0.001, 0.064 )
<i>Loligo vulgaris</i>	39	21.4	0.29 ( 0.123, 0.495 )
<i>Todaropsis eblanae</i>	15	8.2	0.04 ( 0.003, 0.112 )

### 5.3.2 Análisis multivariante

Los resultados del análisis de ordenación de las muestras (NMDS) para área y profundidad con el que obtuvimos el mayor valor de stress: 0.19 (Figura 5.3.2.1), correspondió a dos áreas geográficas diferenciadas en el golfo de Vizcaya, una localizada al sur, por debajo del 45°N y otra situada al norte, por encima del 45°N y para

la profundidad las categorías fueron <100 m y 100–200 m. En la Tabla 5.3.2.1 puede verse el número de lances por año y profundidad como resultado del NMDS.

Tabla 5.3.2.1. Numero de lances (n) por año, según el área y la profundidad definidos por el NMDS.

Año	n	Área		Profundidad	
		Norte	Sur	<100m	100-200m
<b>2006</b>	50	24	26	31	19
<b>2007</b>	59	30	29	37	22
<b>2008</b>	41	21	20	24	17
<b>2009</b>	32	17	15	12	20
<b>Total</b>	182	92	90	104	78

En este caso, el análisis de similitudes (ANOSIM) corresponde a lo mostrado en el análisis de ordenación (NMDS). Los resultados del análisis de similitud (ANOSIM) de dos vías con área y profundidad como factores reflejaron diferencias significativas en presencia de especies entre áreas ( $R = 0.189$ ,  $P < 0.001$ ) y entre profundidades ( $R = 0.237$ ,  $P < 0.001$ ). Del mismo modo, los resultados de ANOSIM de dos vías con área y año mostraron diferencias significativas entre áreas ( $R = 0.181$ ,  $P < 0.001$ ) y entre años ( $R = 0.057$ ,  $P < 0.002$ ), en la prueba pareada las diferencias entre los pares de años 2006-2009 ( $P=0.078$ ) y 2007-2008 ( $P=0.716$ ), fueron no significativas ( $P > 0.05$ ).

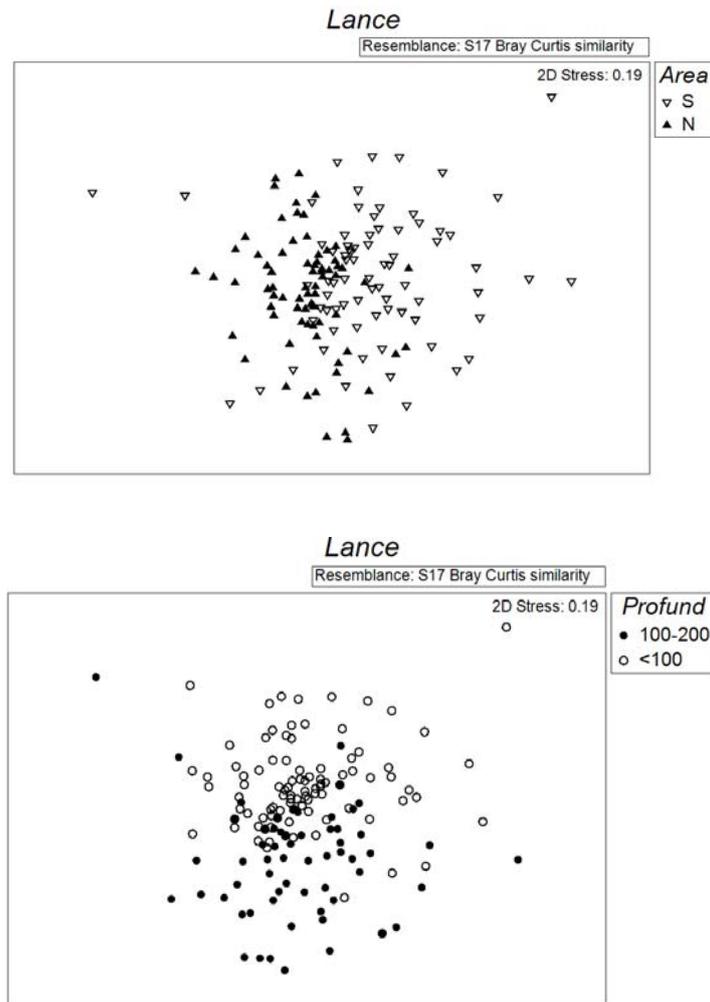


Figura 5.3.2.1. Resultados de NMDS mostrando la similitud espacial de las muestras en cada uno de los lances respecto a la presencia/ausencia de especies para área geográfica y profundidad.

El análisis de porcentajes de similitud (SIMPER) reveló un grupo de 13 especies, que contribuyen más a las disimilitudes entre áreas (Tabla 5.3.2.2). *E. encrasicolus*, mostró una mayor frecuencia de presencia en el norte que en el sur, así como, *S. pilchardus* y *S. scombrus*. *B. boops*, en cambio, mostró el patrón opuesto más baja frecuencia de presencia al norte. Algunas especies *M. merluccius*, *T. trachurus* y *T. mediterraneus*, mostraron frecuencias medias similares de presencia en ambas zonas y *M. mola* solo está presente en la zona sur del Golfo.

Tabla 5.3.2.2 Resultados de SIMPER-Contribución de especies a la disimilitud entre los lances del área norte y sur.

Especies	Frecuencia de Presencia		% Contribución disimilaridad
	Sur	Norte	Sur - Norte
<i>Sardina pilchardus</i>	0.44	0.72	9.27
<i>Scomber scombrus</i>	0.52	0.83	9.23
<i>Engraulis encrasicolus</i>	0.33	0.66	9.19
<i>Boops boops</i>	0.59	0.21	8.53
<i>Merluccius merluccius</i>	0.63	0.7	8.2
<i>Scomber colias</i>	0.5	0.37	8.02
<i>Trachurus trachurus</i>	0.77	0.68	7.57
<i>Mola mola</i>	0.42	0	6.83
<i>Trachurus mediterraneus</i>	0.29	0.25	5.93
<i>Micromesistius poutassou</i>	0.12	0.24	5.39
<i>Alloteuthis spp</i>	0.11	0.27	4.88
<i>Loligo vulgaris</i>	0.18	0.25	4.79
<i>Spondyllosoma cantharus</i>	0.21	0.04	3.29

Este grupo de 13 de especies también representan gran parte de la disimilitud entre profundidades (Tabla 5.3.2.3). *E. encrasicolus* aparece vinculado a ambas categorías de profundidad, al igual que *T. trachurus*. *S. pilchardus* y *S.scombrus* en cambio, están claramente vinculados a la categoría de profundidad < 100 m. *M. merluccius* y *M. poutassou* aparecen con alta frecuencia en aguas entre los 100-200 m.

Tabla 5.3.2.3 Resultados de SIMPER-Contribución de especies a la disimilitud entre los lances de profundidades <100 m y 100-200 m.

Especies	Frecuencia de Presencia		% Contribución disimilaridad
	100 - 200 m	< 100 m	100-200 - <100
<i>Sardina pilchardus</i>	0.32	0.78	10.33
<i>Scomber colias</i>	0.23	0.59	8.84
<i>Merluccius merluccius</i>	0.79	0.57	8.63
<i>Scomber scombrus</i>	0.56	0.76	8.5
<i>Engraulis encrasicolus</i>	0.44	0.55	8.36
<i>Boops boops</i>	0.24	0.51	7.86
<i>Trachurus trachurus</i>	0.77	0.69	7.54
<i>Trachurus mediterraneus</i>	0.03	0.45	6.89
<i>Micromesistius poutassou</i>	0.33	0.07	5.83
<i>Mola mola</i>	0.22	0.2	5.53
<i>Loligo vulgaris</i>	0.05	0.34	5.1
<i>Alloteuthis spp</i>	0.17	0.21	4.69
<i>Spondyliosoma cantharus</i>	0.03	0.2	3.23

### 5.3.3 Modelos aditivos generalizados

El modelo final de presencia o ausencia de *E. encrasicolus* en los lances, teniendo en cuenta en primer lugar, la latitud y la longitud en los modelos como smoothers separados (sin interacción), explica el 19% de la desviación (Tabla 5.3.3.1) e indica la existencia de una variabilidad espacial significativa, aunque no temporal (interanual). La inclusión de las variables año y duración del lance mejoraron significativamente el ajuste de modelo (F-test,  $P < 0.05$ ), aunque sus efectos individuales fueron no significativos.

Los modelos que incluyen los efectos de interacción entre de latitud y longitud en presencia de *E. encrasicolus* en los lances explica un porcentaje prácticamente igual de desviación (19.5%). El gráfico 3D obtenido (Figura 5.3.3.1) captura los efectos individuales de ambas variables y sus interacciones, estas interacciones son evidentes a partir de las irregularidades en la forma de la superficie, mostrando una interacción aparente, entre los efectos de la latitud y la longitud en la presencia de *E. encrasicolus*, en particular, es evidente que hay una tendencia latitudinal más fuerte a lo largo de la plataforma norte francesa.

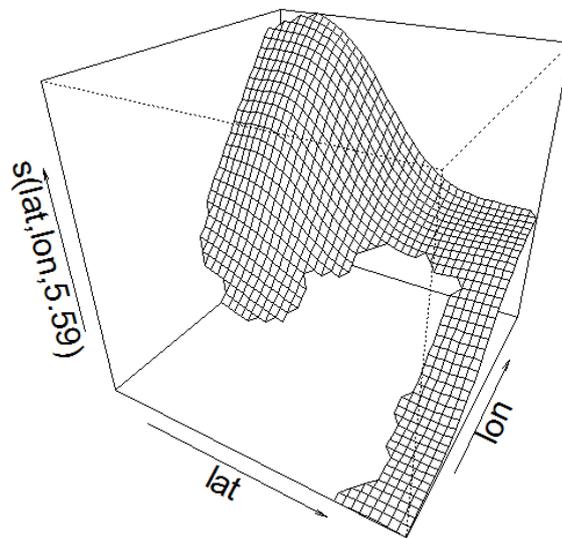


Figura 5.3.3.1. Grafico en 3-D para los efectos de latitud (lat) y longitud (lon) del área de estudio.

El modelo ambiental final para la presencia o ausencia de *E. encrasicolus* en los lances explica el 12.3 % de la desviación (Tabla 5.3.3.1) las variables T°C, año, profundidad, mostraron un efecto significativo.

Tabla 5.3.3.1 Resultado de los modelos aditivos generalizados de presencia/ ausencia de *E. encrasicolus*.

Tipo de modelo	Variables	P	Desviación explicada (%)
<b>Descriptivo</b>	Latitud	<0.001	19.0%
	Longitud	<0.001	
	Año	>0.05	
	Duración	>0.05	
	Latitud x Longitud	<0.001	19.5%
	Año	>0.05	
	Duración	>0.05	
<b>Explicativo con año</b>	T°C	<0.05	12.3%
	Año	<0.05	
	Profundidad	<0.05	
	Salinidad	>0.05	
	Chl-a	>0.05	
<b>Explicativo con SSB</b>	SSB	<0.05	12.6%
	Chl-a	<0.05	
	SST	>0.05	
	Profundidad	>0.05	
	Salinidad	>0.05	

La Figura 5.3.3.2 muestra que la presencia de *E. encrasicolus* disminuye al aumentar la temperatura y la profundidad. La inclusión de las variables clorofila-a y salinidad resultaron no significativas, pero su inclusión mejoró el ajuste del modelo.

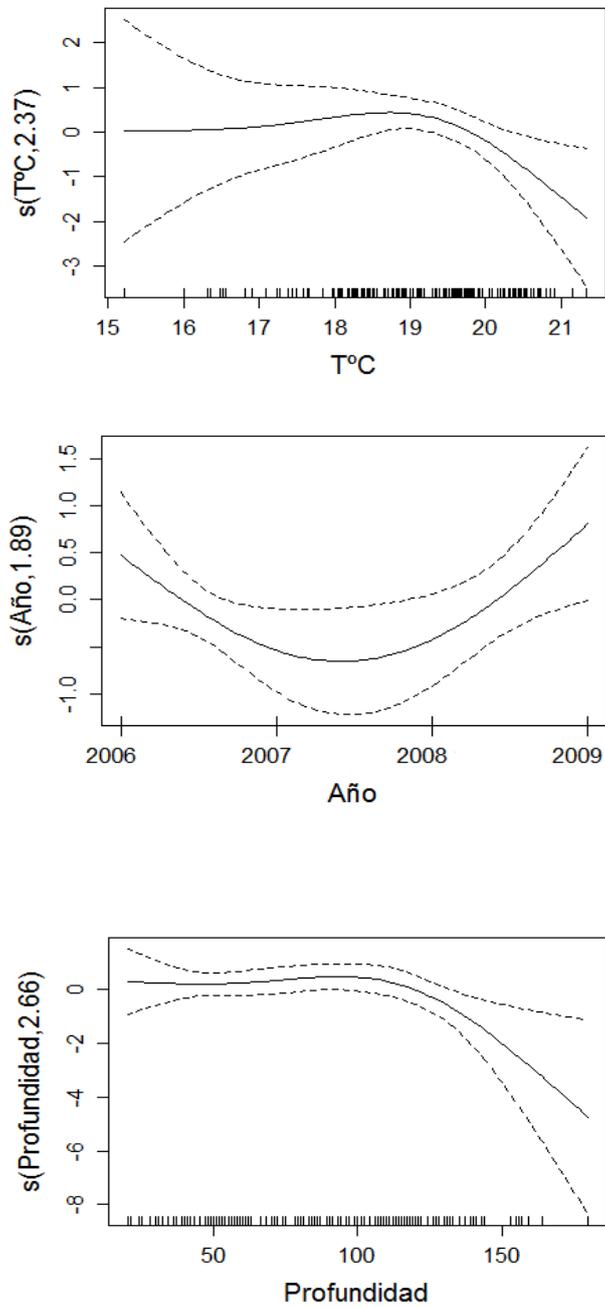


Figura 5.3.3.2. Modelo aditivo generalizado para presencia o ausencia de *E. encrasicolus* en los lances en relación a las variables:  $T^{\circ}C$ , Año y Profundidad.

La inclusión de la biomasa del stock (SSB), en sustitución de año, en el modelo ambiental final para la presencia de *E. encrasicolus*, mostro un efecto significativo, así como la clorofila-a (Tabla 5.3.3.1). La presencia de *E. encrasicolus* aumenta al aumentar la SSB y la clorofila-a (Figura 5.3.3.3).

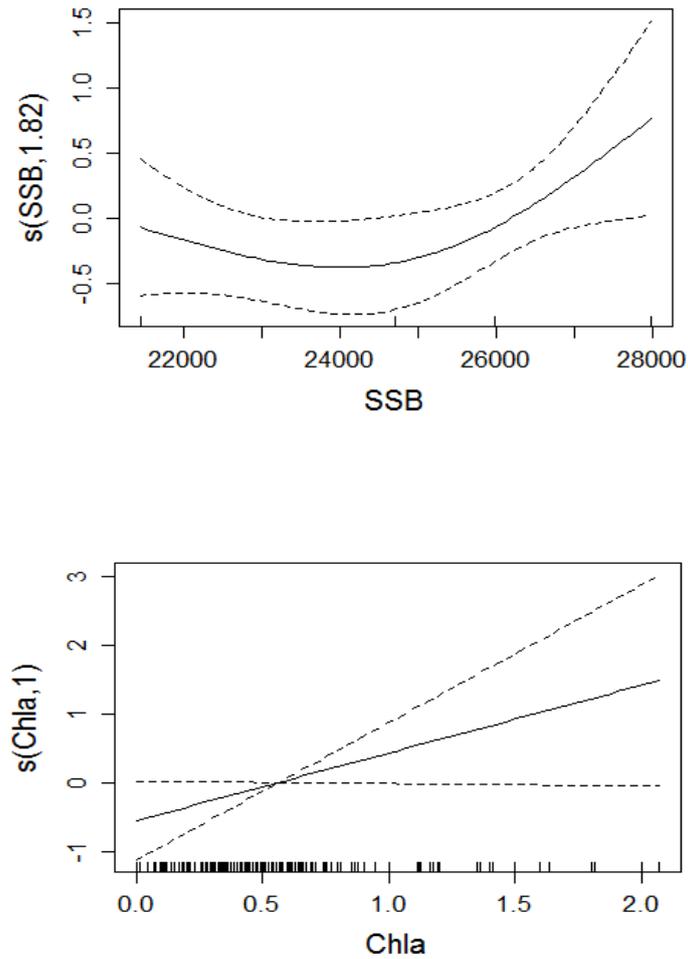


Figura 5.3.3.3. Modelo aditivo generalizado para presencia o ausencia de *E. encrasicolus* en los lances en relación a la SSB y Chl-a.

## 5.4 DISCUSIÓN

El creciente interés en los efectos que el cambio climático ejerce sobre los peces y la pesca ha generado estudios sobre modelado de adecuación de hábitats (Guisan & Zimmermann, 2000) para la anchoa, tanto en el mediterráneo (Bellido et al., 2008; Giannoulaki et al., 2008, 2013) como en el Golfo de Vizcaya (Planque et al., 2007; Petitgas et al., 2014). Estos modelos vinculan la información de la distribución de especies a los datos ambientales, evaluando que condiciones ambientales son adecuadas para la supervivencia de la especie (Planque et al., 2007; Zwolinski et al., 2011), en ausencia de interacciones bióticas explícitas como son la competencia o la depredación. La cuantificación de la distribución de una especie a lo largo de gradientes ambientales puede proporcionar mapas de hábitats que presentan las zonas geográficas donde las variables ambientales se consideran adecuadas para la presencia de una especie en particular (Giannoulaki et al., 2013).

El presente trabajo es una primera aproximación para identificar el hábitat esencial de la anchoa *E. encrasicolus*, en el Golfo de Vizcaya durante el otoño, cuatro meses después de la puesta que corresponde a la fase tardía del período reproductivo.

El concepto de hábitat esencial de los peces (EFH) es un término emitido por primera vez en Magnuson-Stevens Fishery Conservation and Management Act (1996), comúnmente usado ya que describe los hábitats que un pez necesita durante su vida (ej. zonas de desove, zonas de cría, zonas de alimentación, refugio de los depredadores, Benaka, 1999). La composición de la comunidad sería el resultado de los diferentes nichos y preferencias de hábitat de las especies individuales y cómo ellos explotan las diferencias en la oceanografía y la dinámica general del ecosistema que ocurren en el área (Santos et al., 2013).

Los resultados indican que la comunidad pelágica está dominada por un número relativamente pequeño de especies *Trachurus trachurus*, *Sardina pilchardus*, *Engraulis encrasicolus* y *Scomber scombrus*, como ya fue descrito en el Capítulo 2, sección 2.1.3.3 de esta Memoria, estas especies forman parte del ecosistema de pequeños y medianos pelágicos que habitan el Golfo de Vizcaya.

Los análisis de ordenamiento multidimensional no métrico (NMDS) mostraron agrupamientos no muy bien definidos para los lances muestreados, aunque si se pudo determinar diferencias estadísticamente significativas, con respecto a las categorías de profundidad y las áreas geográficas definidas. Se observó una tendencia general de agrupamiento de los lances de acuerdo con las categorías de profundidad, pero acorde al valor de  $R = 0.237$  del ANOSIM, la separación no es completa y se presenta solapamiento entre algunos lances. Teniendo en cuenta que el valor del estadístico  $R$  indica la magnitud de la diferencia entre los grupos que se están comparando (Clarke & Warwick, 2001), un valor de  $R$  menor a 0.25 indica diferencias menores entre los grupos, el valor de  $R = 0.237$  para la profundidad sugiere que causara mayores cambios en la composición de especies que el área geográfica con un valor  $R = 0.189$ . La profundidad mostró así una influencia significativa en la composición de la comunidad.

Fue también significativa la variación entre todos los años, aunque los pares 2006-2009 y 2007-2008 fueron no significativos entre ellos. Las especies menores podrían contribuir, en este caso, a las diferencias entre los años.

El análisis ANOSIM en presencia de especies llevado a cabo usando PRIMER pudo confirmar los efectos significativos del área, la profundidad y el año.

El modelo descriptivo de distribución final explico el 19 % de la variación en la presencia y para esta, se encontró variación espacial significativa, con las variables geográficas explicando la variabilidad en la distribución de esta especie. El modelo con la interacción latitud y longitud (19.5%), nos permitió capturar la naturaleza general de la variación espacial (Figura 5.3.3.1).

Este estudio descriptivo ha mostrado cómo los modelos estadísticos descriptivos pueden ser usados para capturar la naturaleza espacial en la distribución de las especies. Estos modelos identifican patrones espaciales claros en la presencia de *E. encrasicolus*, con mayor presencia cerca de la costa y, claramente superior al norte del Golfo de Vizcaya en el estuario del Garona.

Los modelos explicativos de distribución capturaron una cantidad relativamente pequeña de la variabilidad total en los datos, que también pueden ser percibidos como

una limitación. La desviación explicada por nuestro modelo fue del 12.3 % para las variables respuesta T°C, profundidad y año, siendo estos factores los que parecen tener la mayor influencia en la presencia de la especie. En la Figura 5.3.3.2 podemos ver como la presencia de *E. encrasicolus* disminuye al aumentar la temperatura (a partir de 19°C) y con la profundidad. Santos et al. (2013) analizaron la presencia de anchoa en aguas de la plataforma española norte y noroeste, encontrando resultados similares para la profundidad; con respecto a la temperatura, observaron en cambio, un efecto positivo, pero su estudio fue llevado a cabo en primavera dentro de un rango menor de temperatura (11-17 °C). Nuestro estudio indicaría, que la presencia de anchoa podría verse beneficiada dentro de un rango óptimo de temperatura entre 15-19°C y a profundidades menores a 130 m.

Bellido et al. (2008) utilizando un enfoque de modelado similar, encontraron también que la profundidad fue la principal variable medioambiental que explica la presencia o ausencia de *E. encrasicolus* en su estudio en el Mar Mediterráneo occidental.

Los modelos ambientales de la presencia de especies explicaron una proporción menor de la desviación que los modelos originales espacio-temporales, la mayor parte de la desviación explicada por esos modelos fue capturada por las variables ambientales utilizadas. Esto implica que las variables ambientales seleccionadas no fueron significativas en la determinación de presencia local *E. encrasicolus* y, en segundo lugar, que variaron espacialmente de una manera compleja.

Debido a que el poder predictivo de tales modelos es limitado, sin embargo, es de interés para determinar qué parte de la variación observada se relaciona con las preferencias ambientales.

Cuando el efecto de la SSB se añadió a los modelos ambientales de presencia (12.6 % D.E.), la variable fue retenida y tuvo un efecto positivo significativo (Figura 5.3.3.3), lo que sugiere, que la presencia local generalmente aumenta a medida que aumenta la abundancia a gran escala, como era de esperar. Los resultados muestran que la presencia de *E. encrasicolus* en los lances fue superior en los años con altas SSB. Santos et al. (2013) encontraron para la anchoa resultados similares para el efecto de SSB. La inclusión de la clorofila-a en el modelo indicó un efecto positivo para la presencia de *E.*

*encrasicolus*, los altos valores de clorofila-a son un indicador de condiciones que favorecen a los peces. La clorofila-a es una medida de la población de fitoplancton en las aguas superficiales, las concentraciones más altas, por lo tanto son susceptibles de ser asociadas con zonas de alimentación productivas para los peces planctívoros como la anchoa (Bellido et al., 2008).

Este estudio ha utilizado una serie de tiempo relativamente corto (4 años), el uso de una serie temporal más completa podría definir mejor el conjunto de los parámetros ambientales que caracterizan el área de las concentraciones principales de anchoa y mejorar las estimaciones de resultados.

En resumen, la composición de la comunidad pelágica está dominada por un número relativamente pequeño de especies. La comparación de la composición específica entre grupos de la comunidad pelágica, confirmó los efectos significativos del área, profundidad y año. Los modelos GAM, con latitud, longitud como predictores, identificaron claros patrones espaciales en la presencia de anchoa, con la presencia siendo más abundante en la costa norte francesa. Los análisis GAM usando variables medioambientales para explicar los patrones espaciales, revelaron efectos significativos de la T°C y la profundidad. La inclusión de la biomasa del stock (SSB) y clorofila-a mostraron un efecto positivo significativo.



## **6 SOSTENIBILIDAD DE LA PESQUERIA DE ANCHOA**



## **6.1 SOSTENIBILIDAD DE LOS RECURSOS PESQUEROS**

### **6.1.1 Consideraciones generales**

El concepto de sostenibilidad pesquera sólo se entiende desde una perspectiva global, en donde hay que tener en cuenta el conocimiento de los ecosistemas marinos, el sistema de gestión en la toma de decisiones, así como la realidad económica y social relacionada con el sector extractivo y transformador de los productos de la pesca.

Los recursos pesqueros forman una parte esencial de los ecosistemas marinos que proporcionan un servicio fundamental tanto a los pueblos que los explotan como al ser humano en general. Desafortunadamente, muchos de estos recursos se encuentran sobre-explotados, con lo que no se asegura el futuro de los ecosistemas ni se consigue el mejor rendimiento de la explotación de sus recursos. Es decir, se trata de conseguir una gestión sostenible del ecosistema y de sus recursos pesqueros. Para ello hay que conseguir la sostenibilidad en todas las fases de este sistema complejo que es el mundo pesquero, en donde se definen tres partes fundamentales que se han de considerar relacionadas entre sí:

- El sistema natural: formado por los ecosistemas y sus recursos pesqueros. Aquí se trata de conocer el medio natural, la biología y la ecología de las principales especies sometidas a explotación pesquera.
- El sistema de gestión pesquera: integrado por las distintas políticas de gestión (ej. TACs y cuotas pesqueras), de desarrollo e investigación pesquera, tendentes a conseguir la sostenibilidad del ecosistema, de los recursos pesqueros y de las comunidades humanas que los explotan.
- El sistema humano: integrado por los pescadores, las comunidades humanas asociadas, los transformadores de los productos pesqueros, el entorno económico, social y cultural que rodea al mundo pesquero. Este apartado debe, al igual que el sistema natural, tenerse en cuenta en el sistema de gestión pesquera.

El conocimiento de los ecosistemas marinos y de los seres que los habitan constituye el primer paso para conseguir la sostenibilidad de los recursos pesqueros, tal como se ha

tratado a lo largo de esta Memoria para contribuir a un mejor conocimiento de la biología y ecología de la anchoa, y además el gran esfuerzo en investigación que se está realizando para conocer los factores que afectan a las fluctuaciones de esta población. Estudiar la complejidad de los ecosistemas requiere de un gran esfuerzo investigador y económico para la aplicación de las técnicas de modelado, todo ello bajo un marco multidisciplinar.

La gestión pesquera, entre otros aspectos, se basa en disponer de la mejor información científica posible para la toma de decisiones. El consejo científico está integrado en la estructura para la gestión pesquera en la Unión Europea. Un ejemplo es la actividad del Consejo Internacional para la Exploración del Mar (ICES, en inglés) que asesora sobre el estado de los stocks y sus posibilidades de pesca en el Atlántico nordeste. Conseguir esta información tiene como primera premisa la colaboración del sector pesquero en su conjunto, tanto para la obtención de los datos de su actividad, como para el conocimiento de la problemática que puede suscitar la aplicación de la nueva política pesquera común. Entre los retos de la nueva política pesquera común están: la obligación de desembarcar toda la captura evitando los descartes, la consecución del rendimiento máximo sostenible en todos los stocks, el establecimiento de planes multianuales para la gestión, la aplicación de las posibilidades de pesca transferibles y la política de regionalización para acuerdos entre estados miembros.

En la Figura 6.1.1.1 se muestra el marco Institucional para la Gestión de Pesquerías en la UE (Hegland, 2009).

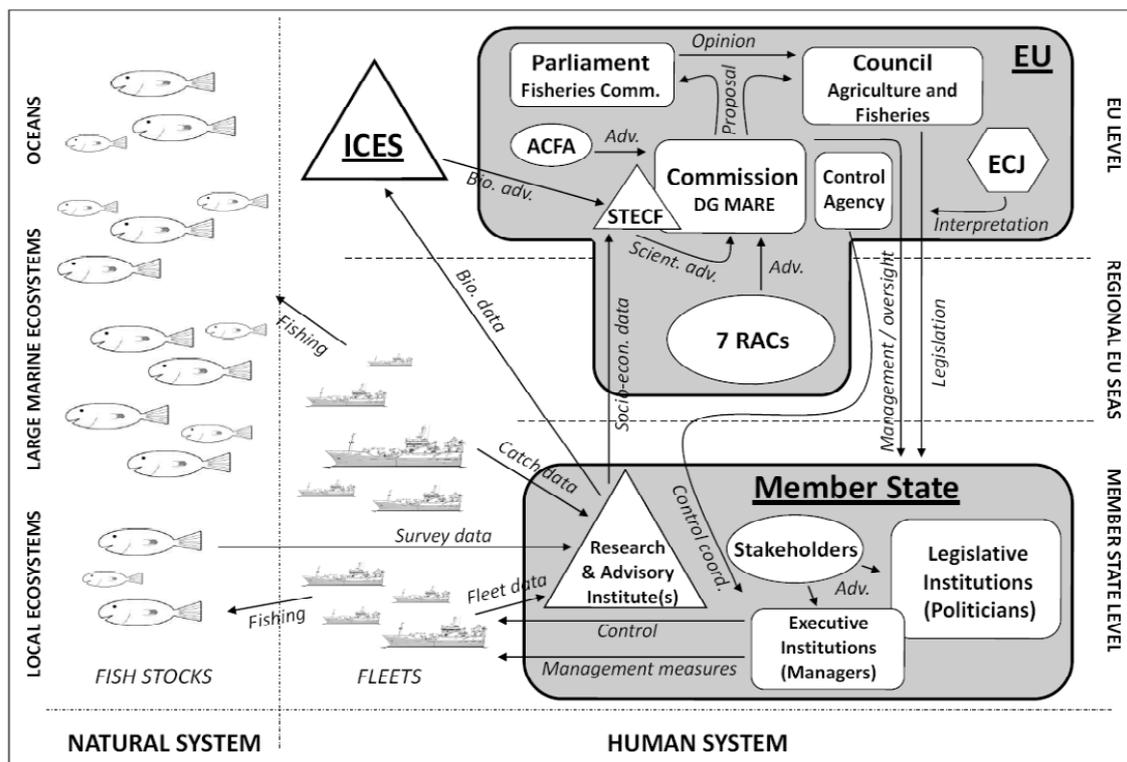


Figura 6.1.1.1. Esquema del marco institucional para la gestión de las pesquerías en la Unión Europea.

Respecto a los aspectos económicos y sociales, el mundo pesquero es multidisciplinar, en donde tiene importancia tanto aspectos técnicos asociados a la construcción de infraestructuras, a la calidad y seguridad alimentaria, así como a todo el proceso de transformación de los productos, destacando como el concepto de sostenibilidad se traslada a toda la cadena de valor del producto. También se pone de manifiesto la necesidad de una colaboración estrecha entre el sector extractivo y el transformador de los productos de la pesca, de forma que el suministro de pescado sea el requerido en cantidad y calidad, como por ejemplo sería el caso de la adecuación de las tallas a las exigencias del mercado. Por otra parte, la actividad económica asociada a la pesca está sometida a la presión competitiva de los mercados globales, hecho que unido a la crisis económica que actualmente padecemos, pone en serio peligro la viabilidad de muchas de nuestras empresas. Esta situación se agrava por las diferencias de regulación y control entre la Unión Europea, donde la conciencia medioambiental y la transparencia son valores muy implantados, y otros mercados de donde proceden los productos competidores.

### **6.1.2 Sostenibilidad de la pesquería de la anchoa**

La anchoa del golfo de Vizcaya llegó a soportar unas capturas de 80 000 t en los años 60 para pasar a una pesquería cerrada desde el año 2006 hasta 2009. Su pesquería se ha desarrollado en primavera en el sureste del Golfo de Vizcaya por parte de los cerqueros españoles hasta mediados de los 80. A partir de los 90 con la incorporación de los arrastreros pelágicos franceses a la pesquería también se produce en otoño y al norte del Golfo de Vizcaya. En ausencia de anchoa ambas flotas capturan especies alternativas. El descenso de la anchoa en la década del 2000 provocó un incremento significativo de su precio en el mercado durante esos años (hasta 7 € /Kg), aunque en el computo total el rendimiento obtenido por la pesquería siguió descendiendo desde principios del 2000 hasta el 2008. Desde el derrumbe de la pesquería a principios del presente siglo, con abundancias escasas tanto de pre-reclutas y adultos, la población de anchoa del cantábrico ha experimentado un paulatino crecimiento a partir del año 2009, fruto de los buenos reclutamientos y también al conocimiento científico y a la buena gestión llevada a cabo en esta pesquería desde ese año (ICES, 2015).

Los stocks de anchoa en general muestran un alto grado de variabilidad en su abundancia incluso en ausencia de pesca. El rápido declive observado en algunos stocks se ha relacionado con cambios medioambientales pero en general se ha atribuido a una alta presión pesquera, fallos en el reclutamiento y gestión poco eficaz (Hilborn & Walters, 1992; Petitgas, 2010). El objetivo de gestión para evitar en lo posible el declive de las poblaciones de anchoa y otros pequeños pelágicos es el de evitar en lo posible el colapso de la relación stock-reclutamiento (S-R) (Patterson, 1992). Para ello se debe mantener el nivel de biomasa de reproductores por encima de un nivel crítico determinado. Por debajo de este nivel se puede producir con gran probabilidad reclutamientos muy débiles, entrando en una espiral que puede conducir a la casi desaparición del recurso.

Los límites de referencia son el nivel de precaución y el nivel crítico o límite, ambos establecidos por el ICES (Consejo Internacional para la Exploración del Mar).

En la anchoa del golfo de Vizcaya el nivel crítico de SSB se ha estimado en 21 000 t, y se ha definido un nivel de precaución de 33 000 t. El nivel de precaución se establece

con el objetivo de evitar el nivel crítico con una probabilidad elevada (95%), todo ello teniendo en cuenta la incertidumbre inherente en las evaluaciones de stock de anchoa. Si se sobrepasa el nivel límite o crítico se puede dar un colapso de la relación stock-reclutamiento. La última evaluación de este stock indica que el SSB se halla muy por encima del nivel de precaución (ICES, 2015).

En el pasado, se aplicaba un TAC de 30 000 - 33 000 t, independientemente de la situación de la población, y el TAC tenía un impacto limitado en la regulación de las capturas de la pesquería y en la sostenibilidad del recurso. Actualmente, y después de sufrir el cierre de la pesquería, la gestión del stock de anchoa del Golfo de Vizcaya con relación al TAC es de forma adaptativa, con el acuerdo de todas las partes interesadas (pescadores, industria, administración, científicos, etc.) y esto permite una explotación más racional y sostenible de este recurso que evita en lo posible episodios de escasez tan drásticos y prolongados como el que se vivió en la década del 2000.

Hoy en día la máxima preocupación es el mantenimiento del stock a unos niveles sostenibles que permitan la viabilidad económica de la pesquería de la anchoa. Para ello, se llevan los siguientes pasos, basándose en los mejores conocimientos científicos:

- La evaluación científica de la anchoa se basa teniendo en cuenta las distintas estimas de abundancia del modelo de evaluación y de las campañas de investigación que se llevan a cabo durante el año (actualmente tanto las de primavera, como las de reclutamiento en otoño). Por lo tanto, la actualización de la evaluación se obtiene en noviembre cada año. Actualmente, el TAC se establece para todo el período de enero a diciembre, basado en esta evaluación.
- Puntos de referencia: MSY Approach y Precautionary approach. Debido a que la evaluación proporciona las distribuciones de probabilidad para el SSB, es posible estimar directamente el riesgo de caer la SSB por debajo de la Blim. Los puntos de referencia Bpa y Fpa pueden llegar a ser innecesarios.
  - MSY Approach: el objetivo es mantener la biomasa reproductora por encima de la MSY Bescapement provisional (Valor provisional basado en el Bpa=33 000 t).

- Precautionary approach: reducir el riesgo de menos del 5% de que la SSB caiga por debajo de Blim (= 21 000 t).
  
- Los “Harvest control rules” (HCR) de la anchoa fueron probados fuera del ICES, fue propuesto por la UE el realizar un plan de gestión a largo plazo para esta pesquería (STECF, 2008). La Comisión Europea propuso en 2009 un proyecto de plan de gestión en cooperación entre el STECF y el RAC South Western. Este plan aún no ha sido aprobado formalmente por la UE, aunque se aplica desde entonces. Actualmente, este plan se ha actualizado en el STECF (2013, 2014) y revisado por el ICES (ICES, 2015).
  
- El primer plan se basaba en una tasa de captura constante (30%), y establecía un TAC como un porcentaje de la estimación puntual de la SSB constatada al inicio del período de TAC que se extendía del 1 de junio al 31 de julio, pero con un límite superior en el TAC (de 33.000 t), y con un nivel de TAC mínimo (de 7 000 t) aplicable a estimaciones de la SSB entre 24 000 y 33 000 t. El ICES señala que el criterio de aceptación de la HCR con carácter precautorio, incluiría normas que implican un bajo riesgo de reducción de la SSB a un nivel que puede implicar una mayor reducción en el reclutamiento. También se consideran medidas complementarias (zonas de veda, talla mínima de desembarque) además de los TAC.
  
- El plan de gestión revisado y actualizado se basa en la regla G4, el TAC de enero a diciembre, con una tasa de explotación de 0,45 (45%) y un TAC máximo de 25 000 t y muestra que se ajusta a los criterios cautelares del ICES. La regla inicial de 2008 julio-junio con 0.3 de tasa de explotación y 33 000 toneladas de peso máximo de TAC se ha demostrado que está justo fuera de los criterios de precaución del ICES con una probabilidad de SSB <Blim = 7%. Se concluye que el asesoramiento en diciembre de acuerdo a la regla G4 se ajusta a los criterios del ICES para los planes de gestión (ICES, 2015).
  
- Las opciones de capturas para el siguiente año depende en gran medida del reclutamiento entrante, para lo cual actualmente ya hay información cuando se realiza la evaluación en noviembre. La campaña de otoño JUVENA, se ha llevado a cabo durante más de diez años (2003-2015). La naturaleza de la relación entre el índice de abundancia de juveniles y el reclutamiento resultante está ya claro, el ICES considera

que el índice de acústica JUVENA de los juveniles es un indicador válido de la fuerza del reclutamiento entrante y por lo tanto útil para mejorar la evaluación y el pronóstico de la población (ICES, 2014 b). El uso de este índice como herramienta para predecir la población en los próximos años sirve para establecer el TAC, que actualmente va de enero a diciembre en base a la evaluación científica.

### 6.1.3 Estudio y Control científico.

El ICES promueve y fomenta la investigación para el estudio del mar en particular los estudios relacionados con los recursos vivos, prepara los programas requeridos para este propósito, y organiza de acuerdo con las Partes Contratantes las investigaciones más necesarias. En 2002, los Estados Miembros (entre ellos España) se reafirman su compromiso de mantener el ICES como una organización científica independiente para mejorar su capacidad de proporcionar un consejo científico no sesgado, que se escuche, real y creíble de las actividades humanas que afectan y son afectadas por los ecosistemas marinos. El asesoramiento del ICES está basado en la mejor ciencia posible de la red ICES (Figura 6.1.3.1). Todo el Asesoramiento del ICES está basado en la revisión científica y la aprobación por parte del Comité Asesor (ACOM). El ACOM supervisa todas las actividades de asesoramiento. El ACOM está autorizado a dar un soporte de asesoramiento científico a la gestión de los recursos de los ecosistemas costeros y marinos.



Figura 6.1.3.1. Esquema de cómo funciona la ciencia y el asesoramiento en el ICES.

Así en el caso de la anchoa, se relacionan a continuación los grupos de trabajo, talleres dentro del ICES y UE:

Grupo de Trabajo de Evaluación:

- ICES WGHANSA, donde se realiza la evaluación cada año.
- La evaluación se revisa y actualiza en los Grupos de Trabajo de Benchmark. Se han realizado 2 WG de este tipo, uno en 2009 (ICES WKSHORT) y otro en febrero de 2013 (ICES WKPELA).
- ACOM del ICES, revisión de la evaluación del WGHANSA y da consejo científico a la UE.
- STECF: Revisión del consejo científico en la UE.

Otros Grupos de Trabajo (control de calidad de datos):

- Metodológicos de campañas de huevos y acústica de anchoa y sardina (BIOMAN, PELGAS, PELACUS,...): ICES WGACEGG, se realiza cada año.
- Talleres de determinación de la edad (estandarización de métodos y criterios de interpretación) de anchoa, desde 1996 se han venido realizando cada 3 años aprox. El último taller en 2009, ICES WKARA (ICES, 2009a) (92% de acuerdo y CV=7%). En octubre 2013 un taller sobre crecimiento diario de anchoa y sardina ICES WKMIAS (ICES, 2013) y validación del crecimiento anual. El último intercambio internacional en 2014 (Villamor & Uriarte, 2015).
- Talleres de determinación de la madurez sexual (estandarización de métodos y criterios de interpretación) de anchoa, ICES WKSPMAT en 2008.
- Talleres de coordinación y control de calidad, como ICES WKMATCH en 2012 (madurez), ICES WKNARC 2011 y 2013 (determinación edad), WKACCU (métodos precisión muestreos), ICES WGBIOP (parámetros biológicos).
- Otros referentes a cambio climático, estudios ecológicos y del ecosistema (WGSPEC, WGEAWESS).

#### **6.1.4 Certificado de Pesca Sostenible**

Por todo lo anterior, la flota de cerco de anchoa en 2015 obtuvo la certificación de pesca sostenible del Marine Stewardship Council (MSC) para sus capturas de anchoa del mar Cantábrico. Esta es la primera pesquería de anchoa europea con certificación MSC y también, la primera del mar Cantábrico en el programa. La obtención del certificado MSC, el estándar medioambiental de pesca extractiva más reconocido a nivel mundial, supone un hito muy importante para la flota y un reconocimiento al trabajo conjunto en favor de la sostenibilidad tanto de la flota, como de la administración y los organismos científicos. La certificación ha sido obtenida después de una evaluación independiente, mediante un proceso participativo llevado a cabo por la certificadora Bureau Veritas bajo el estándar del MSC para la pesca sostenible. La evaluación ha demostrado que la población de anchoa está actualmente en una situación saludable y que la pesquería está bien gestionada, con un impacto mínimo en el ecosistema marino.

En resumen, todo esto conlleva, además del control de las capturas de anchoa y en el que estén implicados todas las partes del sistema para continuar con un recurso sostenible, el continuar con estudios científicos desde un punto de vista más ecológico para la aplicación de los modelos integrados del ecosistema. Los modelos integrados del ecosistema marino (E2E models) se están convirtiendo en una de las herramientas principales para sintetizar la información existente de una manera coherente, construcción del conocimiento empírico y teórico de los procesos físicos, geoquímicos, biológicos y ecológicos en una representación integral del ecosistema.

Actualmente se están desarrollando una nueva generación de modelos integrados (ECOPATH/ECOSIM, ATLANTIS, OSMOSE, etc.) por una comunidad científica diversa en varios proyectos alrededor del mundo. Aunque estos modelos varían en estructura y objetivos, comparten un enfoque común, en el que se describe la relación entre los elementos clave de las diferentes partes del ecosistema. Se espera que estos modelos permitan poner a prueba hipótesis ecológicas diferentes, y dar una idea de los posibles efectos del cambio climático en el ecosistema. En la ciencia pesquera se espera, que junto a estos modelos del ecosistema, se proporcione un marco mecanicista para analizar las fluctuaciones de la población, y por lo tanto ser de gran ayuda en el enfoque

ecosistémico de la gestión. De ahí la contribución de esta memoria a un mejor conocimiento de la biología y ecología de la anchoa.

## **7 CONCLUSIONES**



## CONCLUSIONES

1. Los estudios de crecimiento diario y el análisis de la fecha de eclosión de los juveniles de anchoa indicaron que el periodo de puesta fue entre junio y julio en los dos años estudiados, 2006 y 2009, no encontrando supervivientes nacidos en mayo. Por lo que podemos establecer una ventana de supervivencia para la población de juveniles de anchoa entre junio y julio de esos dos años.
2. Existe variabilidad en el crecimiento somático entre años. La población de juveniles en 2009 muestra una tasa de crecimiento mayor, 0,62 mm/día a los 40 días, mientras que ese valor disminuye a 0,55 mm/día a los 40 días para la población del 2006.
3. Existe desacoplamiento entre el crecimiento somático y el crecimiento del otolito en los años estudiados. En 2006 los individuos con una tasa de crecimiento menor presentaron otolitos más grandes que los individuos en 2009, con una tasa de crecimiento mayor, para una misma talla. Los valores de SST más elevados en la segunda mitad de 2006, pueden explicar este desacoplamiento.
4. Las probabilidades de supervivencia de los juveniles de anchoa son mayores para los individuos de rápido crecimiento. En 2009, los individuos caracterizados por un crecimiento rápido, presentan un mayor índice de reclutamiento, sin embargo, los individuos de 2006 nacidos en la misma época, presentan un crecimiento lento y un menor índice de reclutamiento
5. Nuestros resultados apoyan la hipótesis del reclutamiento “growth-selective predation”. Los juveniles de crecimiento rápido podrían ser menos vulnerables a la predación que sus congéneres de crecimiento lento, del mismo tamaño, lo que explicaría el mayor índice de reclutamiento encontrado en 2009.
6. Existe variabilidad interanual de la condición de la anchoa (peso en talla). El peso en talla aumenta al aumentar la temperatura y la disponibilidad de alimento (biomasa de zooplancton).
7. Existe un efecto denso-dependiente con el tamaño del stock; el crecimiento de la anchoa disminuye cuando aumenta el tamaño de la población.

8. Existe variabilidad interanual de la madurez en talla, aumentando ésta al aumentar la temperatura (dentro de un rango preferencial de temperatura de 14 a 20° C), la biomasa de zooplancton y la biomasa del stock.

9. Existe variabilidad interanual de la actividad reproductora en talla, aumentando ésta al aumentar la temperatura (dentro de un rango preferencial de temperatura de 14 a 18° C), la biomasa de zooplancton y existe una tendencia invertida para la biomasa del stock.

10. La comunidad pelágica en el área de estudio del Golfo de Vizcaya, está dominada por un número relativamente pequeño de especies: *Trachurus trachurus*, *Sardina pilchardus*, *Engraulis encrasicolus* y *Scomber scombrus*.

11. La profundidad, el área y el año tienen un efecto significativo en la composición específica de la comunidad pelágica en el Golfo de Vizcaya en otoño.

12. Los modelos descriptivos de distribución, mostraron variación espacial significativa con las variables geográficas, explicando la variabilidad en la distribución de la anchoa. Estos modelos identificaron patrones espaciales claros en la presencia de *E. encrasicolus* en otoño, con mayor abundancia más cerca de la costa y, claramente superior al norte del Golfo de Vizcaya en el estuario del Garona.

13. Los factores ambientales que parecen tener mayor influencia en la presencia de la especie son la temperatura y profundidad. La presencia de anchoa podría verse beneficiada dentro de un rango óptimo de temperatura entre 15-19°C y a profundidades menores a 130 m.

14. La presencia de anchoa en los lances fue superior en los años con altas SSB. La clorofila-a indicó un efecto positivo para la presencia de *E. encrasicolus*

15. La población de anchoa está actualmente en una situación saludable y la pesquería está bien gestionada, con un impacto mínimo en el ecosistema marino. Esto conlleva, la importancia de continuar con estudios científicos desde un punto de vista más ecológico para la aplicación de los nuevos modelos integrados del ecosistema, además del control de la capturas de anchoa y el que estén implicados todas las partes del sistema

(pescadores, gestores, científicos y ONG medioambientales) para continuar con un recurso sostenible.



## **BIBLIOGRAFÍA**



**BIBLIOGRAFÍA**

Agenbag J.J., Richardson A.J., Demarcq H., Freon P., Weeks S., Shillington F.A. (2003). Estimating environmental preferences of South African pelagic fish species using catch size and remote sensing data. *Progress In Oceanography* 59: 275–300.

Akaike H. (1973). Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. *Proceedings of the 2nd International Symposium on Information Theory*: 267-281, Budapest.

Aldanondo N., Cotano U., Etxebeste E., Irigoien X., Alvarez P., de Murguía A.M. & Herrero D.L. (2008). Validation of daily increments deposition in the otoliths of European anchovy larvae (*Engraulis encrasicolus* L.) reared under different temperature conditions. *Fisheries Research* 93(3): 257-264. DOI: 10.1016/j.fishres.2008.04.012

Aldanondo N., Cotano U., Tiepolo M., Boyra G. & 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(3): 196-208. DOI: 10.1111/j.1365-2419.2010.00537

Aldanondo N., Cotano U., Álvarez P. & Uriarte A. (2015). 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 Freshwater Research* 67(7): 943-950. DOI: 10.1071/mf15083

Aldanondo N., Cotano U., Goikoetxea N., Boyra G., Ibaibarriaga L. & Irigoien X. (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., Petitgas P. & Lazure P. (1999). Environmental and stock effects on the recruitment of anchovy in the Bay of Biscay: A multivariate analysis. *ICES CM* 1999/Y: 22.

Allain G., Petitgas P. & Lazure P. (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. DOI: 10.1046/j.1365-2419.2001.00164.x

Allain G., Petitgas P., Grellier P. & Lazure P. (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. DOI: 10.1046/j.1365-2419.2003.00245.x

Allain G., Petitgas P. & Lazure P. (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. DOI: 10.1111/j.1365-2419.2007.00442.x

Alm G. (1959). Connection between maturity, size and age in fishes. *Reports of the Institute of Freshwater Research* 40: 5–145.

Anderson J.T. (1988). A review of size dependent survival during pre-recruit stages of fishes in relation to recruitment. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 8: 55-66.

Bachiller E., Cotano U., Ibaibarriaga L., Santos M. & Irigoien X. (2015). Intraguild predation between small pelagic fish in the Bay of Biscay: impact on anchovy (*Engraulis encrasicolus* L) egg mortality. *Marine Biology* 162(6): 1351-1369.

Bas C. (1995). Ecological structures: expansion and replacement. *Scientia Marina* 59(3-4): 373-380.

Baumann H., Hinrichsen H.H., Möellmann C., Köester F.W., Malzahn A.M. & Temming A. (2006). Recruitment variability in Baltic Sea sprat (*Sprattus sprattus*) is tightly coupled to temperature and transport patterns affecting the larval and early juvenile stages. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 63(10): 2191-2201. DOI: 10.1139/f06-112

Beamish R.J. & McFarlane G.A. (1983). The forgotten requirement for age validation in fisheries biology. *Transactions of the American Fisheries Society* 112(6): 735-743. DOI: 10.1577/1548-8659(1983)112<735:tfrfav>2.0.co;2

Bellido J.M., Brown A.M., Graham J.P., Iglesias M. & Palialexis A. (2008). Identifying essential fish habitat for small pelagic species in Spanish Mediterranean waters. *Hydrobiologia* 612:171-184.

Benaka L.R. (1999). Summary of panel discussions and steps toward an agenda for habitat policy and science. In: *Proceedings of Sea Grant Symposium Fish Habitat: Essential fish habitat and rehabilitation* (Benaka L.R., eds), 455-459. Bethesda, MD. American Fisheries Society.

Bernal M., Villamor B., Abaunza P., Bellido J.M. & Porteiro C. (2005). Some thoughts on the anchovy fisheries decline. Individual fecundity versus population fecundity and larval mortality. *Working Document to STECF-SGRST Working Group on Anchovy in the bay of Biscay*. Brussels 11-14 July, 2005.

Blanton J.O., Atkinson L.P., Fernández de Castillejo F. & Lavín A. (1984). Coastal upwelling off the Rías Bajas, Galicia, Northwest Spain. I. Hydrographic studies. *Rapport et Proces-Verbaux des Reunions Conseil International pour l'Exploration de la Mer* 183: 79-90.

Blaxter J. H. S. & Hunter J. R. (1982). The biology of the clupeoid fishes. *Advances in Marine Biology* 20: 1-223.

Bode A., Alvarez-Ossorio M.T., Barquero S., Lorenzo J., Louro A. & Varela M. (2003). Seasonal variations in upwelling and in the grazing impact of copepods on phytoplankton off A Coruna (Galicia, NW Spain). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 297(1): 85-105. DOI: 10.1016/s0022-0981(03)000370-8

Bode A., Alvarez-Ossorio M.T., Miranda A., López-Urrutia A. & Valdés L. (2012). Comparing copepod time-series in the north of Spain: Spatial autocorrelation of community composition. *Progress in Oceanography* 97-100: 108-119. DOI: 10.1016/j.pocean.2011.11.013

Bolger T. & Connolly P.L. (1989). The selection of suitable indices for the measurement and analysis of fish condition. *Journal of Fish Biology* 34: 171-182.

Borja A., Uriarte A., Valencia V., Motos L. & Uriarte A. (1996). Relationships between anchovy (*Engraulis encrasicolus* L) recruitment and the environment in the Bay of Biscay. *Scientia Marina* 60: 179-192.

Borja A., Uriarte A., Egana J., Motos L. & Valencia V. (1998). Relationships between anchovy (*Engraulis encrasicolus*) recruitment and environment in the Bay of Biscay (1967-1996). *Fisheries Oceanography* 7(3-4): 375-380. DOI: 10.1046/j.1365-2419.1998.00064.x

Borja A., Fontan A., Saenz J. & Valencia V. (2008). Climate, oceanography, and recruitment: the case of the Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus*). *Fisheries Oceanography* 17(6): 477-493. DOI: 10.1111/j.1365-2419.2008.00494.x

Borrell Y. J., Piñera J. A., Sanchez Prado J. A. & Blanco, G. (2012). Mitochondrial DNA and microsatellite genetic differentiation in the European anchovy *Engraulis encrasicolus* L. *ICES Journal of Marine Science* 69: 1357-1371.

Botas J.A., Fernandez E., Bode A. & Anadon R. (1990). A persistent upwelling off the central Cantabrian coast (Bay of Biscay). *Estuarine Coastal and Shelf Science* 30(2): 185-199. DOI: 10.1016/0272-7714(90)90063-w

Boyra G., Martínez U., Cotano U., Santos M., Irigoien X. & Uriarte A. (2013). Acoustic surveys for juvenile anchovy in the Bay of Biscay: abundance estimate as an indicator of the next years recruitment and spatial distribution patterns. *ICES Journal of Marine Science* 70(7): 1354-1368. DOI: 10.1093/icesjms/fst096

Bray J. R. & J. T. Curtis (1957). An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monograph* 27: 325-349.

Cabanas J.M. & Porteiro C. (1998). Links between the North Atlantic sardine recruitment and their environment. *ICES CM* 1998/R:23, 10 pp.

Cabanas J.M. (2000). *Variabilidad temporal en las condiciones oceanográficas de las aguas de la plataforma continental gallega: Algunas consecuencias biológicas*. Tesis Doctoral, Universidad de Vigo, Facultad de Ciencias, Departamento de Ecología y Biología Animal, Vigo.

Cabanas J.M., Lavín A., García M.J., González-Pola C. & Tel Pérez E. (2003). Oceanographic variability in the northern shelf of the Iberian Peninsula 1990-1999. *ICES Marine Science Symposia* 219: 71-79.

Cabral H.N. & Murta A.G. (2002). The diet of blue whiting, hake, horse mackerel and mackerel off Portugal. *Journal of Applied Ichthyology* 18(1): 14-23. DOI: 10.1046/j.1439-0426.2002.00297.x

Cadima E.L. (2003). Manual de evaluación de recursos pesqueros. *FAO Documento Técnico de Pesca*. No. 393. Roma, 162 pp.

Cahuin S.M., Cubillos L.A., Ñiquen M. & Escribano R. (2009). Climatic regimes and the recruitment rate of anchoveta, *Engraulis ringens*, off Peru. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 84: 591-597.

Campana S.E. & Jones C.M. (1992). Analysis of otolith microstructure data. In: *Otolith microstructure examination and analysis* (Stevenson D.K. & Campana S.E.,

eds.), 73-100, Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences, 117. Ottawa, Canada. Canada Communication Group - Publishing.

Campana S. E. (2001). Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation method. *Journal of Fish Biology* 59: 197-242.

Canty, A. & Ripley, B. D. (2011). boot: Bootstrap R (S-Plus) Functions [Software]. URL <http://CRAN.R-project.org/package=boot> (R package version 1.3-3)

Casselman J.M. (1987). Determination of age and growth. In: *The biology of fish growth* (Weatherley A.H. & Gill H.S., eds.), 209-242. London, UK. Academic Press.

Catalán I. A., Folkvord A., Palomera I., Quílez-Badía G., Kallianoti F., Tselepides A. & Kallianotis A. (2010). Growth and feeding patterns of European anchovy (*Engraulis encrasicolus*) early life stages in the Aegean Sea (NE Mediterranean). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 86: 299-312.

Cendrero O., Cort J.L. & Cárdenas E. (1981). Revisión de algunos datos sobre la biología de la anchoa, *Engraulis encrasicolus* (L.) del Mar Cantábrico. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía* 311: 118-123.

Cermeño P., Uriarte A., de Murguía A.M. & Morales-Nin B. (2003). Validation of daily increment formation in otoliths of juvenile and adult European anchovy. *Journal of Fish Biology* 62(3): 679-691. DOI: 10.1046/j.0022-1112.2003.00056.x

Cermeño P. (2007). *Analysis of the microstructure of the otoliths for growing and recruitment. Application to the European anchovy (Engraulis encrasicolus) in the Bay of Biscay*. Tesis Doctoral, Universidad del País Vasco (UPV/EHU).

Cermeño P., Uriarte A., Morales-Nin B., Cotano U. & Álvarez P. (2008). Setting up interpretation criteria for ageing juvenile european anchovy otoliths. *Scientia Marina* 72(4): 733-742. DOI: 10.3989/scimar.2008.72n4733

Cianelli L., Fauchald P., Chan K.S., Agostini V.N. & Dingsør G.E. (2008). Spatial fisheries ecology: Recent progress and future prospects. *Journal of Marine Systems* 71:223-236.

Clarke K.R. & Warwick R.M. (1994). *Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation*. Plymouth, UK. PRIMER-E Ltd. (1st ed: 144 pp).

Clarke K.R. & Warwick W.M. (2001). *Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation*. Plymouth, UK. PRIMER-E Ltd. (2nd ed: 172 pp).

Cort J. L., Cendrero O. & Iribar X. (1976). La anchoa, *Engraulis encrasicolus* (L.) del Cantábrico. Resultados de las campañas de 1974, 1975 y 1976. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía* 220: 3-34.

Cort J.L., Cendrero O. & de Cárdenas E. (1979). Nuevos datos sobre la anchoa del Cantábrico. *Información Pesquera. Instituto Español de Oceanografía*. 9: 1-9.

Cochrane K.L. & Starfield A.M. (1992). The potential use of predictions of recruitment success in the management of the South African anchovy resource. *South African Journal of Marine Science* 12(1): 891-902. DOI: 10.2989/02577619209504750

Cochrane K. L. & Hutchings L. (1995). A structured approach to using biological and environmental parameters to forecast anchovy recruitment. *Fisheries Oceanography* 4(2): 102-127.

Cury P. & Roy C. (1989). Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46(4): 670-680.

Cushing D.H. (1990). Plankton production and year-class strength in fish populations: and update of the match/mismatch hypothesis. *Advances in Marine Biology* 26: 249-293.

Cushing D.H. (1996). *Towards a Science of Recruitment in Fish Populations*. Oldendorf/Luhe, Germany. Inter-Research (xix-175 pp).

Chambers R.C. & Miller T.J. (1995). Evaluating fish growth by means of otolith increment analysis: Special properties of individual-level longitudinal data. In: *Recent developments in fish otolith research* (Secor D.H., Dean J.M. & Campana S.E., eds.), 155-175. Columbia, SC. University of South Carolina Press.

Fernández E. & Bode A. (1991). Seasonal patterns of primary production in the Central Cantabrian Sea (Bay of Biscay). *Scientia Marina* 55(4): 629-636.

Ferrer L., Fontan A., Mader J., Chust G., González M., Valencia V., Uriarte A. & Collins M.B. (2009). Low-salinity plumes in the oceanic region of the Basque Country. *Continental Shelf Research* 29(8): 970-984. DOI: 10.1016/j.csr.2008.12.014

Fey D.P. (2001). Differences in temperature conditions and somatic growth rate of larval and early juvenile spring-spawned herring from the Vistula Lagoon, Baltic Sea manifested in the otolith to fish size relationship. *Journal of Fish Biology*, 58: 1257-1273.

Fey D.P. (2006). The effect of temperature and somatic growth on otolith growth: the discrepancy between two clupeid species from a similar environment. *Journal of Fish Biology* 69(3): 794-806. DOI: 10.1111/j.1095-8649.2006.01151.x

Field J.G., Clarke K.R. & Warwick M. (1982). A practical strategy for analyzing multi-species distribution patterns. *Marine Ecology Progress Series* 8: 37-53.

Fiúza A.F.G., de Macedo M.E. & Guerreiro M.R. (1982). Climatological space and time variation of the Portuguese coastal upwelling. *Oceanologica Acta* 5(1): 31-40.

Folkvord A., Rukan K., Johannessen A. & Moksness E. (1997). Early life history of herring larvae in contrasting feeding environments determined by otolith microstructure analysis. *Journal of Fish Biology* 51: 250-263. DOI: 10.1111/j.1095-8649.1997.tb06102.x

Folkvord A., Blom G., Johannessen A. & Moksness E. (2000). Growth-dependent age estimation in herring (*Clupea harengus* L.) larvae. *Fisheries Research* 46(1-3): 91-103. DOI: 10.1016/s0165-7836(00)00136-3

Folkvord A., Johannessen A. & Moksness E. (2004). Temperature-dependent otolith growth in Norwegian spring-spawning herring (*Clupea harengus* L.) larvae. *Sarsia* 89(5): 297-310. DOI: 10.1080/00364820410002532

Fréon P., Cury Ph., Shannon L. & Roy C. (2005). Sustainable exploitation of small pelagic fish stocks challenged by environmental and ecosystem changes: a review. *Bulletin of Marine Science* 76(2): 385–462.

Froese R. & Pauly D. FishBase 2000: concepts, design and data sources. ICLARM, Los Baños, Laguna, Philippines. 344 pp.

Frouin R., Fiúza A.F.G., Ambar I. & Boyd T.J. (1990). Observations of a poleward surface current off the coasts of Portugal and Spain during winter. *Journal of Geophysical Research* 95(C1): 679-691. DOI: 10.1029/JC095iC01p00679

Fry F. E. J. (1971). The effect of environmental factors on the physiology of fish. *Fish physiology*, 6: 1-98.

Furnestin J. (1945). Note préliminaire sur l'anchois, *Engraulis encrasicolus* (L.), du golfe de Gascogne. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes* 13: 197-209.

Furnestin J. & Furnestin M. L. (1953). La reproduction de la sardine et de l'anchois des côtes atlantiques du Maroc (saisons et aires de ponte). *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes* 23(1), 79-104.

García-Soto C., Pingree R.D. & Valdes L. (2002). Navidad development in the southern Bay of Biscay: Climate change and swoddy structure from remote sensing and in situ measurements. *Journal of Geophysical Research* 107(C8). DOI: 10.1029/2001jc001012

Garza-Gil M.D., Torralba-Cano J. & Varela-Lafuente M.M. (2011). Evaluating the economic effects of climate change on the European sardine fishery. *Regional Environmental Change* 11(1): 87–95. DOI: 10.1007/s10113-010-0121-9

Giannoulaki M., Valavanis V., Palialexis A., Tsagarakis K., Machias A., Somarakis S. & Papaconstantinou C. (2008). Modelling the presence of anchovy *Engraulis encrasicolus* in the Aegean Sea during early summer, based on satellite environmental data. *Hydrobiologia* 612 (1): 225-240.

Giannoulaki M., Iglesias M., Tugores M.P., Bonanno A., Patti B. et al. (2013). Characterizing the potential habitat of European anchovy *Engraulis encrasicolus* in the Mediterranean Sea, at different life stages. *Fisheries Oceanography* 22: 69-89.

Gil J. (2008). Macro and mesoscale physical patterns in the Bay of Biscay. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 88(2): 217-225. DOI: 10.1017/s0025315408000490

Giraldez A., & Abad R. (1995). Aspects on the reproductive biology of the Western Mediterranean anchovy from the coasts of Malaga (Alboran Sea). *Scientia Marina*, 59(1), 15-23.

González-Pola C. (2006). *Variabilidad climática en la región sureste del Golfo de Vizcaya*. Tesis Doctoral, Universidad de Oviedo, Oviedo.

Goñi N., Logan J., Arrizabalaga H., Jarry M. & Lutcavage M. (2011). Variability of albacore (*Thunnus alalunga*) diet in the Northeast Atlantic and Mediterranean Sea. *Marine Biology* 158(5): 1057-1073. DOI: 10.1007/s00227-011-1630-x

- Guerault D. & Avrilla J. (1973). L'anchois du golfe de Gascogne, captures de 1972, données biologiques et biometriques. *ICES CM* 1973/J:11.
- Guerault D. & Avrilla J. (1974). L'anchois du golfe de Gascogne, taille, âge et croissance. *ICES CM* 1974/J:17.
- Guerault D. & Avrilla J. (1978). L'anchois du Golfe de Gascogne. Mise en évidence de l'existence de deux populations et bilan de nos connaissances sur la biologie de l'espèce. *ICES CM* 1978/H: 24.
- Guisan A., & Zimmermann N. E. (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135: 147–186.
- Hare J.A. & Cowen R.K. (1995). Effect of age, growth-rate, and ontogeny on the otolith size - fish size relationship in bluefish, *Pomatomus saltatrix*, and the implications for back-calculation of size in fish early-life history stages. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52(9): 1909-1922. DOI: 10.1139/f95-783
- Hastie T. & Tibshirani R. (1990). *Generalized Additive Models*. New York, EEUU. Chapman & Hall.
- Haynes R. & Barton E.D. (1990). A poleward flow along the atlantic coast of the Iberian Peninsula. *Journal of Geophysical Research* 95(C7): 11425-11441. DOI: 10.1029/JC095iC07p11425
- Heath M. (1992). Field investigations of the early life history stages of marine fish. *Advances in Marine Biology* 28: 2-174.
- Hegland T. J. (2009). The Common Fisheries Policy and Competing Perspectives on Integration. Publication Series, no. 2009-6, Aalborg University, Denmark.
- Hernández C., Villamor B., Barrado J., Dueñas C. & Fernández S. (2013a). Age determination in European anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) otoliths in the Bay of Biscay (NE Atlantic). *Workshop on Micro increment daily growth in European Anchovy and Sardine (WKMIAS)*. 21-25 October 2013. Mazara del Vallo, Sicily.
- Hernández C., Barrado J. & Villamor. (2013b). Laboratory protocol for processing sagittae from juvenile anchovy. *Workshop on Micro increment daily growth in European Anchovy and Sardine (WKMIAS)*. 21-25 October 2013. Mazara del Vallo, Sicily.
- Hilborn R. & Walters C.J. (1992). Quantitative Fisheries Stock Assessment: Choice, Dynamics & Uncertainty. *Chapman and Hall*, New York, 570 pp.
- Hixon M. A. & Webster M. S. (2006). Density dependence in reef fish populations. Numerical and energetic processes in the ecology of coral reef fishes. In: *Coral Reef Fishes* (Ed. P. F. Sale.) pp. 303–325. San Diego, Academic Press.
- Hjort J. (1914). Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. *Rapports et Procès-Verbaux des Réunions du Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer* 20, 1-228.
- Houde E.D. (1987). Fish early life dynamics and recruitment variability. *American Fisheries Society Symposium* 2: 17-29.

Hunter J. R., & Leong R. (1981). The spawning energetics of female northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fisheries Bulletin* 79(2), 215-230.

Ibaibarriaga L., Fernandez C., Uriarte A. & Roel B.A. (2008). A two-stage biomass dynamic model for Bay of Biscay anchovy: a Bayesian approach. *ICES Journal of Marine Science* 65(2): 191-205. DOI: 10.1093/icesjms/fsn002

ICES (2004a). Report of the study group on regional scale ecology of small pelagics. *ICES CM* 2004/G:06, 56 pp.

ICES (2004b). Report of the Working Group on the Assessment of Mackerel, Horse Mackerel, Sardine and Anchovy. *ICES CM* 2005/ACFM:08.

ICES (2007). Report of the working group on the assessment of mackerel, Horse mackerel, sardine and anchovy *ICES CM* 2007/ACFM:31, 712 pp.

ICES (2008a). Report of the working group on widely distributed stocks. *ICES CM* 2008/ACOM:13, 691 pp.

ICES (2008b). Report of the Workshop on Small Pelagics (*Sardina pilchardus*, *Engraulis encrasicolus*) maturity stages (WKSPMAT). *ICES CM* 2008/ACOM:40

ICES (2009a). Report of the workshop on age reading of european anchovy (WKARA). *ICES CM* 2009/ACOM:43,122 pp.

ICES (2009b). Report of the Working Group on Anchovy and Sardine *ICES CM* 2009/ACOM:13, 359 pp.

ICES (2010). Report of the Working Group on Anchovy and Sardine *ICES CM* 2009/ACOM:16, 291 pp.

ICES (2012). Report of the working group on small pelagic fish, their ecosystems and climate impact *ICES CM* 2012/SSGEF:10, 63 pp.

ICES (2013). Report of the workshop on micro increment daily growth in european anchovy and sardine (WKMIAS). *ICES CM* 2013/ACOM.

ICES (2014a). Report of the working group on southern horse mackerel, anchovy and sardine *ICES CM* 2014/ACOM:16, 599 pp.

ICES (2014b). Report of the working group on acoustic and egg surveys for sardine and anchovy in ICES Areas VIII and IX. *ICES CM* 2014/SSGESST:21, 553 pp.

ICES (2015). Report of the working group on southern horse mackerel, anchovy and sardine *ICES CM* 2015/ACOM:16, 580 pp.

Irigoien X., Fiksen O., Cotano U., Uriarte A., Alvarez P., Arrizabalaga H., Boyra G., Santos M., Sagarminaga Y., Otheguy P., Etxebeste E., Zarauz L., Artetxe I. & Motos L. (2007). Could Biscay Bay anchovy recruit through a spatial loophole? *Progress in Oceanography* 74(2-3): 132-148. DOI: 10.1016/j.pcean.2007.04.011

Irigoien X. & de Roos A. (2011). The role of intraguild predation in the population dynamics of small pelagic fish. *Marine Biology* 158(8): 1683-1690.

Jenkins Jr, T. M., Diehl S., Kratz K. W. & Cooper S. D. (1999). Effects of population density on individual growth of brown trout in streams. *Ecology* 80(3): 941-956.

Junquera S. (1986). Peche de l'anchois (*Engraulis encrasicolus*) dans le golfe de Gascogne et sur le littoral atlantique de Galice depuis 1920. Variations quantitatives. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes* 48(3 et 4): 133-142.

Junquera S. & Pérez-Gándaras G. (1992). Analysis of the stock identity in Bay of Biscay anchovy using biological parameters. *ICES CM* 1992/H: 10.

Junquera S. & Pérez-Gándaras G. (1993). Population diversity in Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus* L 1758) as revealed by multivariate-analysis of morphometric and meristic characters. *ICES Journal of Marine Science* 50(4): 383-391. DOI: 10.1006/jmsc.1993.1043

Kjesbu OS., Witthames PR., Solemdal P. & Greer Walker M. (1998). Temporal variations in the fecundity of Arcto-Norwegian cod (*Gadus morhua*) in response to natural changes in food and temperature. *Journal of Sea Research*. 40: 302–321.

Koutsikopoulos C. & Le Cann B. (1996). Physical processes and hydrological structures related to the Bay of Biscay anchovy. *Scientia Marina* 60: 9-19.

Lasker R. (1985). An Egg Production Method for Estimating Spawning Biomass of pelagic fish: Application to the Northern Anchovy, *Engraulis mordax*. *NOAA Technical report NMFS* 36:100pp.

Lavín A., Díaz del Río G., Cabanas J.M. & Casas G.L. (1990). Afloramiento en el noroeste de la península Ibérica. Indices de afloramiento para el punto 43°N 11°W. Periodo 1966-1989. *Informe Técnico del Instituto Español de Oceanografía* 91: 1-40.

Lavín A., Valdés L., Gil J. & Moral M. (1998). Seasonal and inter-annual variability in properties of surface water off Santander, Bay of Biscay, 1991–1995. *Oceanologica Acta* 21(2): 179-190. DOI: 10.1016/s0399-1784(98)80007-8

Lavín A., Díaz del Río G., Cabanas J.M. & Casas G. (2000). Afloramiento en el noroeste de la Península Ibérica. Índices de afloramiento para el punto 43°N 11° W. Periodo 1990-1999. *Datos y resúmenes del Instituto Español de Oceanografía* 15: 1-25.

Lavín A., Valdés L., Sánchez F., Abaunza P., Punzón A., Bellas J., Parra S., Lens S., Besada V., Viñas L., González-Quijano A., Franco M.A., Fumega J., Serrano A. & de Armas D. (2012). *Estrategia marina demarcación marina noratlántica. Parte I. Marco general evaluación inicial y buen estado ambiental*. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, Secretaría General Técnica, Centro de Publicaciones, Madrid.

Lazkano I., Nøstbakken L. & Prellezo R. (2012). Past and future management of a collapsed fishery: The bay of Biscay anchovy. *Natural Resource Modeling* 26(3): 281-304.

Leggett W. C. & Deblois E. (1994). Recruitment in marine fishes: Is it regulated by starvation and predation in the egg and larval stages? *Netherlands Journal of Sea Research* 32(2): 119-134.

Llope M., Anadón R., Alvarez-Ossorio M., Valdés L. & Varela M. (2003). Zooplankton biomass timing with temperature in South Bay of Biscay. *3<sup>rd</sup> International Zooplankton Production Symposium*. Gijón, Spain (May 2003).

López-López L., Preciado I., Villamor B., Velasco F., Iglesias M., Nogueira E., Gutierrez-Zabala J.L. & Olaso I. (2012). Is juvenile anchovy a feeding resource for the demersal community in the Bay of Biscay? On the availability of pelagic prey to demersal predators. *ICES Journal of Marine Science* 69(8): 1394-1402. DOI: 10.1093/icesjms/fss117

Lucio P. & Uriarte A. (1990). Aspects of the reproductive biology of the anchovy (*Engraulis encrasicolus*, L. 1758) during 1987 and 1988 in the Bay of Biscay. *ICES CM 1990/H:27*, 8 pp.

Lythgoe J. & Lythgoe G. (1991). *Fishes of the sea. The north Atlantic and Mediterranean*. London, UK. Blanford Press.

MacArthur R.H. & Wilson E.O. (1967). *The Theory of Island Biogeography*. Princeton, New Jersey, EEUU. Princeton University Press (xi- 203 pp).

Magoulas A., Castilho R., Caetano S., Marcato S., & Patarnello, T. (2006). Mitochondrial DNA reveals a mosaic pattern of phylogeographical structure in Atlantic and Mediterranean populations of anchovy (*Engraulis encrasicolus*). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 39: 734–746.

Marshall C.T., Kjesbu O.S., Yaragina N.A., Solemdal P. & Ultang O. (1998). Is spawning biomass a sensitive measure of the reproduction and recruitment potential of the North-east Arctic cod?. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55: 1766-1783.

Massé J. (1996). Acoustic observations in the Bay of Biscay: Schooling, vertical distribution, species assemblages and behaviour. *Scientia Marina* 60(Suppl. 2): 227-234.

Meekan M.G. & Fortier L. (1996). Selection for fast growth during the larval life of Atlantic cod *Gadus morhua* on the Scotian Shelf. *Marine Ecology Progress Series* 137(1-3): 25-37. DOI: 10.3354/meps137025

Meynier L. (2004). *Food and feeding ecology of the common dolphin, Delphinus delphis, in the Bay of Biscay: Intraspecific dietary variation and food transfer modelling*. Master thesis, University of Aberdeen, Aberdeen, UK.

Millán M. (1999). Reproductive characteristics and condition status of anchovy *Engraulis encrasicolus* L. from the Bay of Cadiz (SW Spain). *Fisheries Research* 41(1): 73-86.

Miller TJ, Crowder LB, Rice J.A. & Marschall E.A. (1988). Larval size and recruitment mechanisms in fishes: toward a conceptual framework. *Canadian Journal Fisheries and Aquatic Sciences* 45 : 1657–167.

Milton DA., Blaber SJM. & Rawlinson JF. (1995). Fecundity and egg production of four species of short-lived clupeoid from Solomon Islands, Tropical South Pacific. *ICES Journal of Marine Science* 52: 111–125

Molina R. (1972). Contribución al estudio del upwelling frente a la costa noroccidental de la Península Ibérica. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía* 152: 1-39.

Molony B.W. & Choat J.H. (1990). Otolith increment widths and somatic growth-rate - the presence of a time-lag. *Journal of Fish Biology* 37(4): 541-551.

Morales-Nin B. (1987). Métodos de determinación de la edad en los osteictios en base a estructuras de crecimiento. *Informes Técnicos de Investigación Pesquera* 143: 1-30.

Morales-Nin B., Aldanondo N. & Álvarez I. (2010). Age determination of larval and juvenile small pelagics: The importance of a common protocol. *Rapport Commission Internationale pour l'exploration scientifique de la Mer Mediterranee* 39: 598.

Mosegaard H., Svedang H. & Taberman K. (1988). Uncoupling of somatic and otolith growth-rates in arctic char (*Salvelinus alpinus*) as an effect of differences in temperature response. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45(9): 1514-1524. DOI: 10.1139/f88-180

Motos L. (1996). Reproductive biology and fecundity of the Bay of Biscay anchovy population (*Engraulis encrasicolus* L). *Scientia Marina* 60(Suppl. 2): 195-207.

Motos L., Uriarte A. & Valencia V. (1996). The spawning environment of the Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus* L). *Scientia Marina* 60(Suppl. 2): 117-140.

Mulazzani L., Camanzi L. & Malorgio G. (2012). Price formation and geographic market integration: An empirical investigation of Adriatic small pelagic species. *Fisheries Research* 119: 99-107.

Olaso I., Sánchez F. & Piñeiro C.G. (1994). Influence of anchovy and blue whiting in the feeding of northern Spain hake. *ICES CM 1994/P:9*, 14 pp.

Olaso I., Abaunza P., Villamor B., Lago de Lanzós A., Porteiro C., Franco C., Pérez J.R. & Velasco F. (2004). Mackerel egg predation by cannibalism during the spawning season. *ICES CM 2004/DD:13*, 11 p.

Olaso T., Gutierrez J.L., Villamor B., Carrera P., Valdes L. & Abaunza P. (2005). Seasonal changes in the north-eastern Atlantic mackerel diet (*Scomber scombrus*) in the north of Spain (ICES Division VIIIc). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 85(2): 415-418. DOI: 10.1017/S0025315405011343h

Oliveros-Ramos R. & Shin Y.J. (2014). A sequential approach to calibrate ecosystem models with multiple time series data. *AMEMR IV International Conference « Future Challenges »*, 30 June-3 July 2014. Plymouth, UK.

OSPAR (2000). *Quality status report 2000. Region IV: Bay of Biscay and Iberian coast*. OSPAR Commission for the Protection of the Marine Environment of the North-East Atlantic, London.

Otterlei E., Folkvord A. & Nyhammer G. (2002). Temperature dependent otolith growth of larval and early juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua*). *ICES Journal of Marine Science* 59(2): 401-410. DOI: 10.1006/jmsc.2001.1170

Overholtz W.J. (1989) Density-dependent growth in the Northwest Atlantic stock of Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*). *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*. 9: 115-121.

Paillet J., Le Cann B., Serpette A., Morel Y. & Carton X. (1999). Real-time tracking of a Galician Meddy. *Geophysical Research Letters* 26(13): 1877-1880. DOI: 10.1029/1999gl900378

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.

Pannella G. (1980). Growth patterns in fish sagittae. In: *Skeletal growth of aquatic organisms: Biological records of environmental change* (Rhoads D.C. & Lutz R.A., eds.), 519-560. New York. Plenum Press.

Patterson K. (1992). Fisheries for small pelagic species: an empirical approach to management targets. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 2:321-338.

Peltonen H., Luoto M., Pääkkönen J., Karjalainen M., Tuomaala A., Pönni J. & Viitasalo M. (2007). Pelagic fish abundance in relation to regional environmental variation in the Gulf of Finland, northern Baltic Sea. *ICES Journal of Marine Science* 64: 487-495.

Petitgas P., Secor D.H., McQuinn I., Huse G. & Lo N. (2010). Stock collapses and their recovery: mechanisms that establish and maintain life-cycle closure in space and time. *ICES Journal of Marine Science* 67(9): 1841-1848. DOI: 10.1093/icesjms/fsq082

Petitgas P., Grellier P., Duhamel E., Huret M., Massé J. & Doray M. (2012). Variability and controls of otolith growth in the anchovy of the Bay of Biscay. *ICES CM* 2012/J:18, 6 pp.

Petitgas P., Doray M., Huret M., Massé J., & Woillez, M. (2014). Modelling the variability in fish spatial distributions over time with empirical orthogonal functions: anchovy in the Bay of Biscay. *ICES Journal of Marine Science* 71(9): 2379-2389.

Piet G.J. (2002). Using external information and GAMs to improve catch-at-age indices for North Sea plaice and sole. *ICES Journal of Marine Science* 59: 624-632.

Pingree R.D. & Le Cann B. (1989). Celtic and armorican slope and shelf residual currents. *Progress in Oceanography* 23(4): 303-338. DOI: 10.1016/0079-6611(89)90003-7

Pingree R.D. & Le Cann B. (1990). Structure, strength and seasonality of the slope currents in the Bay of Biscay region. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 70(4): 857-885.

Pingree R.D. & Le Cann B. (1992). Anticyclonic eddy X91 in the southern Bay of Biscay, may 1991 to february 1992. *Journal of Geophysical Research* 97(C9): 14353-14367. DOI: 10.1029/92jc01181

Pinto J.S. & Andreu, B. (1957). Echelle pour la caractérisation des phases évolutives de l'ovaire de sardine (*Sardina pilchardus*, Walb.) en rapport avec l'histophysiologie de la gonade. *Proc. Techn. Pap. Gen. Fish. Counc. Mediterr*: 4

Planque B., Bellier E. & Lazure P. (2007). Modelling potential spawning habitat of sardine (*Sardina pilchardus*) and anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in the Bay of Biscay. *Fisheries Oceanography* 16(1): 16-30. DOI: 10.1111/j.1365-2419.2006.00411.x

Plounevez, S., & Champalbert, G. (1999). Feeding behaviour and trophic environment of *Engraulis encrasicolus* (L.) in the Bay of Biscay. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 49(2), 177-191.

Pollard R.T., Griffiths M.J., Cunningham S.A., Read J.F., Perez F.F. & Rios A.F. (1996). Vivaldi 1991: A study of the formation, circulation and ventilation of Eastern North Atlantic Central Water. *Progress in Oceanography* 37(2): 167-192. DOI: 10.1016/s0079-6611(96)00008-0

Popper A.N., Ramcharitar J. & Campana S.E. (2005). Why otoliths? Insights from inner ear physiology and fisheries biology. *Marine and Freshwater Research* 56(5): 497-504. DOI: 10.1071/mf04267

Preciado I., Velasco F. & Olaso I. (2008). The role of pelagic fish as forage for the demersal fish community in the southern Bay of Biscay. *Journal of Marine Systems* 72(1-4): 407-417. DOI: 10.1016/j.jmarsys.2007.04.007

Prouzet, P. & Luro, C. 1991. *Compagne de peche française a l'anchois dans le Golgo de Gascogne en 1990*. Rapport IFREMER-CCPM, 30 pp.

Prouzet P. & Metuzals-Sebedio K.I. (1994). Population structure and reproductive biology: Stock discrimination studies using morphometric and genetic data. In: *Improvement of stock assessment by direct methods, its application to the anchovy (Engraulis encrasicolus) in the Bay of Biscay* (Cendrero O., ed.), 44-58 pp., Final Report of the EC FAR Project 1991-1993, Contract No. MA 2495 EF (mimeo).

Puillat I., Lazure P., Jegou A.M., Lampert L. & Miller P.I. (2004). Hydrographical variability on the French continental shelf in the Bay of Biscay, during the 1990s. *Continental Shelf Research* 24(10): 1143-1163. DOI: 10.1016/j.csr.2004.02.008

Puillat I., Lazure P., Jegou A.M., Lampert L. & Miller P. (2006). Mesoscale hydrological variability induced by northwesterly wind on the French continental shelf of the Bay of Biscay. *Scientia Marina* 70: 15-26.

Radtke, R., & Fey, D. P. (1996). Environmental effects on primary increment formation in the otoliths of newlyhatched Arctic charr. *Journal of Fish Biology* 48(6): 1238-1255. DOI: 10.1111/j.1095-8649.1996.tb01818.x

Ricker, W. E. (1969). Effects of size-selective mortality and sampling bias on estimates of growth, mortality, production, and yield. *Journal of the Fisheries Board of Canada* 26(3): 479-541.

Roel B.A., De Oliveira J.A.A. & Beggs S. (2009). A two-stage biomass model for Irish Sea herring allowing for additional variance in the recruitment index caused by mixing of stocks. *ICES Journal of Marine Science*, 66: 1808-1813.

Rogers J.S., Hare J.A. & Lindquist D.G. (2001). Otolith record of age, growth, and ontogeny in larval and pelagic juvenile *Stephanolepis hispidus* (Pisces : Monacanthidae). *Marine Biology*, 138(5): 945-953. DOI: 10.1007/s002270000521

Roy, C., Cury, P., & Kifani, S. (1992). Pelagic fish recruitment success and reproductive strategy in upwelling areas: environmental compromises. *South African Journal of Marine Science* 12(1): 135-146.

Sánchez, F. (coordinador) (1999). Final Report of Evaluation of demersal resources of Southwestern Europe from standardised groundfish surveys (SESITS). Project, Contract EU, DG XIV Study contract No. 96-029. Instituciones europeas participantes: IEO, IPIMAR, IFREMER

Santos M.B., Pierce G.J., González A.F. & López A. (1997). Dieta do arroás (*Tursiops truncatus*) en Galicia. *Eubalaena* 10: 30-39.

Santos M.B., Pierce G.J., López A., Martínez J.A., Fernández M.T., Ieno E., Porteiro C., Carrera P. & Meixide M. (2004). Variability in the diet of common dolphins (*Delphinus delphis*) in Galician waters 1991-2003 and relationship with prey abundance. *ICES CM 2004/Q*: 9, 29 pp.

Santos M. B., González-Quirós R., Riveiro I., Iglesias M., Louzao M. & Pierce G. J. (2013). Characterization of the pelagic fish community of the north-western and northern Spanish shelf waters. *Journal of fish biology* 83(4): 716-738.

Sanz A. & Uriarte A. (1989). Reproductive cycle and batch fecundity of the Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in 1987. *CalCOFI Rep.*, 30: 127-135.

Sanz, N., García-Marín, J-L., Viñas, J., Roldán, M., & Pla, C. (2008). Spawning groups of European anchovy: population structure and management implications. *ICES Journal of Marine Science* 65: 1635-1644. DOI: 10.1093/icesjms/fsn128

Schismenou E., Tsiaras K., Kourepini M.I., Lefkaditou E., Triantafyllou G. & Somarakis S. (2013). Seasonal changes in growth and condition of anchovy late larvae explained with a hydrodynamic-biogeochemical model simulation. *Marine Ecology Progress Series* 478: 197-209. DOI: 10.3354/meps10178

Solemdal P., & Sinclair M. (1989). Johan Hjort—founder of modern Norwegian fishery research and pioneer in recruitment thinking. *Rapports et Procès-Verbaux des Réunions du Conseil International pour l'Exploration de la Mer* 191: 339-344.

STECF-SGRST. 2008. Report of the Meeting to inform the Commission on a long-term management plan for the stock of anchovy in the Bay of Biscay (ICES Subarea VIII). Held in Hamburg, 14–18 April 2008.

STECF (2013) Scientific, Technical and Economic Committee for Fisheries. Advice on the Harvest Control Rule and Evaluation of the Anchovy Plan COM(2009) 399 Final (STECF-13-24). Publications Office of the European Union, Luxembourg, EUR 26326 EN 2013, 71 pp.

STECF (2014) Scientific, Technical and Economic Committee for Fisheries. Evaluation /Scoping of Management plans - Data analysis for support of the impact assessment for the management plan of Bay of Biscay anchovy (COM(2009)399 final).(STECF-14-05). 2014. Publications Office of the European Union, Luxembourg, EUR 26611 EN, JRC 89792, 128 pp.

Swartzman G. (1997). Analysis of the summer distribution of fish schools in the Pacific Eastern Boundary Current. *ICES Journal of Marine Science* 54 (1): 106–116.

Takasuka A., Aoki I. & Mitani I. (2003). Evidence of growth-selective predation on larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in Sagami Bay. *Marine Ecology Progress Series* 252: 223-238. DOI: 10.3354/meps252223

Trippel E.A. (1995). Age at maturity as a stress indicator in fisheries. *BioScience* 45(11): 759-771.

Tudela S. & Palomera I. (1995). Diel feeding intensity and daily ration in the anchovy *Engraulis encrasicolus* in the northwest Mediterranean Sea during the spawning period. *Marine Ecology Progress Series* 129: 55-61.

Tudela S. & Palomera I. (1997). Trophic ecology of the European anchovy *Engraulis encrasicolus* in the Catalan Sea (northwest Mediterranean). *Marine Ecology Progress Series* 160: 121-134.

Uriarte A., Prouzet P. & Villamor B. (1996). Bay of Biscay and Ibero Atlantic anchovy populations and their fisheries. *Scientia Marina* 60(Suppl. 2): 237-255.

Uriarte A., Sagarminaga Y., Scalabrin C., Valencia V., Cermeno C., de Miguel E. & Gómez Sanchez J.A. (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, 45 p.

Uriarte A. (2002). *Descripción y validación de la metodología de determinación de la edad en la anchoa del golfo de Vizcaya mediante el examen de sus otolitos y estudio de su crecimiento anual. Documento interno AZTI, Pasaia, Basque Country, Spain.*

Uriarte A., Blanco M., Cendrero O., Grellier P., Millán M., Morais A. & Rico I. (2002). *Report of the Workshop on anchovy otoliths from subarea VIII and division IXa. Annex to PELASSES report EU study Project -EC DG XIV Contract n°99/010 and Working Document to the ICES Working Group on the assessment of Mackerel, Horse Mackerel, Sardine and Anchovy, Copenhagen.*

Uriarte A., Dueñas C., Duhamel E., Grellier P., Rico I. & Villamor B. (2006). *Anchovy otolith workshop: Working document to the 2007 ICES planning group on commercial catch, discards and biological sampling. 14- 15 November 2006, AZTI, Pasaia. Basque Country, Spain.*

Uriarte A., Rico I., Villamor B., Duhamel E., Dueñas C., Aldanondo N. & Cotano U. (2016). Validation of age determination using otoliths of the European anchovy (*Engraulis encrasicolus*, L.) in the Bay of Biscay. *Marine and Freshwater Research* 67(7): 951-966. DOI: 10.1071/MF15092.

Valdés L., Alvarez-Ossorio M.T., Lavín A., Varela M. & Carballo R. (1991). Ciclo anual de parámetros hidrográficos, nutrientes y plancton en la plataforma continental de La Coruña (NO, España). *Boletín del Instituto Español de Oceanografía* 7(1): 91-138.

Valdés L., Beaugrand G., Harris R., Irigoien X., López-Urrutia A., Moral M. & Planque B. (2001). Seasonal dynamics and year-to-year variability (1991-1999) of *Calanus helgolandicus* and *Acartia clausi* in the Bay of Biscay and Celtic Sea. *ICES Symposium on Hydrobiological variability in the ICES Area. Edinburgh (UK) (August 2001).*

Váldez L., López-Urrutia A., Cabal J., Álvarez-Ossorio M., Bode A., Miranda A., Cabanas M., Huskin I., Anadon R., Alvarez-Marques F., Llope M. & Rodriguez N. (2007). A decade of sampling in the Bay of Biscay: What are the zooplankton time series telling us? *Progress in Oceanography* 74(2-3): 98-114. DOI: 10.1016/j.pocean.2007.04.016

Valencia V., Franco J., Borja A. & Fontán A. (2004). Hydrography of the southeastern Bay of Biscay. In: *Oceanography and marine environment of the Basque Country* (Borja A. & Collins M., eds.), 159-194, Amsterdam, The Netherlands, Elsevier.

Vaz, S. & Petitgas, P. (2002). Study of the Bay of Biscay anchovy population dynamics using spatialised age-specific matrix models. *ICES CM 2002/O:07*.

Venables W. N. & Ripley B. D. (2002). *Modern applied statistics with S*. 4th ed. New York, EEUU, Springer-Verlag.

Venables W. & Dichmont C. (2004). GLMs, GAMs and GLMMs: an overview of theory for applications in fisheries research. *Fisheries Research* 70: 315-333.

Victor B. C. (1986). Larval settlement and juvenile mortality in a recruitment-limited coral reef fish population. *Ecological Monographs* 56: 145-160.

Villamor B., González-Pola C., Lavín A., Valdés L., Lago De Lanzós A., Franco C., Cabanas J.M., Bernal M., Hernandez C., Carrera P., Porteiro C. & Alvarez E., (2004). Distribution and survival of larvae of mackerel (*Scomber scombrus*) in the North and Northwest of the Iberian Peninsula, in relation to environmental conditions during spring 2000. *ICES CM 2004/ J: 07*, 34 pp.

Villamor B., Abaunza P., Petitgas P., Massé J. & Uriarte A. (2007). Bay of Biscay anchovy: a resource in crisis. *ICES Insight* 44: 9-10.

Villamor B., & Uriarte, A. (2015) Otolith Exchange Results of European Anchovy (*Engraulis encrasicolus*) 2014. *Working document to WGBIOP*, Fuengirola (España), 7-11 Septiembre 2015.

Villamor B., Landa J., Antolínez A., Barrado J., Dueñas C., Hernández C., Meijide M., Navarro M.R. & Riveiro I. (2015). Age determination procedures for pelagic and benthic species from ICES area in Spanish Institute of Oceanography (IEO). *Documento interno IEO*. Repositorio IEO <http://hdl.handle.net/10508/9095>

Waldron M.E. & Kerstan M. (2001). Age validation in horse mackerel (*Trachurus trachurus*) otoliths. *ICES Journal of Marine Science* 58(4): 806-813. DOI: 10.1006/jmsc.2001.1071

Whitehead P. J. P., Nelson G. J. & Wongratana T. (1988). *FAO species catalogue: an annotated and illustrated catalogue of the Herrings, Sardines, Pilchards, Sprats, Shads, Anchovies and Wolf-Herrings*. Food & Agriculture Org. Roma.

Wood SN (2001) *mgcv*: GAMs and generalized ridge regression for R. *R News*. 1: 20–25.

Wood S.N. & Augustin N.H. (2002). GAMs with integrated model selection using penalized regression splines and applications to environmental modelling. *Ecological Modelling* 157: 157–177.

Wood S.N. (2006). *Generalized Additive Models: An Introduction with R*. Boca Ratón, Florida, USA, CRC/Chapman & Hall.

Wooster W.S., Bakun A. & McLain D.R. (1976). The seasonal upwelling cycle along the eastern boundary of the North Atlantic. *Journal of Marine Research* 34: 131-141.

Wright P. J., Metcalfe N. B. & Thorpe J. E. (1990). Otolith and somatic growth rates in Atlantic salmon parr, *Salmo salar* L: evidence against coupling. *Journal of Fish Biology* 36(2): 241-249.

Wright P. J. (1991). The influence of metabolic rate on otolith increment width in Atlantic salmon parr, *Salmo salar* L. *Journal of Fish Biology* 38(6): 929-933.

Zarraonaindia I., Iriondo M., Albaina A., Angel Pardo M., Manzano C., Grant W.S., Irigoien X. & Estonba A. (2012). Multiple SNP markers reveal fine-scale population and deep phylogeographic structure in european anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.). *PLoS ONE* 7(7). DOI: 10.1371/journal.pone.0042201

Zwolinski J.P., Emmet R.L. & Demer D.A. (2011). Predicting habitat to optimize sampling of Pacific sardine (*Sardinops sagax*). *ICES Journal of Marine Science* 68 (Suppl. 5): 867–879.

Zuur A.F, Ieno E.N. & Smith G.M. (2007). *Analysing ecological data*. New York, USA, Springer.

Zuur A.F., Ieno E.N., Walker N.J., Saveliev A.A . & Smith G.M. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Berlin, Germany, Springer.

Zuur A.F, Ieno E.N, Elphick S. (2010). A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution* 1: 3–14.