UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS DE GRAN CANARIA
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA

*Aportación al conocimiento de la biología del
chicharro (*Trachurus picturatus*, Bowdich (1825);
PISCES, CARANGIDAE) en aguas de las Islas
Canarias*

RICARDO CUSCÓ MARÍN

LAS PALMAS DE GRAN CANARIA

2015

Fotografías de cubierta:

© Nasa.gov

© J.J.Castro

© IOCAG

© R. Cuscó

*A mis padres,
que me enseñaron el valor del trabajo.*

*A mi abuelo,
por despertar mi pasión por el mar.*

Agradecimientos

- ∞ Al Dr. José Juan Castro, que confió en mí y me guió en este proyecto que después de muchas vicisitudes llega a su fin. Gracias por animarme a empezar y por empujarme a cerrarlo. Has sido un ejemplo para mí como persona y un referente como investigador.
- ∞ A la Fundación Universitaria y a la Consejería de Pesca, por concederme una beca Innova y una beca de proyecto, sin los que este trabajo no hubiera sido posible.
- ∞ Al Dr. Pedro Sosa, por poner los medios para poder llevar a cabo la parte de genética y a los miembros de su equipo, Miguel González y Francisco Batista, que me echaron una mano con tantas y tantas dudas.
- ∞ Al Dr. Ángelo Santana, que siempre me tendió una mano con los análisis de los análisis...
- ∞ A la Dr. Pilar Jiménez, por ayudarme con las preparaciones histológicas, y tantas otras cosas. Por el apoyo y tener siempre una sonrisa contagiosa.
- ∞ Al equipo de pesquerías de 2001, a Ana Teresa, Conchi, Yeray, Unai, Gustavo, José Luís, Kati, Vicente, Aldo, Vanesa... ¡que pedazo de equipo!
- ∞ Un recuerdo especial para Arón. Espero que estés orgulloso desde allí donde estés. Siempre te recuerdo con mucho cariño.
- ∞ Un abrazo grande para la Dra. Ana Fazeres, siempre estuviste ahí para aconsejarme, charlar y compartir penas y alegría. Eres una amiga de verdad.
- ∞ Al Dr. Eduardo Almonacid, que fue un ejemplo para mí de constancia y trabajo, y siempre dispuesto a darme conversación y hacerme reír. Espero que me recuerdes desde tu Chile. Tengo pendiente hacerte una visita y comer el famoso 'mote con huesillo' que siempre me decías.
- ∞ A Álex Redondo y a Pep, por las risas en la puerta del despacho.
- ∞ A Pili, 'la valenciana' que me hacías súper amenas las tardes con tus visitas al laboratorio.
- ∞ Al personal de conserjería, siempre dispuestas a darme un poco de conversación en esas largas tardes de trabajo.

- ∞ A Avelina, la bibliotecaria que siempre me consiguió todo lo que le pedí. Un ejemplo de dedicación.
- ∞ A Esteban y a Marina de cuando trabajaba en el Hotel Fataga haciendo horas extras, por las traducciones de los artículos rusos.
- ∞ Al Dr. Luís de Vera, por tu ayuda como 'primer lector' del primer capítulo que escribí.
- ∞ A todos los que me habéis echado una mano en algún momento u otro, y que después de tanto tiempo, y días de dormir poco, no logro recordar. Disculpadme.
- ∞ A mi hermana y mis sobrinos, con todo mi cariño.
- ∞ A mi madre, que hizo posible todo esto. Me trajo a Canarias para que cumpliera todos mis sueños y supo dejarme volar...aunque no le guste. Gracias mamá, lo que soy hoy es lo que tu sembraste en mí. Espero que estés orgullosa.
- ∞ Ana, gracias por apoyarme y animarme estos últimos meses. Sé que he sido un auténtico muermo...recuperaremos el tiempo perdido. Disculpa cuando no estuve fino...y gracias por revisar la bibliografía.

índice

Resumen	1
1. <u>Introducción general</u>	3
1.1. <i>Importancia económica</i>	4
1.2. <i>Problemática y objetivos principales</i>	9
1.3. <i>Descripción de la especie</i>	10
1.3.1. <i>Descripción morfológica</i>	
1.3.2. <i>Hábitos y distribución</i>	11
1.3.3. <i>Presencia de otros congéneres en el área Canaria</i>	12
1.3.4. <i>Origen y posición taxonómica</i>	13
2. <u>Análisis morfométrico y merístico</u>	
2.1. <i>Introducción</i>	19
2.2. <i>Material y método</i>	21
2.2.1. <i>Toma de datos</i>	
2.2.2. <i>Análisis estadístico</i>	23
2.3. <i>Resultados</i>	27
2.3.1. <i>Análisis morfométrico univariante</i>	
2.3.2. <i>Análisis morfométrico multivariante</i>	32
2.3.3. <i>Análisis merístico</i>	36
2.4. <i>Discusión</i>	39
3. <u>Crecimiento</u>	
3.1. <i>Introducción</i>	45
3.2. <i>Material y métodos</i>	48
3.3. <i>Resultados</i>	52
3.3.1. <i>Descripción de los otolitos y asignación de edades</i>	
3.3.2. <i>Progresión modal de frecuencias</i>	64
3.3.3. <i>Relaciones de talla</i>	68
3.4. <i>Discusión</i>	69
4. <u>Reproducción</u>	
4.1. <i>Introducción</i>	77
4.2. <i>Material y métodos</i>	81
4.3. <i>Resultados</i>	
4.3.1. <i>Proporción de sexos</i>	85
4.3.2. <i>Periodo de freza</i>	87

4.3.3. Talla de primera madurez sexual	91
4.3.4. Índice hepático	93
4.3.5. Relación talla-peso	97
4.3.6. Factor de condición	99
4.3.7. Análisis histológico	103
4.4. Discusión	109
5. <u>Composición de la dieta y hábitos alimentarios</u>	
5.1. Introducción	115
5.2. Material y métodos	117
5.3. Resultados	120
5.4. Discusión	130
6. <u>Análisis isoenzimático</u>	
6.1. Introducción	137
6.2. Material y métodos	142
6.3. Resultados	146
6.4. Discusión	150
7. <u>Discusión general</u>	157
8. <u>Conclusiones</u>	162
9. <u>Bibliografía</u>	167

Resumen

A pesar de la importancia del chicharro en las Islas Canarias, apenas existen trabajos que versen sobre su biología. En este estudio se presenta una primera aportación al conocimiento de los parámetros biológicos de *Trachurus picturatus* en las Islas Canarias, entre los años 2000 y 2002, diferenciando entre las diferentes islas de muestreo.

El análisis morfométrico y merístico muestra que existen diferencias entre La Palma y Gran Canaria, en el número de branquiespinas del primer arco branquial, en las longitudes cefálica, mandibular y ventral, así como en la altura anal.

El crecimiento de esta especie es isométrico, encontrándose individuos de hasta 7 años, pero predominando en la pesquería los individuos juveniles. El crecimiento es relativamente rápido en los primeros dos años de vida, y luego se ralentiza.

Trachurus picturatus es un reproductor asincrónico, con un periodo de puesta prolongado de enero a abril. La talla de primera madurez sexual se alcanza a los 22,4 cm. para las hembras y a los 24,8 cm. en los machos.

La dieta de *Trachurus picturatus* mostró que es un predador carnívoro de hábitos principalmente zooplanctófagos, cuyas presas más comunes son pequeños peces y eufausiáceos. Su dieta se adapta a la disponibilidad del medio y varía en función de la talla.

El análisis isoenzimático, comparando muestras de las islas de Gran Canaria, La Palma y Lanzarote, mostró homogeneidad genética, no pudiéndose rechazar la hipótesis de que esta especie presente una estructura de población panmíctica.

Sin embargo, los parámetros biológicos, indican que existe una adaptación fenotípica a las características geomorfológicas y oceanográficas propias de cada unidad insular.

PALABRAS CLAVE: *Trachurus picturatus*, chicharro, Canarias.

1. - Introducción general

1. Introducción

El género *Trachurus* (Pisces; Perciformes; Teleostei; Carangidae), al que pertenecen los peces óseos conocidos comúnmente como jureles o chicharros, se halla representado en casi todos los mares templados, tropicales y subtropicales del Planeta y la mayor parte de sus especies son objeto de intensa explotación. Esta situación plantea la necesidad de conocer en profundidad su biología, no sólo en relación a sus pesquerías sino también por su importancia en los ecosistemas marinos.

1.1. Importancia económica

La abundancia de las especies de este género en el planeta es muy importante, hallándose como sujeto en las estadísticas de captura que proporciona la Organización para la Alimentación y Agricultura de Naciones Unidas (FAO) al menos 10 de las catorce especies de jurel reconocidas en este momento. La captura total de todas estas especies ha ido aumentando sustancialmente desde 1950 hasta 1995, dónde se obtuvieron un total de 10.995.000 toneladas, de las que un 46% fue *T. murphyi*, descendiendo hasta las 1.380.000 ton en el año 2013, como se ilustra en la figura 1.1. Además, cuatro de estas especies se encuentran entre las 100 más abundantes de todos los organismos acuáticos usados en las estadísticas de la FAO en el año 2013. Entre éstos *T. murphyi* ocupó el octavo lugar, *T. capensis* el vigésimo octavo, *T. japonicus* el trigésimo noveno y *T. trachurus* el quincuagésimo séptimo. (Los datos de captura han sido obtenidos de la página web de FAO, (www.fao.org), mediante el programa FishStatJ (FAO, 2013).

Sin embargo, en el caso de la especie objeto de estudio, se hace difícil seguir la evolución de sus capturas y conocer su abundancia relativa. Esto se debe principalmente a la tendencia de englobar con el nombre genérico *Trachurus spp.*, a varias especies de características morfológicas similares y cuyas áreas de distribución se solapan. Éste es precisamente el caso de *T. picturatus*, que coincide en su área de distribución con *T. trachurus* y *T. mediterraneus*.

Por un lado, los datos suministrados por FAO correspondientes al área gestionada por la Comisión de Pesca del Atlántico Centro Este, (CECAF: 'Fishery Committee for the Eastern Central Atlantic'), en la que se encuentran las Islas Canarias (véase mapa 1), usan la denominación genérica *Trachurus spp.* Los datos presentados de esta forma genérica solamente nos dan una idea de la importancia total de la captura, sin que se conozca cual es la proporción de cada especie. En la figura 1.3 se puede apreciar como la captura de *Trachurus spp.* en la totalidad del área 34 alcanzó 540.000 ton. en 1980, y ha sufrido importantes fluctuaciones descendiendo hasta 137.000 ton. en el año 1997, y ascendiendo de nuevo hasta las 574.000 toneladas de 2010. Si nos restringimos a la subárea 34.1.2 (véase mapa 2), en la que se encuentra el Archipiélago Canario, la captura ascendió a 18.800 ton. en el año 1975, debido principalmente a la flota arrastrera soviética, y ha ido descendiendo hasta las 620 ton. capturadas en 2003. La captura de la flota española fue de tan solo 55 ton. en 2003, mientras que Portugal extrajo 570 ton. en ese mismo periodo.

Figura 1.1. Evolución de las capturas mundiales de las especies del genero *Trachurus* según FAO.

El único país que distingue la captura de *T. picturatus* en sus estadísticas es Portugal, que explota este recurso en las áreas gestionadas por la Comisión Internacional para la Exploración de los Océanos (ICES: 'International Council for the Exploration of the Seas'), correspondientes al área 27 de FAO, así como en el área 34.1.1 de la CECAF. La evolución de las capturas de Portugal (figura 1.2), que ascendió a más de 5.600 toneladas en 2010, muestra un patrón similar al de *Trachurus spp.* en el área 34 de FAO y al de otros congéneres, como *T.*

japonicus y *T. trachurus*, mostrando fluctuaciones anuales importantes y oscilaciones mayores aproximadamente cada década.

Mapa 1. Áreas 34 y 27 de FAO.

Mapa 2. Subáreas X y IXa de ICES y Subáreas 34.1.1 y 34.1.2 de CEECAF.

Figura 1.2. Capturas de *T. picturatus* correspondientes a Portugal.

Figura 1.3. Evolución de las capturas de *Trachurus spp.* en el área FAO 34 o CECAF.

En las Islas Canarias, donde *T. picturatus* se ha halla sometido a explotación pesquera por parte de la flota artesanal mediante artes de cerco, constituyendo un importante recurso para la economía local, resulta difícil obtener datos fiables de captura. Se pueden hallar estimaciones de su biomasa potencial a través de campañas oceanográficas realizadas en la zona Canaria, mediante métodos de evaluación acústica, variando mucho las estimaciones en función de la extensión geográfica de las campañas, el arte de pesca empleado en las prospecciones, la profundidad y el número de prospecciones realizadas, así como la época del año en

que se realizó la exploración. Mientras en la campaña realizada por el buque oceanográfico 'Cornide de Saavedra' se estimó un valor de 17.000 ton. en el año 1982 para la zona económica exclusiva canaria, Bordes et al. (1997) estimaron la presencia de unas 2.000 ton. en 1997 en el área de plataforma de las Islas Orientales, y Ramos et al. (2001) calcularon la presencia de unas 420 ton. en el año 1999 sobre la plataforma de todo el Archipiélago. Más recientemente, Jurado-Ruzafa, 2012, señalan que las capturas de *Trachurus picturatus* supusieron el 15% del total de las capturas de pequeños pelágicos, y Santa María et al. (2009) publicaron recientemente la evolución de las capturas registradas por el Centro Oceanográfico de Canarias en la isla de Tenerife, en donde muestran su evolución mensual entre 2001 y 2008. Alcanzándose 56 toneladas en julio de 2002.

Además, no hay que olvidar que es uno de los principales componentes de la dieta de otras especies de fuerte repercusión económica, como el bonito listado (*Katsuwonus pelamis*), hacia el que existe una pesca dirigida en las Islas (Ramos, 1992; Olaso et al., 1993).

1.2. Problemática y objetivos principales

El 76% de los caladeros tradicionales de pesca del planeta se encuentran agotados o sobrexplotados (FAO, 2004). En este sentido, Canarias no es una excepción a este problema mundial, ya que el continuo crecimiento de la extracción de sus recursos pesqueros ha llevado a muchas especies a una situación de sobrexplotación (Pajuelo y Lorenzo, 1995; 1996; Hernández-García et al, 1998; Mancera-Rodríguez, 2000). Esto ha obligado a la Administración Autónoma a tomar medidas de gestión orientadas a la conservación de estos recursos, como son el establecimiento de, entre otras medidas, tallas mínimas para algunas especies, la prohibición o restricción de uso de determinados artes de pesca y la creación de zonas protegidas total o parcialmente.

Sin embargo, la aplicación eficaz de estas medidas requiere un conocimiento exhaustivo de la biología de las especies explotadas y una definición clara de cuáles son las unidades biológicas sobre las que se realiza la extracción, de forma que exista un balance adecuado entre lo que se extrae y lo que permanece en el tiempo de forma natural.

En el caso de la especie objeto de estudio, a pesar de su importancia económica y del lugar que ocupa dentro del ecosistema marino canario, dónde las pesquerías de túnidos se relacionan directamente con la presencia en el Archipiélago de peces pelágicos costeros, resulta muy escasa la información biológica existente, tanto en esta región, como en el resto de su área de distribución, lo que hace necesario abordar estudios que permitan afrontar su correcta gestión pesquera.

Con este propósito, y dentro de la línea de investigación seguida por el grupo de Pesquerías del Departamento de Biología de la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, en la que se estudió la posible existencia de unidades biológicas o 'stocks' de diferentes especies de peces de interés comercial dentro del Archipiélago, el autor del presente trabajo encontró la necesidad de aportar un mayor conocimiento sobre la biología y la estructura de las poblaciones de chicharro en las Islas Canarias, haciendo hincapié en los principales aspectos que permiten gestionar sus pesquerías.

1.3. Descripción de la especie

1.3.1. Descripción morfológica

Trachurus picturatus (Bowdich, 1825), es un pez óseo de cuerpo simétrico, alargado y ligeramente comprimido, aletas pectorales en posición torácica formadas por un radio duro y cinco radios blandos, grandes ojos con párpados bien desarrollados y boca situada en posición terminal con mandíbulas moderadamente desarrolladas. Posee una aleta dorsal separada en dos, la primera formada por ocho

radios duros y la segunda por un radio duro seguido de 30-35 radios blandos mientras que la aleta anal está formada por dos radios duros separados del resto de la aleta, seguidos de un radio duro y entre 27 y 30 radios blandos. El borde de la aleta caudal es cóncavo. Posee escamas pequeñas de tipo cicloideo cubriendo todo su cuerpo excepto una pequeña región bajo las aletas pectorales. Estas escamas se hallan modificadas formando escudetes a lo largo de la línea lateral, cuya curvatura es característica del género, variando su número entre 93 y 100. Posee también una línea lateral accesoria que termina bajo el sexto al décimo radio blando de la aleta dorsal (figura 1.3.1).

Muestra una pequeña mancha negra en el borde del opérculo, y en la parte superior del cuerpo es de color gris más o menos oscuro con brillos verdes, mientras que los dos tercios inferiores suelen ser más pálidos y con brillos plateados. Se acepta comúnmente que no alcanza tallas superiores a 60 cm. (Smith-Vaniz y Berry, 1981).

Fig.1.3.1. Fotografía de un ejemplar de *Trachurus picturatus*.

1.3.2. Hábitos y distribución

T. picturatus es conocido comúnmente en Canarias, Azores y Madeira como chicharro, es un pez de hábitos pelágico-costeros que vive hasta una profundidad de 370 metros (Lloris y Moreno, 1995), alimentándose principalmente de componentes del plancton y pequeños peces y cefalópodos. Se distribuye en el Atlántico Oriental

desde el Golfo de Vizcaya hasta Mauritania, y en la mitad occidental del Mediterráneo (Smith-Vaniz y Berry, 1981), hallándose asociado a la plataforma, tanto en áreas continentales como insulares de Canarias, Azores y Madeira, así como a bancos y montañas submarinas (Shaboneyev y Ryazantseva, 1977; Zenkin y Ryazantseva, 1987; Durán Muñoz y Román Marcote, 2000; Fock et al, 2002).

Aunque se le describe habitualmente como una especie susceptible de realizar grandes migraciones, se desconocen las posibles rutas y zonas de freza, existiendo poca información respecto a la distribución de sus huevos, que son habitualmente confundidos con los de *T. trachurus*.

1.3.3. Presencia de otros congéneres en el área Canaria

En el área Canaria se han descrito otras dos especies del género, *T. trachurus* y *T. mediterraneus*, que aparecen de forma más esporádica y que, pesar de estar perfectamente caracterizadas, son confundidas en muchas ocasiones con *T. picturatus*, sobretodo en el caso de individuos juveniles.

Este hecho se debe a la confusión existente a la hora de diferenciar entre las tres especies al resultar visualmente muy parecidas morfológicamente. El rasgo más fácilmente identificable para discernir entre las tres es la longitud de su línea lateral accesoria, que termina entre el 23 y el 31 radio blando de la aleta dorsal para *T. trachurus*, entre el octavo radio duro y el tercer radio blando en *T. mediterraneus* y entre el sexto y el décimo radio blando en *T. picturatus* (fig.1.3.3), aunque presentan otras diferencias en forma, color, tamaño y en aspectos merísticos. A pesar de su parecido, las tres especies ocupan nichos tróficos distintos al habitar a distintas profundidades (Lloris & Moreno, 1995), y estudios genéticos han demostrado que se trata de especies diferenciadas sin posibilidad de hibridación entre ellas (Soriano & Sanjuán, WD 1997)

Fig. 1.3.3. Esquema de la posición en que termina la línea lateral accesoria en los tres congéneres: *Trachurus mediterraneus*, *T. picturatus* y *T. trachurus*.

1.3.4. Origen y posición taxonómica

La posición taxonómica de *T. picturatus* y las relaciones filogenéticas existentes entre las especies del género *Trachurus* presentan aún cierta controversia en la comunidad científica (Ben Salem, 1995; Berry and Cohen, 1972; Kairaskou *et al.*, 2003; Kijima *et al.*, 1988; Oyarzún, 1998; Poulin *et al.*, 2004; Shaboneyev, 1981; Stepien and Rosenblatt, 1996; Suda *et al.*, 1995)

En las revisiones más recientes, (Eschmeyer, 2003) se reconocen las siguientes quince especies (fig.1.3.4.) para este género, aunque *T. longimanus* podría ser un sinónimo de *T. picturatus*, como reconoce este mismo autor coincidiendo con Smith-Vaniz, (1990) y Necrassov, (1994).

Trachurus capensis Castelnau, 1861

T. declivis (Jenyns, 1841)

T. delagoa Necrassov, 1970

T. indicus Necrassov, 1966

T. japonicus (Temminck et Schlegel, 1844)

T. lathami, Nichols, 1920

T. mediterraneus (Steindachner, 1868)

T. murphyi Nichols, 1920

T. novaezelandiae Richardson, 1843

T. picturatus (Bowdich, 1825)

T. ponticus Aleev, 1956

T. symmetricus (Ayres, 1855)

T. trachurus (Linnaeus, 1758)

T. trecae Cadenat, 1949

T. longimanus (Norman, 1935)

Fig. 1.3.4. Distribución del género *Trachurus* en el Mundo. Mapa de Cárdenas *et al.* 2005.

La taxonomía del género *Trachurus* fue estudiada por primera vez por Nichols (1920; 1940), que identificó 12 especies y sugirió una clasificación en tres razas geográficamente aisladas (*trachurus*, *mediterraneus* y *picturatus*). Posteriormente, tras algunas revisiones (Blanc and Bauchot, 1961; Berry and Cohen, 1972; Necrassov, 1976), Shaboneyev (1981) propone una nueva clasificación compuesta por once especies y seis subespecies que divide en tres grupos sin valor taxonómico, basándose en su origen común y en la similitud de características morfoecológicas. Los denomina 'trachurus', 'picturatus' y 'mediterraneus', y agrupa a las especies *Trachurus trachurus trachurus*, *T. t. capensis*, *T. novazelandiae*, *T. delagoa*, *T. japonicus* y *T. declivis* en el primero, a *T. picturatus*, *T. symmetricus murphyi* y *T. s. symmetricus* en el segundo y a *T. mediterraneus mediterraneus*, *T. M. ponticus*, *T. trecae*, *T. indicus*, y *T. lathamii* en el tercero.

Según este mismo autor, el origen del género *Trachurus* cabe buscarlo en un ancestro del género *Selar* en el Mar Thetis, hoy día el Mediterráneo, que evolucionó de su forma nerítica a otra pelágica, adaptándose para adquirir las características necesarias en ese nuevo medio. Dentro de este patrón evolutivo, el grupo más primitivo sería el 'mediterraneus' y el más avanzado el 'picturatus', quedando en un punto intermedio el grupo 'trachurus'.

Para ratificar las hipótesis evolutivas de Shaboneyev, Ben Salem (1988, 1995) y Ben Salem y Ktari (1992) utilizaron una aproximación numérica más teórica basada en 13 rasgos morfológicos externos con el fin de establecer una reconstrucción filogenética del grupo, y más recientemente Kairaskou *et al.* (2003) y Cárdenas *et al.* (2005) han desarrollado técnicas genéticas.

Cárdenas *et al.*, comparan segmentos de ADN mitocondrial y ADN ribosómico 16S de *T. trachurus*, *T. picturatus* y *T. mediterraneus*, y encuentran que las últimas dos especies están más próximas entre sí. Además, sugieren que el origen de estas tres

especies se halla el estrecho de Gibraltar hace entre dos y cinco millones de años, separándose en el Plioceno.

Más recientemente, Cárdenas *et al.* (2005), usando segmentos de ADN mitocondrial y un total de once especies del género, encuentran que existen cinco grupos diferenciados: (1) las especies del Suroeste del Pacífico *T. japonicus*, *T. novaezelandiae* y *T. declivis*, (2) *T. mediterraneus*, (3) las especies atlánticas *T. lathami* y *T. trecae*, (4) las especies del Atlántico oriental *T. trachurus* y *T. capensis* y (5) el grupo formado por las especies del Pacífico oriental *T. murphyi* y *T. symmetricus* y una del Atlántico oriental, *T. picturatus*.

Además, estos mismos autores confirman el origen propuesto por Shaboneyev situándolo en el Mar Thetys hace 18.4 millones de años (m.a.), en contraposición a lo propuesto por Kairaskou *et al.* (2003), e identifican dos períodos máximos de diversificación, el primero situado entre 18.4 m.a. y 15 m.a., probablemente relacionado con la división del Mar Thetys, y que conformaría los cinco grupos, y el segundo situado entre 8.4 m.a. y la actualidad, que dio lugar a las distintas especies que existen hoy en día. Asimismo, confirman al grupo 'picturatus' como el más avanzado, por poseer un número mayor de sinapomorfismos, y encuentran que empezó a divergir hace entre 7.7 y 9.2 m.a., a partir de parte del stock más occidental del Mar Thetys que se adentro en el Atlántico para adaptarse hasta formar la actual especie *T. picturatus*, mientras que parte de este grupo cruzaría el Atlántico pasando por el Istmo de Panamá, entonces sumergido, hasta el Océano Pacífico hasta conformar las actuales especies *T. symmetricus* y *T. murphyi*, hace entre 2.7 - 3.3 m.a.

Sin embargo, los resultados de Cárdenas difieren de los de Shaboneyev al colocar a *T. mediterraneus* como único miembro del grupo 'mediterraneus', y sitúan a *T. picturatus* más lejos de esta especie que de ninguna de las 11 analizadas, contradiciendo lo propuesto por Karaïskou *et al.* (2003).

Capítulo 2. - Análisis morfométrico y merístico

1.- Introducción

Los estudios morfométricos y merísticos han sido ampliamente utilizados en la caracterización taxonómica de las especies y, más recientemente, se vienen utilizando en la determinación de estructuras poblacionales y de stocks, junto con los estudios genéticos, parasitológicos y aquellos que exploran diferencias en los principales parámetros biológicos (época reproductiva, áreas de freza, tasas de crecimiento, etc.) (Guerra-Sierra y Sánchez-Lizaso, 1998; Caldryn, 2005; Diwivedi y Dubey, 2013)

El amplio rango de distribución de esta especie, habitando masas de agua de características muy heterogéneas, unida a sus hábitos neríticos (aquellos asociados a la costa al hallarse sobre la plataforma continental o sobre el talud hasta una profundidad de 200 metros), hacen suponer la existencia de distintas subpoblaciones aisladas con un mayor o menor intercambio genético entre ellas, en función de la distancia que las separe y de las características topográficas e hidrodinámicas de la zona (Shaboneyev y Kotlyar, 1979).

Por otro lado, la alta fecundidad de esta especie y su gran capacidad natatoria, que le permite realizar importantes migraciones tanto verticales como horizontales (Lloris y Moreno, 1995), son factores que hacen pensar en una estructura homogénea, lo que supondría la existencia de una única población desde el punto de vista genético. Esta conclusión coincidiría con lo que se ha observado en muchos casos en el medio pelágico, dónde muchos organismos con excepcionales capacidades migratorias y dispersivas, unidas a altas fecundidades y grandes potenciales reproductivos, presentan una ausencia de heterogeneidad genética significativa, incluso entre océanos (Graves 1998, Graves *et al.*, 1984).

Son muy escasas las referencias sobre la estructura de las poblaciones de chicharro desde el punto de vista morfométrico y merístico. Shaboneyev y Ryazantseva (1977), basándose en doce características morfológicas analizadas, propusieron que la estructura de las poblaciones de *Trachurus picturatus* del Atlántico Oriental es muy compleja, con diversas variaciones entre las diferentes áreas de distribución. Estos autores establecieron que los chicharros que habitan aguas de la plataforma africana constituyen un grupo diferenciado del resto de grupos oceánicos, siendo los chicharros que habitan aguas de Canarias y de Azores morfológicamente más próximos. En este mismo sentido, Bukatin *et al.* (1981) observaron

diferencias importantes en nueve características morfométricas plásticas (entre las que se encuentran: el diámetro del ojo, la longitud de la cabeza, las longitudes preanal, preventral y predorsal y la longitud del primer tramo de la línea lateral) entre los grupos de los archipiélagos de Azores, Canarias y la plataforma africana, así como diferencias bioquímicas.

Otras publicaciones relacionadas con la morfometría comparan a *Trachurus picturatus* con otros congéneres, pero no buscan posibles variaciones locales, y su objetivo es más bien delimitar las características discriminatorias de cada especie (Shaboneyev, 1981; Smith-Vaniz, 1986; Bauchot, 1992; Casaponsa, 1993).

Hay que buscar en especies del mismo género, como *Trachurus japonicus*, *T. trachurus*, *T. mediterraneus*, *T. murphyi*, mucho mejor estudiadas, para encontrar trabajos en este campo que sirvan como referente. En el caso más cercano geográficamente, *Trachurus trachurus* o *T. mediterraneus*, son numerosos los estudios morfométricos realizados y han servido eficientemente para la diferenciación de stocks en el Atlántico y el Mediterráneo (Murta, 2000; Turan, 2004; Murta, 2008; Abaunza, 2008). En el caso de *T. japonicus*, los estudios morfométricos han permitido incluso identificar diferencias ontogénicas en cohortes de juveniles de una misma localidad (Kishida *et al.*, 2011; Kanaji *et al.*, 2010).

En base a los indicios de que la estructura de las poblaciones de *Trachurus picturatus* es compleja, y al desconocimiento de la presencia de posibles unidades de poblacionales diferenciadas en las Islas Canarias, y en general en su área de distribución, se aborda el estudio morfométrico y merístico con el objetivo de identificar posibles diferencias en talla, forma y número de estructuras contables.

2.- Material y método

2.1. Toma de datos

Se obtuvieron 1577 individuos de *Trachurus picturatus* procedentes de capturas comerciales de los puertos de Santa Cruz de La Palma y Tazacorte, en la isla de La Palma (856 ejemplares) y del puerto de Arguineguín, Gran Canaria (721 ejemplares), entre enero de 2000 y marzo de 2001, y entre enero y abril de 2002. Todas las capturas fueron obtenidas mediante artes de cerco (traíñas) durante la noche por barcos de la flota artesanal.

Las muestras fueron congeladas a -20°C hasta el momento de su análisis. Para esto último, se dejaron descongelar al aire y, seguidamente, se tomaron diversas medidas corporales, con un ictiómetro, colocando cada ejemplar sobre su lado izquierdo, excepto si el individuo presentaba alguna anomalía o defecto, como una aleta partida, en cuyo caso se tomó sobre su lado derecho o se omitió la medida. En total se tomaron 14 medidas morfométricas (longitudes) y 5 medidas merísticas discretas (tabla 2.1). Las medidas de mayor precisión se obtuvieron con un calibrador digital, en milímetros. Los conteos merísticos solamente se tomaron a las muestras correspondientes a los años 2000 y 2001. En la figura 2.1 se muestra un esquema de las medidas tomadas.

También se registró el peso total húmedo (P) y el peso eviscerado, con una precisión de 0,1 gramos, usando una balanza digital.

Las medidas corporales tomadas tienen por objetivo describir los elementos anatómicos característicos de la especie que puedan ser indicadores de diferencias entre subunidades poblacionales (demos o stocks) entre las localidades muestreadas. En este sentido, se prestó una especial atención a la longitud de la cabeza (entre la punta del hocico y el opérculo), así como las que distancias entre el hocico y el inicio de las aletas. La selección de estas variables se ha basado fundamentalmente en las utilizadas por otros autores con especies del género (Murta, 2000; Kishida, 2011)

El número de branquiespinas de las ramas inferior y superior del primer arco branquial se tomaron separando ambos segmento sin tener en cuenta la branquiespina que queda en

medio, que se contabiliza en el número de branquiespinas total. Se tomaron en consideración todas las branquiespinas, incluso las rudimentarias.

Tabla 2.1. Variables morfométricas y merísticas usadas.

Nombre	Descripción
Variables morfométricas	
P	Peso ^b
PE	Peso eviscerado ^b
LS	Longitud estándar ⁱ
LT	Longitud total ⁱ
LF	Longitud furcal ⁱ
LD1	Longitud dorsal 1. Desde el extremo anterior hasta la inserción de la primera aleta dorsal ⁱ
LD2	Longitud dorsal 2. Desde el extremo anterior hasta la inserción de la segunda aleta dorsal ⁱ
LP	Longitud pectoral. Desde el extremo anterior hasta la inserción anterior de la aleta pectoral ^c
LV	Longitud ventral. Desde el extremo anterior hasta la inserción anterior de las aletas ventrales ⁱ
LA	Long.anal. Desde el extremo anterior hasta la inserción anterior de la aleta anal ⁱ
LC	Long.cefálica. Desde el extremo anterior hasta el opérculo ^c
LM	Long.mandibula. Longitud de la mandíbula inferior ^c
AO	Alt.operculo. Anchura del dorso al vientre al nivel del opérculo ^c
AA	Alt.anal. Altura del dorso al vientre al nivel de la inserción anterior de la aleta anal ^c
DO	Interorbital. Distancia entre los ojos desde el perfil dorsal ^c
AP	Aleta pectoral ^c
Variables merísticas discretas	
ED	Espinas dorsal. Número de radios blandos de la 2ª aleta dorsal
EA	Espinas anal. Número de radios blandos de la 2º aleta anal
BS	Branquiespinas sup. Número de branquiespinas en la rama superior del primer arco branquial
BI	Branquiespinas inf. Número de branquiespinas en la rama inferior del primer arco branquial
B	Branquiespinas. Número total de branquiespinas

^b: Medido con la balanza.

ⁱ: Medido con el ictiómetro.

^c: Medido con el calibrador digital.

Figura 2.1. Esquema de las variables morfométricas usadas (No se han representado las alturas anal (AA) y opercular (AO)). (Dibujo tomado de FAO).

2.2 Análisis estadístico

Se buscaron y eliminaron datos incoherentes, debidos a errores en la toma y registro de las medidas y otras fuentes de error desconocidas, mediante un análisis de los residuos de la regresión de los valores morfométricos frente a la longitud estándar (Saborido-Rey, 1994). Se eliminaron de los análisis aquellos datos que en la representación gráfica de los valores predichos frente a los residuos se superaba por más del triple de la desviación estándar.

Debido a que las medidas morfométricas y las merísticas son medidas de diferente naturaleza, al ser las segundas de tipo discreto, se realizaron los análisis estadísticos para cada tipo de medida por separado (Ihssen *et al.*, 1981). En primer lugar, se comprobó la posibilidad de que los caracteres merísticos variasen con la talla, usando el coeficiente de correlación de Spearman para medir el grado de correlación entre la talla, para la que se usó la longitud estándar, la longitud hasta la bifurcación caudal (longitud furcal) y la longitud total, y cada una de las variables merísticas. Se eligió este estadístico porque se basa en rangos, transformando las variables en clases ordenadas y sustituyendo cada valor por el número de clase (Gibbons, 1985). Así, los valores del coeficiente de correlación de Spearman, no paramétrico, próximos a uno en valor absoluto, indican fuerte correlación entre las variables, y si son próximos a cero indican que ésta es muy pequeña o inexistente.

No se diferenció entre machos y hembras en los análisis, pues no parece existir dimorfismo sexual en el género *Trachurus*, y específicamente en esta especie (Shaboneyev y Kotlyar, 1979; Borges, 1996; Abaunza *et al.*, 2003).

Se compararon los valores medios de las variables merísticas obtenidos para cada isla mediante un test de Wilcoxon-Mann-Whitney, así como la hipótesis de que las proporciones obtenidas para cada número de observaciones de cada variable en las dos islas son homogéneas mediante un test de chi-cuadrado. En este último caso, para no violar las condiciones del test de chi-cuadrado, cuando la frecuencia absoluta esperada de alguna clase fue inferior a 5 (normalmente clases extremas), se agruparon las observaciones en clases más amplias.

Se comprobó si las diferentes variables obtenidas seguían distribuciones normales mediante el test de Shapiro-Wilks, de lo contrario se trató de normalizarlas mediante transformaciones de Box-Cox. Al existir diferencias con respecto a la distribución normal, se utilizaron técnicas estadísticas no paramétricas que no requieren las constricciones de normalidad, igualdad de varianzas y multinormalidad.

Para establecer si existieron diferencias en las tallas y pesos medios de las muestras de ambas islas se utilizó el test no paramétrico de Wilcoxon-Mann-Whitney y el test t de Student si la variable se ajustó a la distribución normal, asumiendo en cada caso varianzas iguales o diferentes según el test de Levene de homogeneidad de varianzas.

Con el objetivo de comparar la forma relativa de los individuos de las dos islas, se utilizó la fórmula de Thorpe (1975) que se obtiene de forma teórica a partir de las ecuaciones del crecimiento alométrico. Esta técnica de normalización ha demostrado ser eficaz para retirar el efecto de la talla sobre las medidas morfométricas (Reist, 1985; Lleonart *et al.*, 2000) y evita los problemas que pueden presentar otros de los métodos utilizados comúnmente (ratios entre variables, uso de errores de la regresión frente a la longitud y análisis de componentes principales, entre otros) (McCoy *et al.*, 2006; Dwivedi y Dubey, 2013). Se eligió la longitud estándar como medida de referencia utilizando la expresión

$$XT_i = X_i \left(\frac{\overline{LS}}{LS_i} \right)^b$$

donde XT_i es la nueva medida transformada, X_i es cada una de las medidas originalmente tomadas, LS_i es la longitud estándar registrada para el individuo i , $\overline{LS}$ es la longitud estándar media y b es la pendiente de la regresión entre la variable X y LS , usando todos los individuos de las dos muestras.

Se usó el coeficiente de correlación de Pearson entre cada par de variables para comprobar la efectividad del método, retirando el efecto de la talla en las medidas (Turan, 1999).

Una vez transformadas las variables, se compararon de forma univariante las dos muestras de manera similar a la realizada con la talla y el peso.

A continuación, se usó el análisis de componentes o factores principales (PCA) para buscar posibles agrupaciones entre los datos y entre las variables, determinando cuales separan mejor las dos muestras y cuales ofrecen información redundante sobre la forma general de los individuos.

Finalmente, se compararon las dos muestras mediante un análisis multivariante utilizando tres métodos diferentes con objeto de comparar los resultados. Primero se utilizó el análisis discriminante (uno de los métodos más usados actualmente, Caldvin, 2000), y luego se usó la regresión logística binaria y los árboles de regresión y clasificación (CRT) (Breiman *et al.*, 1984), al ser dos de los métodos más utilizados cuando no se cumplen las condiciones de la multinormalidad y homocedasticidad (Barajas, 2007; Usuaga, 2006).

La justificación del uso del análisis discriminante está en que se muestra robusto cuando las muestras son de un tamaño considerable ($n > 80$ cuando hay más de 10 variables) (Harris, 1985; Kirk, 1982), motivo por el cual es ampliamente utilizado en estudios de morfometría (Murta, 2000; Abaunza, 2008). Se utilizó el método de introducción secuencial de las variables mediante el estadístico de Fischer y se comprobó mediante un proceso de validación cruzada, que coloca a cada individuo lo más cerca posible de uno de los centroides, calculando después el número de individuos correctamente recolocados.

Por otro lado, el procedimiento de regresión logística ha demostrado obtener resultados similares o mejores al del análisis discriminante (Shelley y Donner, 1987; Castrillón, 1998) y el método CRT, aunque ofrece resultados algo peores que los de la regresión logística (Serna, 2009), no requiere que los datos se ajusten a una distribución en particular y es poco sensible a valores anómalos.

La ecuación de regresión logística fue obtenida mediante el método de introducción de variables hacia adelante según el criterio de máxima verosimilitud. Se utilizó el estadístico de Wald para evaluar la significatividad de los coeficientes de la ecuación logística y se evaluó la homogeneidad de las muestras mediante las tablas de clasificación.

El árbol de clasificación (CRT) usó como criterio un cambio en la función de mejora de 0,0001 y un máximo de 5 niveles. La evaluación de la homogeneidad de los grupos se hizo a partir del método de validación cruzada.

Los análisis estadísticos se llevaron a cabo utilizando las rutinas de los paquetes informáticos SPSS 20 y Statistica 12.

3.- Resultados

3.1. Análisis morfométrico univariante

Los individuos capturados en aguas de Gran Canaria presentaron un rango de tallas comprendidas entre los 11,8 y los 40,2 cm. de longitud total y un rango de pesos comprendidos entre los 11,4 y 638,3 g. Los individuos procedentes de la isla de La Palma mostraron un rango de tallas entre los 11,7 y los 37,0 cm. de longitud total, y pesos entre los 11,7 y 473,2 g. En la tabla 2.2 se muestran los valores estadísticos descriptivos para las variables analizadas.

Las medidas generales de longitud y peso (LT, LS, LF, P y PE) no se ajustaron a una distribución normal en ninguna de las dos islas de muestreo, y las transformaciones de Cox-Box no lograron normalizar los datos de las dos localidades, por lo que se utilizó la prueba de Wilcoxon-Mann-Whitney para contrastar si las muestras obtenidas en las dos localidades difieren en talla y peso. Las longitudes y pesos medios de los chicharros capturados en Gran Canaria resultaron ser significativamente mayores que las de los peces procedentes de La Palma (tabla 2.3).

Tabla 2.3. Prueba de Wilcoxon-Mann-Whitney para las variables morfométricas que expresan la talla y peso de los individuos muestreados en las dos islas.

	Peso	Peso eviscerado	Long. Total	Long.furcal	Long.Estándar
U de Mann-Whitney	146206,0	134597,0	129073,0	128334,0	134318,0
W de Wilcoxon	509584,0	487817,0	466504,0	456789,0	481679,0
Z	-17,959	-17,376	-18,540	-17,568	-17,676
P (Sig. asintót. -bilateral)	<0,001	<0,001	<0,0001	<0,001	<0,001

Las transformaciones realizadas para eliminar el efecto de la talla y comparar así la forma del cuerpo de los individuos lograron reducir considerablemente la correlación existente entre las variables (tabla 2.6). La mayoría de las correlaciones no superaron valores de 0,4, y muchas de ellas la redujeron a valores inferiores a 0,1. Sin embargo, no se redujo eficazmente algunas correlaciones, como las existentes entre LF, LT, LD1, LD2, LV y LA, lo que hace pensar en que la información que ofrecen estas variables es redundante.

Una vez transformadas las variables, el procedimiento de Cox-Box no logró normalizar la mayoría de las variables, por lo que se procedió a compararlas mediante la prueba no paramétrica de Wilcoxon-Mann-Whitney, que mostró diferencias significativas en las variables transformadas correspondientes a la longitud pectoral (TLP), la longitud cefálica (TLC), la altura anal (TAA), la longitud mandibular (TLM) (tabla 2.7).

En el caso de las variables que pasaron la prueba de normalidad, la prueba t de student, asumiendo en cada caso varianzas iguales o diferentes según el test de Levene de homogeneidad de varianzas, confirma las diferencias encontradas para las variables transformadas correspondientes a la longitud cefálica ($t = 5,743$; $p < 0,0001$), pectoral ($t = 5,299$; $p < 0,0001$) y anal ($t = -2,421$; $p = 0,016$).

Estos resultados nos permiten afirmar que, al retirar el efecto de la talla, la longitud cefálica, la altura anal, la longitud pectoral y mandibular son mayores en los individuos de Gran Canaria que en los de La Palma.

Tabla 2.7. Prueba de Wilcoxon-Mann-Whitney comparando las variables morfométricas transformadas de Gran Canaria y La Palma (sólo se muestran las variables para las que se obtuvieron diferencias significativas).

	TLP	TLC	TLM	TAA
U de Mann-Whitney	234007,500	241498,000	245019,000	250927,500
W de Wilcoxon	574732,500	584704,000	586570,000	469057,500
Z	-4,792	-4,668	-3,860	-2,597
P (Sig. asintót. -bilateral)	<0,001	<0,001	<0,001	0,009

Tabla 2.2. Estadísticos descriptivos de la muestra (pesos expresados en gramos y longitudes en centímetros).

	Gran Canaria							La Palma							Total		
	N	Media	SD	Máximo	Mínimo	N	Media	SD	Máximo	Mínimo	N	Media	SD	Máximo	Mínimo		
Peso (P)	722	134,57	101,23	638,30	11,40	852	72,55	48,34	473,20	11,72	1574	101,00	83,17	638,30	11,40		
Peso eviscerado (PE)	668	121,34	91,73	582,00	15,67	840	65,49	43,47	421,00	10,90	1508	90,23	74,48	582,00	10,90		
Long. total (LT)	700	23,86	4,91	40,20	11,80	821	19,68	3,33	37,00	11,70	1521	21,60	4,63	40,20	11,70		
Long.furcal (LF)	673	21,28	4,45	36,90	10,90	810	17,69	3,05	33,70	10,30	1483	19,32	4,16	36,90	10,30		
Long.estándard (LS)	682	19,83	4,17	34,30	9,90	833	16,44	2,85	31,00	9,50	1515	17,97	3,89	34,30	9,50		
Long.dorsal 1 (LD1)	691	7,16	1,54	12,60	3,40	853	5,94	1,00	10,96	3,30	1544	6,49	1,41	12,60	3,30		
Long.dorsal 2 (LD2)	667	10,58	2,27	18,10	5,20	844	8,83	1,50	16,10	5,00	1511	9,60	2,07	18,10	5,00		
Long.pectoral (LP)	688	6,14	1,22	11,02	3,90	852	5,10	0,82	9,50	2,70	1540	5,56	1,14	11,02	2,70		
Long.ventral (LV)	691	6,22	1,33	10,70	3,10	852	5,20	0,90	9,80	3,00	1543	5,66	1,22	10,70	3,00		
Long.anal (LA)	682	10,92	2,39	19,90	5,40	854	9,06	1,55	17,90	5,10	1536	9,89	2,17	19,90	5,10		
Long.cefálica (LC)	690	5,63	1,13	10,11	3,22	851	4,66	0,78	9,50	2,10	1541	5,10	1,07	10,11	2,10		
Long.mandíbula (LM)	689	2,65	0,50	3,96	1,38	853	2,27	0,37	4,06	1,27	1542	2,44	0,47	4,06	1,27		
Alt.operculo (AO)	691	3,72	0,93	7,20	1,86	853	3,07	0,56	6,26	1,53	1544	3,36	0,81	7,20	1,53		
Alt.anal (AA)	691	3,94	1,013	7,76	1,72	854	3,19	0,64	6,53	1,81	1545	3,52	0,91	7,76	1,72		
Interorbital (DO)	681	1,21	0,28	2,45	0,50	848	1,06	0,21	2,89	0,62	1529	1,13	0,26	2,89	0,50		
Aleta pectoral (AP)	358	5,31	1,183	8,52	2,73	465	4,001	0,76	7,57	1,65	823	4,57	1,163	8,52	1,65		

Tabla 2.4. Estadísticos descriptivos para las variables transformadas una vez eliminados los valores incoherentes.

	Gran Canaria						La Palma						Total							
	N	Media	SD	Máximo	Mínimo	N	Media	SD	Máximo	Mínimo	N	Media	SD	Máximo	Mínimo	N	Media	SD	Máximo	Mínimo
<u>ILI</u>	620	21,48	0,48	22,60	20,43	789	21,47	0,53	22,99	19,91	1409	21,47	0,51	22,99	19,91					
<u>ILF</u>	664	19,29	0,26	20,23	18,57	792	19,29	0,32	20,49	18,18	1456	19,29	0,29	20,49	18,18					
<u>ILD1</u>	673	6,50	0,24	7,17	5,85	828	6,49	0,28	7,30	5,62	1501	6,49	0,26	7,30	5,62					
<u>ILD2</u>	658	9,64	0,31	10,66	8,82	822	9,65	0,34	10,43	8,61	1480	9,65	0,32	10,66	8,61					
<u>ILP</u>	663	5,61	0,21	6,25	4,93	825	5,55	0,24	6,47	4,61	1488	5,58	0,23	6,47	4,61					
<u>ILV</u>	676	5,65	0,26	6,52	4,89	830	5,67	0,30	6,68	4,84	1506	5,66	0,28	6,68	4,84					
<u>ILA</u>	669	9,94	0,36	11,20	8,81	829	9,90	0,37	11,34	8,80	1498	9,92	0,37	11,34	8,80					
<u>ILC</u>	678	5,14	0,21	5,79	4,56	828	5,07	0,27	6,04	3,78	1506	5,10	0,25	6,04	3,78					
<u>ILM</u>	671	2,34	0,22	3,09	1,83	826	2,28	0,26	3,02	1,32	1497	2,30	0,24	3,09	1,32					
<u>IAO</u>	666	3,35	0,20	4,14	2,89	821	3,38	0,28	4,19	2,69	1487	3,37	0,25	4,19	2,69					
<u>IAA</u>	660	3,50	0,16	4,14	3,06	825	3,53	0,22	4,34	2,79	1485	3,52	0,19	4,34	2,79					
<u>IDO</u>	659	1,03	0,10	1,39	0,77	791	1,01	0,11	1,36	,62	1450	1,02	0,10	1,39	0,62					
<u>IAP</u>	355	4,78	0,31	6,98	3,30	448	4,77	0,34	5,68	3,42	803	4,77	0,33	6,98	3,30					

Tabla 2.5. Estadísticos descriptivos para las variables merísticas.

	Gran Canaria						La Palma						Total							
	N	Media	SD	Máximo	Mínimo	N	Media	SD	Máximo	Mínimo	N	Media	SD	Máximo	Mínimo	N	Media	SD	Máximo	Mínimo
Espinas dorsal (ED)	549	33	1	37	27	588	32	1	37	28	1137	33	1	37	27					
Espinas anal (EA)	538	28	1	32	20	585	28	1	32	25	1123	28	1	32	20					
Branquiespinas inf. (BI)	295	42	2	49	33	257	41	2	46	38	552	42	2	49	33					
Branquiespinas sup (BS)	284	15	1	18	12	257	15	1	17	11	541	15	1	18	11					
Branquiespinas (B)	537	57	3	65	50	590	56	2	63	50	1127	56	3	65	50					

Tabla 2.6. Correlaciones bivariadas de Pearson entre las variables morfométricas antes de la transformación para retirar el efecto de la talla (por debajo de la diagonal principal) y después de la transformación (por encima de la diagonal principal). Se muestran también las correlaciones de Spearman entre las variables morfométricas y la talla sin transformaciones.

	LS	LT	LF	LD1	LD2	LP	LV	LA	LC	LM	AO	AA	DO	AP
LS	1,000	0,015	,022	-,001	,003	-,012	-,004	,015	-,016	-,066	,019	,017	-,016	-,054
LT	0,994	1	,703	,664	,733	,378	,614	,665	,348	,043	,606	,259	,045	,290
LF	0,998	0,997	1	,552	,619	,347	,469	,586	,302	,049	,459	,234	,101	,284
LD1	0,983	0,990	,988	1	,803	,459	,637	,704	,408	,105	,539	,179	,051	,282
LD2	0,989	0,995	,993	,994	1	,443	,721	,718	,374	,097	,618	,256	,058	,321
LP	0,979	0,982	,982	,980	,982	1	,541	,417	,720	,281	,318	,139	,188	,266
LV	0,974	0,983	,978	,983	,987	,980	1	,568	,453	,122	,541	,177	,055	,284
LA	0,985	0,992	,990	,990	,992	,979	,980	1	,345	,079	,508	,192	,037	,239
LC	0,972	0,976	,976	,973	,974	,987	,971	,971	1	,254	,287	,057	,112	,282
LM	0,886	0,882	,886	,879	,886	,890	,877	,877	,886	1	,062	-,009	,217	,249
AO	0,956	0,967	,963	,967	,970	,956	,964	,965	,950	,857	1	,477	,025	,146
AA	0,977	0,976	,978	,965	,972	,960	,957	,967	,950	,860	,961	1	,080	,018
DO	0,894	0,890	,897	,886	,891	,888	,883	,887	,878	,823	,865	,881	1	,151
AP	0,968	0,970	,973	,960	,967	,959	,953	,961	,955	,880	,941	,948	,874	1
ED	0,106	0,113	,108	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
EA	0,035	0,031	,035	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
BS	0,117	0,131	,126	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
BI	0,068	0,092	,082	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
B	0,065	0,098	,095	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

La representación visual de las puntuaciones factoriales frente a las componentes principales muestra que los dos grupos se solapan bastante y que no existe una marcada diferenciación entre los dos grupos (figura 2.3).

Tabla 2.9. Aportación de las variables a cada componente principal.

	Componente		
	1	2	3
TLT	,853	-,193	-,025
TLF	,743	-,123	,024
TLD1	,849	-,066	-,137
TLD2	,880	-,154	-,089
TLP	,619	,576	-,049
TLV	,819	,041	-,101
TLA	,803	-,135	-,150
TLC	,587	,581	-,136
TLM	,181	,631	,260
TAO	,736	-,287	,263
TAA	,297	-,408	,690
TDO	,104	,412	,629

Figura 2.2. Representación 3D de la contribución de cada variable a las componentes principales.

Figura 2.3. Representación 3D de las puntuaciones factoriales para las dos islas.

El análisis discriminante secuencial se detuvo en el quinto paso, al introducir las variables TLM, TAA, TLC, TLV y TLA por orden decreciente del estadístico F de Fischer (tabla 2.10) y los

centroides obtenidos resultaron estar débilmente separados (tabla 2.12). La validación del método no superó el 60% de los casos agrupados originalmente (tabla 2.12), que se considera un valor muy discreto.

Tabla 2.10. Variables introducidas por el programa en el análisis discriminante.

Paso	Introducidas	Mín. D cuadrado				
		Estadístico	F exacta			
			Estadístico	gl1	gl2	Sig.
1	TLM	0,105	31,158	1	1207,000	2,935E-008
2	TAA	0,151	22,251	2	1206,000	3,239E-010
3	TLC	0,179	17,609	3	1205,000	3,431E-011
4	TLV	0,224	16,563	4	1204,000	3,204E-013
5	TLA	0,241	14,214	5	1203,000	1,549E-013

Tabla 2.11. Validación del análisis discriminante.

	isla	Grupo de pertenencia pronosticado		Total	
		Gran Canaria	La Palma		
		Original	Recuento		Gran Canaria
	La Palma		333	473	806
	%	Gran Canaria	60,6	39,4	100,0
		La Palma	41,3	58,7	100,0

a. Clasificados correctamente el 59,5% de los casos agrupados originales.

Tabla 2.12. Funciones en los centroides de los grupos.

Gran Canaria	0,281
La Palma	-0,210

El análisis de regresión logística se detuvo en el cuarto paso al introducir las variables TLV, TLC, TLM y TAA. Los coeficientes obtenidos (B) (tabla 2.12) permiten construir la ecuación logística que predice la probabilidad de pertenencia a una de las dos islas. Además, el análisis muestra que los coeficientes son significativamente distintos de cero. Sin embargo, el porcentaje correcto pronosticado resulta muy bajo (58,4%), siendo mayor para La Palma (75,5%) que para Gran Canaria (36,6%) (tabla 2.13).

Tabla 2.12. Resultado de la introducción de variables en la regresión logística.

		B	E.T.	Wald	gl	Sig.	Exp(B)
Paso 1	TAA	0,072	0,015	22,427	1	<0,001	1,075
Paso 2	TLC	-0,874	0,156	31,581	1	<0,001	0,417
	TAA	1,339	0,226	34,985	1	<0,001	3,813
Paso 3	TLV	0,866	0,213	16,571	1	<0,001	2,378
	TLC	-1,552	0,231	45,150	1	<0,001	0,212
	TAA	0,929	0,248	14,059	1	<0,001	2,533
Paso 4	TLV	0,924	0,214	18,577	1	<0,001	2,520
	TLC	-1,293	0,241	28,744	1	<0,001	0,275
	TLM	-0,847	0,243	12,174	1	<0,001	0,429
	TAA	1,016	0,252	16,307	1	<0,001	2,763

Tabla 2.13. Validación de la regresión logística para cada paso. En negrita se muestra el porcentaje global bien clasificado.

Observado		Pronosticado			Porcentaje correcto
		Isla			
		Gran Canaria	La Palma		
Paso 1	isla	Gran Canaria	0	623	0,0
		La Palma	0	796	100,0
Porcentaje global					56,1
Paso 2	isla	Gran Canaria	149	474	23,9
		La Palma	160	636	79,9
Porcentaje global					55,3
Paso 3	isla	Gran Canaria	198	425	31,8
		La Palma	184	612	76,9
Porcentaje global					57,1
Paso 4	isla	Gran Canaria	228	395	36,6
		La Palma	195	601	75,5
Porcentaje global					58,4

La clasificación mediante el árbol de regresión (CRT) se detuvo en el segundo nodo, al introducir las variables TLP y TAO (figura 2.14). Este método permitió clasificar mejor los individuos procedentes de Gran Canaria (81,5%) que los de la Palma (41,9 %), con un porcentaje global del 59,7% (tabla 2.14). Este porcentaje es muy similar al obtenido mediante la regresión logística. Las variables que más importancia clasificadora fueron TAO y TLP (figura 2.5).

Tabla 2.14. Porcentaje de individuos bien clasificados mediante el árbol de clasificación (CRT).

Observado	Pronosticado		
	Gran Canaria	La Palma	Porcentaje correcto
Gran Canaria	555	126	81,5%
La Palma	484	349	41,9%
Porcentaje global	68,6%	31,4%	59,7%

Figura 2.4. Árbol de clasificación obtenido por el método CRT para clasificar los individuos según su pertenencia a cada una de las islas según los valores de las variables morfométricas.

Figura 2.5. . Importancia obtenida para las variables utilizadas para construir el árbol de clasificación (CRT).

3.5. Análisis merístico

El número medio del total de branquiespinas en el primer arco branquial resultó ser de 57 para Gran Canaria y 56 para La Palma, mientras que el de branquiespinas en la rama superior fueron 42 y 41, respectivamente, y el 15 en la rama inferior para ambos grupos de peces. El número de radios blandos de la segunda aleta anal fue 28 para ambas islas y el número de radios de la segunda aleta dorsal fue de 33 para Gran Canaria y de 32 para La Palma (tabla 2.5).

Las variables merísticas no mostraron buena correlación con la talla, no superando el coeficiente de correlación de Spearman el valor de 0,135 en ninguna de las variables analizadas (tabla 2.6), por lo que se asume que *Trachurus picturatus* ya presenta un número de caracteres merísticos estable a partir de las tallas muestreadas ($LS > 9,5$ cm). No se realizó, por consiguiente, ninguna transformación relacionada con la talla para los caracteres merísticos.

Los valores medios obtenidos para las variables merísticas analizadas se muestran en la tabla 2.5, donde se puede observar que los valores son muy similares para las dos islas. Sin embargo, al realizar la prueba de Wilcoxon-Mann-Whitney, se observa que las diferencias son significativas en el caso del número de branquiespinas totales, inferiores y superiores (tabla 2.16), pudiéndose asumir que son iguales en el caso de los radios blandos de las aletas (ED y EA).

Tabla 2.16. Prueba de Wilcoxon-Mann-Whitney para las variables merísticas para los individuos muestreados en las dos islas.

	Espinas dorsal (ED)	Espinas anal (EA)	Branquiespinas inf. (BI)	Branquiespinas sup. (BS)	Branquiespinas (B)
U de Mann-Whitney	154743,0	154774,5	29755,5	31628,0	128394,5
W de Wilcoxon	327909,0	326179,5	62908,5	64781,0	302739,5
Z	-1,240	-0,449	-4,336	-2,797	-5,494
p (sig. asintót. - bilateral)	0,215	0,654	<0,001	0,005	<0,001

La distribución de cada una de las variables merísticas (figura 2.6) se contrastó mediante un test de chi-cuadrado, comparando las frecuencias esperadas y observadas para cada número recuentos de cada una de las variables. Los resultados coinciden con los de la prueba de Wilcoxon-Mann-Whitney, al resultar significativas las pruebas de chi-cuadrado para las variables B, BS y BI (tablas 2.17 y 2.18).

Figura 2.6. Histogramas de frecuencias de las variables merísticas observadas para cada isla.

Tabla 2.17. Tabla de contingencia y prueba de chi-cuadrado para los valores observados (valores) del número de radios blandos de la aleta anal (EA) y de la aleta dorsal (ED), frente a los esperados para cada isla.

Valor	Espinass anal (EA)		Valor	Espinass dorsal ED	
	Gran Canaria	La Palma		Gran Canaria	La Palma
23	2	0	27	1	0
24	3	0	28	0	1
25	3	1	29	11	8
26	16	15	30	32	60
27	61	64	31	61	47
28	214	259	32	148	150
29	167	186	33	157	209
30	64	52	34	88	84
31	6	6	35	46	24
32	1	2	36	4	3
Total	537	585	37	1	2
			Total	549	588
Chi-cuadrado	6,242	p = 0,283	Chi-cuadrado	10,949	p = 0,279

Tabla 2.18. Tabla de contingencia y prueba de chi-cuadrado para los valores observados (valores) del número de branquiespinas (B), Branquiespinas superiores (BS) y branquiespinas inferiores (BI), frente a los esperados para cada isla.

Valores	Branquiespinas (B)		Valores	Branq. inf. (BI)		Valores	Branq. sup. (BS)	
	Gran Canaria	La Palma		Gran Canaria	La Palma		Gran Canaria	La Palma
< 52,00	19	34	< 38,00	12	9	< 13,00	6	16
53,00	52	64	39,00	3	15	14,00	71	65
54,00	36	63	40,00	18	51	15,00	98	106
55,00	33	63	41,00	86	67	16,00	68	53
56,00	79	105	42,00	64	47	> 17,00	41	17
57,00	83	91	43,00	64	43	Total	284	257
58,00	82	67	> 44,00	46	25	Chi-cuadrado	15,606	p = 0,0035
59,00	74	47	Total	293	257			
60,00	44	34	Chi-cuadrado	37,311	p < 0,0001			
61,00	22	8						
> 62,00	8	7						
Total	532	583						
Chi-cuadrado	39,434	p < 0,0001						

4. Discusión

La descripción de los caracteres merísticos de *Trachurus picturatus* vienen definidos por Smith-Vaniz & Berry (1981) en el catálogo de especies de FAO para el Atlántico Centro-oriental. Sin embargo, los valores que sirven para identificar a la especie observado en los ejemplares muestreados en las islas de La Palma y Gran Canaria difieren en algunos caracteres respecto a los del citado autor (tabla 2.19). Aún así, parece que la descripción general de la especie, junto con su distribución y la longitud de la línea lateral accesoria (aunque a veces es poco visible), deben ser suficientes para identificarla efectivamente y distinguirla de los congéneres con los que cohabita.

Tabla 2.19. Comparación entre los caracteres descritos por Smith-Vaniz & Berry (1981) y el presente trabajo.

Carácter	Smith-Vaniz & Berry (1981)		Presente trabajo	
	Mínimo	Máximo	Mínimo	Máximo
Relación LF-AA	4,8	5,3	4,5	6,9
BS	14	17	11	18
BI	41	44	33	49
ED2	30	35	27	37
EA	27	30	20	32

Las diferencias encontradas entre ambos grupos de peces, en lo relativo a la distribución de tallas y pesos, pueden ser debidas a diferencias reales asociables a la presencia de una población estructurada en stocks insulares, o a diferencias inherentes a procesos de selectividad achacables a los métodos de pesca utilizados por las flotas artesanales de cada isla. En este sentido, es conocida la problemática existente al utilizar muestras procedentes de capturas comerciales, que pueden producir diversos errores debidos a los hábitos de la flota pesquera, las técnicas de captura empleadas y la demanda del mercado, entre otros (Anderson, 1973; Caddy, 1975; Hilborn, 1985; Swain y Sinclair, 1994; Gillis y Peterman, 1998; Gillis y Frank, 2001). Quizás, el handicap más evidente es el derivado de la selectividad de los artes de pesca, que no permite obtener individuos en los rangos de talla inferiores a 10 cm. (LT), lo que hace que no se haya podido dar una visión más completa de todo el espectro de tallas presente en las Islas Canarias. No obstante, en este sentido es de destacar que las artes de cerco utilizadas en ambas islas son de características similares, tanto en los materiales con los que están contruidos como en lo referente a la luz de malla. Sin embargo, este tipo de pesca es altamente selectivo debido al

comportamiento gregario de las especies objetivo (e.g. caballa, sardinas o chicharro), distribuidos en cardúmenes con estrechas variaciones en la talla media de los individuos que los configuran (Pitcher y Parrish, 1993) y una segregación geográfica y temporal de las diferentes cohorte, particularmente de juveniles y adultos.

Por otra parte, en *Trachurus picturatus* podría suceder algo similar a lo que descrito en juveniles de otras especies del género *Trachurus*, donde se han encontrado diferencias morfométricas relacionadas con procesos ontogénicos de las cohortes reclutadas a lo largo del periodo reproductivo (Kishida, 2012). Además, si los peces realizan migraciones reproductivas y se segregan por tallas (Shaboneyev, 1973; 1978; Suda *et al.*, 1987; Abaunza *et al.*, 2003), la existencia de individuos mayores en una de las dos islas de muestreo podría responder a este tipo de comportamientos. Es decir, individuos de mayor talla, formando una cohorte, siempre menos numerosos que los juveniles, pueden haber sido pescados en una de las dos localidades, mientras que en la otra no, simplemente debido al azar, la distribución en parches de las cohortes y a su comportamiento en el momento de freza.

A este último respecto, resulta preocupante el hecho que la talla de madurez masiva de esta especie en aguas de Canarias (véase capítulo 4), sea inferior a la talla mínima de captura establecida, y que la mayor presión pesquera se ejerza sobre individuos que rondan los 15 cm (sobrepesca de crecimiento) (Guerra-Sierra y Sánchez-Lizaso, 1998). Este hecho, podría explicar por si solo, la existencia de un sesgo hacia la derecha en las distribuciones de frecuencias de tallas y los pocos individuos que se encuentran en las tallas mayores.

En cuanto a las variaciones en la forma general del cuerpo, las diferencias encontradas entre las dos islas revelan diferencias fenotípicas ('plasticidad fenotípica'), que deben atribuirse a diferentes condiciones en el medio, posiblemente más que a diferencias genotípicas, pero que dan cuenta de la existencia de un cierto aislamiento geográfico de ambos stocks insulares. A pesar de la relativamente escasa distancia que separa las islas de Gran Canaria y La Palma, las diferencias de temperaturas, la dinámica marina en relación a la estructura geomorfológica de las respectivas plataformas insulares, así como factores abióticos (distribución y abundancia de las presas, presencia de predadores, etc.), pueden producir estas diferencias. Las variables que mostraron diferencias (LV, LC, LM, AA) pueden tener un papel importante en los hábitos alimentarios de esta

especie, de forma similar a como ocurre en otras especies afines (Suda *et al.*, 1987). Las dos primeras relaciones morfométricas (LC y LV) coinciden con las que Bukatin *et al.*, (1981) describen como diferencias entre los individuos de chicharro procedentes de Canarias y Azores en relación con los presentes en la plataforma africana próxima. En este sentido, se ha descrito que el tamaño de la cabeza y la longitud de la mandíbula determinan frecuentemente el tamaño de las presas potenciales, al igual que vinculación de los cambios de estas variables con los cambios en los hábitos predatorios de los peces (Ehlinger y Wilson, 1988; Chipps *et al.*, 2004; Kanaji *et al.*, 2010). En este sentido, se encontró mayor frecuencia de juveniles de peces en la dieta de los individuos de *Trachurus picturatus* procedentes de Gran Canaria, que se podría asociar a mayores mandíbulas y cabezas. Sin embargo, en la Palma fueron los copépodos y eufausiáceos los que dominaron la dieta, y los tamaños relativos de las cabezas y mandíbulas de los chicharros de esta isla fueron menores (véase capítulo 5).

Los resultados del análisis factorial han puesto de manifiesto que las variables registradas resultan redundantes y que la variabilidad queda descrita por una pocas medidas corporales, y al mismo tiempo muestran que las diferencias desde el enfoque multivariante son pequeñas. Las variables LV, LA, LD1, LD2, LF y LT mostraron mucha correlación y salieron en la mayoría de análisis secuenciales posteriores, por lo que no parece que aportar demasiada información sobre variaciones en la forma de los individuos. Además, el análisis multivariante no permitió, con las variables examinadas, predecir con fiabilidad la pertenencia de los peces a una isla o a otra, coincidiendo en gran medida los resultados obtenidos con los tres análisis realizados. No obstante, el análisis discriminante y la regresión logística parecen ser los más adecuados.

Las variables que mostraron diferencias en el análisis univariante, la longitud pectoral (TLP), la longitud cefálica (TLC), la altura anal (TAA), la longitud mandibular (TLM), son las que mejor separan a los grupos de peces de ambas islas en los análisis multivariantes posteriores, y deberían tenerse en cuenta en nuevos estudios morfométricos.

Los caracteres merísticos suelen estar muy ligados a diferencias genotípicas y ser menos plásticas en relación a las características del medio. Aún así, existen muchos factores ambientales que pueden modificar la determinación de los caracteres merísticos (Ihsen *et al.*, 1981; Lindsey, 1981). Las diferencias encontradas en el número de branquiespinas ponen de manifiesto que no se

puede descartar que dichas diferencias existan, y que sean necesarios más estudios para detectarlas. Sin embargo, al ser una medida sujeta a diferentes tipos de error por parte del investigador, se mantiene un cierto grado de incertidumbre sobre los resultados encontrados.

Los resultados obtenidos ponen de manifiesto la necesidad de abordar el estudio más exhaustivos de la forma corporal en esta especie, y profundizar en su utilidad como herramienta para establecer diferencias entre las posibles unidades poblacionales (demos) o stock de circunscripción insular, o entre individuos procedentes de diferentes zonas dentro de su área de distribución. Para ello, el uso de técnicas estadísticas que permitan hallar medidas menos relacionadas con las longitudes en los dos ejes principales del cuerpo, permitiría explorar variaciones que no se ha detectado en el presente estudio.

Para que los estudios de identificación de stocks sean más fiables deben usarse diferentes métodos, incluso cuando estos producen resultados contradictorios (Bowering, 1988). Entre las técnicas usadas recientemente, el método basado en una red de puntos de referencia ('Truss network') podría proporcionar nueva información no detectada en este trabajo (Murta, 2008; Dwevedi y Dubey, 2013). El muestreo exhaustivo y metódico de todo el espectro de tallas, también mejoraría el posible sesgo en los resultados obtenidos.

Capítulo 3. - Crecimiento

1.- Introducción

El crecimiento es uno de los parámetros fundamentales en cualquier estudio biológico de las especies de peces sometidas a explotación pesquera, y es de hecho, uno de los aspectos que ha sido tratado más extensivamente en el último siglo. Los parámetros de crecimiento son necesarios para la estimación de la mayoría de herramientas de gestión pesquera, pues el incremento producido en una generación será la captura de sucesivos años (Pauly, 1983; Morales-Nin, 1987). Es por ello, una determinación inadecuada puede fácilmente llevar a una situación de sobrepesca, e incluso al agotamiento de un recurso, sobre todo, si se hace una estimación de las tasas de crecimiento por encima de la real (Campana, 2001).

Desde un punto de vista ecológico, la estimación del crecimiento es una medida del estado del ecosistema en el que habitan los peces, e incluso nos puede proporcionar información de las tasas de supervivencia y hacer posible predecir el reclutamiento de los juveniles a la pesquería (Clark *et al.*, 1999; Jenkins *et al.*, 2006).

En los peces, el crecimiento puede ser entendido como el aumento de talla y/o peso a lo largo de su vida, como respuesta fisiológica dependiente de factores internos, principalmente la salud, las migraciones, la reproducción y de factores ambientales, como la abundancia de alimento, depredadores, la competencia intraespecífica e interespecífica y las oscilaciones estacionales de temperatura, entre otros, sin descartar los efectos antropogénicos sobre la calidad del agua (Brett, 1979; Budy *et al.*, 2011; Chabbi *et al.*, 2012; Siddon *et al.*, 2013).

Es destacable dentro del mundo animal la formación periódica de anillos de crecimiento en diferentes estructuras duras del cuerpo de los peces, (*i.e.* radios duros de las aletas, vertebras, escamas, cleitras), siendo los otolitos las más utilizada, y concretamente la pareja denominada *sagitta* (Secor *et al.*, 1995). La ventaja que presenta este otolito frente a los otros dos (*lapillus* y *asteriscus*), es principalmente que su tamaño es mayor y es, por tanto, más manejable. Además, al tratarse de estructuras duras, formadas por sales minerales de aragonito en una matriz proteica, son fácilmente almacenables y no se estropean con el tiempo, pudiéndose almacenar en forma de colecciones de referencia e intercambiarse entre diferentes grupos de trabajo (ICSEAF; 1983).

Otra de las ventajas que presentan los otolitos es que muestran incrementos tanto anuales como diarios, por lo que idealmente se puede estimar la edad de un pez con mucha precisión. La secuencia de una zona de crecimiento lento, opaca, seguida de una de crecimiento lento, hialina o translúcida, suponen la formación de un año para la mayoría de teleósteos, y se denomina *annuli*. En teoría, entre dos *annuli* debe haber 365 incrementos diarios, aunque en la práctica, esto raramente ocurre, debido a diferentes causas tanto ambientales como del propio método de lectura y la naturaleza irregular de la mayoría de otolitos (Campana, 1990).

El método de lectura de otolitos también tiene algunas desventajas. Entre ellas cabe destacar que no siempre se produce un patrón estacional y no siempre resulta fácil identificar los diferentes *annuli* de un otolito. Los cambios ambientales o fisiológicos en la vida de un pez pueden alterar el patrón de formación de los anillos de crecimiento y, además, los patrones de los juveniles no suelen coincidir con los de los adultos (Piñeiro *et al.*, 1983; Campana, 2001).

No cabe extrañarse, por tanto, que sean innumerables los estudios que usan las estructuras duras del oído de los peces como herramienta para la estimación de la edad. De hecho, según Campana y Thorrold (2001) se estimó la edad de aproximadamente un millón de peces en 1999.

Dentro del género *Trachurus*, el referente más cercano y mejor estudiado, es sin duda *Trachurus trachurus*, para el que se ha establecido un seguimiento continuado desde las últimas décadas y está sometido a gestión continuada por parte de la organización internacional ICES. Los estudios de crecimiento de esta especie han permitido establecer diferencias entre stocks, calcular los principales parámetros pesqueros y ordenar un seguimiento de la evolución de sus poblaciones (Abaunza, 2003; ICES, 2012; 2013). Por su parte, en otros lugares del mundo, también existen avances importantes en el conocimiento y determinación de los parámetros del crecimiento de especies del mismo género, como *Trachurus japonicus* en Japón, *Trachurus murphyi* en el Pacífico sur y *Trachurus capensis* en Sudáfrica, como especies mejor estudiadas (ICSEAF, 1986; Takahashi, 2012; Dioses, 2013; Díaz, 2013; Goicoechea *et al.*, 2013).

No se da el mismo caso para *Trachurus picturatus*, que no cuenta con un seguimiento de la misma índole por parte de ninguna organización internacional o nacional. Dentro de la

bibliografía relacionada con esta especie, y a pesar de la escasa literatura existente, se han encontrado unos pocos trabajos que versan sobre su crecimiento en Madeira, Azores y el Mediterráneo (Isidro, 1990; Jesús, 1992; Cefali y Potoschi, 2004; Vasconcelos, 2006; García *et. al.* 2015), pero ninguno en Canarias. La mayoría de estos autores han utilizado la lectura de otolitos como método fundamental para estimar la edad de los peces e inferir los parámetros del crecimiento. Es destacable el uso de retrocálculos a edades pretéritas mediante la medida de los radios de cada anillo de crecimiento dada por Vasconcelos (2006) y por García *et. al.* (2015), así como el uso de incrementos marginales hecho por esta última autora.

En este capítulo, se presenta el primer estudio del crecimiento de *Trachurus picturatus* en las Islas Canarias, utilizando la lectura de otolitos, el retrocálculo a edades pretéritas y el análisis de progresión modal de frecuencias de talla. Así mismo, se calculan las relaciones entre las variables más usadas para medir la talla, de manera que los resultados puedan ser comparados con otros autores.

2.- Material y método

Se extrajeron los otolitos de 1577 muestras procedentes de capturas comerciales de los puertos de Santa Cruz de La Palma y Tazacorte, en la isla de La Palma (856 ejemplares) y del puerto de Arguineguín, Gran Canaria (721 ejemplares) entre enero de 2000 y marzo de 2001, y entre enero y abril de 2002. Para su extracción, se practicó un corte en el cogote del pez, se dobló la cabeza dejando las piezas auditivas a la vista, y se extrajeron con unas pinzas. Posteriormente se lavaron, se secaron y fueron debidamente etiquetadas y almacenadas en viales de plástico para su posterior lectura.

Paralelamente, se exploró la posibilidad de utilizar otras estructuras para la estimación de la edad, el otolito *asteriscus* y las escamas de la zona próxima a la aleta pectoral, en busca de anillos de crecimiento distinguibles fácilmente. Al no obtener resultados satisfactorios que no impliquen el empleo de una metodología laboriosa (cortes, pulidos, tinciones y otros tratamientos), se descartaron y se optó por utilizar los otolitos *saggitta*, de los que existen más referencias y son más fácilmente manipulables.

Al observar la dificultad que entraña la diferenciación de las bandas de crecimiento en esta especie, se ensayaron las técnicas de clarificación por inmersión en alcohol, quemado y rotura (*'crack and burn'*) (Christensen, 1964) y el tostado de los otolitos durante diferentes periodos de tiempo a 150° (ICSEAF, 1986).

La lectura directa de los otolitos se llevó a cabo siguiendo la guía para la interpretación de otolitos de *Trachurus capensis* (ICSEAF, 1986) y el manual de Leta y Kheim (1982). Los otolitos fueron observados bajo una lupa binocular (Olympus SZ60 – 8x y 12x), sumergidos en agua bajo un fondo negro. Se utilizó el otolito izquierdo como referencia, pero se situó el derecho a su lado, pues en ocasiones se marcaron mejor las bandas en uno que en el otro, y porque pueden aparecer malformaciones en uno de los dos otolitos. Cuando el otolito izquierdo estaba fracturado, se utilizó como referencia el derecho. La lectura se realizó en la parte del *rostrum*, procurando seguir el anillo hasta el *antirrostrum*, y perdiéndose en muchas ocasiones la continuidad en el borde ventral. La asignación de la edad se hizo en base al número de

anillos de crecimiento anuales, es decir, de *annulli* o sucesión de un anillo opaco y uno claro o hialino.

En base a la suposición de que la fecha de nacimiento es el 1 de enero, al producirse la reproducción entre enero y abril (Capítulo 4) y considerando la fecha de captura y el número de bandas hialinas, se asignó a cada pez una edad (ICSEAF, 1986). Las lecturas se realizaron siempre por la misma persona, dos veces espaciadas en el tiempo por espacio de un mes, sin conocer la lectura anterior, ni la talla del pez. Si dos lecturas de una misma pieza no coincidían, se realizaba una tercera lectura, que en caso de no coincidir con ninguna de las anteriores, clasificaban a ese otolito como ilegible y se descartaba del estudio.

Se agrupó la variable longitud furcal (LF) en grupos de talla de 1 centímetro, y en caso de encontrar un valor perdido, se sustituyó por el correspondiente de la regresión entre LF y la longitud total, o la longitud estándar si también faltaba la anterior. Con los valores de la variable LF categorizados en clases de tallas y las clases de edad, se calculó la longitud media para cada clase de talla y se ajustaron los datos obtenidos a una curva de crecimiento usando la ecuación de von Bertalanfly (Beverton y Holt, 1957),

$$LF_t = L_\infty \left(1 - e^{-k(t-t_0)}\right)$$

donde, L_t es la longitud furcal del pez en el momento de tiempo t , L_∞ es la longitud asintótica, k es la constante de crecimiento y t_0 es un parámetro que se puede interpretar como la longitud del pez a la edad 0, aunque en la mayoría de ocasiones, cuando no se cuenta con el espectro completo de tallas y edades de la población, se convierte en un simple parámetro de ajuste de la curva. Los datos fueron ajustados a la curva mediante un proceso iterativo basado en el algoritmo generalizado de reducción del gradiente (GRG2) (Lasdon y Waren, 1982; Fylstra et al., 1998).

La validación y consistencia de las estimaciones de la edad proporcionadas por la lectura de los otolitos se llevó a cabo mediante dos métodos. Por una parte, se utilizó el Análisis de progresión modal, que utiliza la descomposición de las frecuencias de tallas de cada muestra mensual y hace un seguimiento del incremento de sus modas a lo largo del año.

Para ello se utilizaron los métodos de Bhattacharya (Bhattacharya, 1967) y NORMSEP (Hasselblad, 1966; Pauli & Caddy, 1985) mediante el programa FiSAT II (Gayanilo et al., 2002).

Figura 3.1. Esquema del otolito *sagita* de *Trachurus picturatus* con las medidas tomadas. (Tomado de Dioses (2013) con permiso del autor)

Por otra parte, se utilizó el método de retrocálculo a edades pretéritas, que usa la medida de los diferentes anillos de crecimiento para estimar la talla que tenía el pez cuando se formó cada anillo. Para ello, se utilizó la ecuación de la forma,

$$LF = a \cdot R^2 + b \cdot R + c$$

que relaciona la talla con el radio del otolito (Dioses, 2003). Las medidas se tomaron siguiendo el esquema de la figura 3.1, en el que también se ilustra la forma y la nomenclatura utilizada en la descripción de los otolitos saculares. Para tomar las medidas se utilizó un ocular con micrómetro incorporado, se tomaron las medidas en unidades microscópicas y, posteriormente, se convirtieron a milímetros. Para el cálculo de los parámetros de crecimiento se utilizó el mismo método que el usado con la lectura directa.

La elección de estos métodos de validación se basa en la revisión de Campana (2001), que sitúan el Análisis de progresión modal como uno de los más acertados cuando el presupuesto es limitado y no son viables los métodos de marcado y recaptura. El método de análisis de incrementos marginales no ha sido recomendado en *Trachurus trachurus* (Waldron y Kerstan, 2001), debido al alto grado de indeterminación del margen, por lo que no se utilizó.

En cuanto al método de retrocálculo a edades pretéritas, su utilidad se basa en que reduce el efecto de la selectividad en el muestreo y proporciona consistencia a la interpretación de la secuencia de bandas, aunque no sea propiamente un método de validación (Campana, 2001).

Al elaborar las tablas talla-edad, algunos autores utilizan la longitud furcal, otros la longitud estándar, la longitud total o el peso. Para facilitar el contraste entre unos trabajos y otros se facilitan las relaciones lineales encontradas entre estas variables. Para conocer las relaciones con el peso véase el capítulo 4.

Los cálculos fueron realizados, de forma general, para cada muestra y en conjunto, con el objeto de poder comparar las áreas de muestreo y dar valores globales en las Islas Canarias.

Los análisis estadísticos se llevaron a cabo utilizando las rutinas de los paquetes informáticos SPSS 20, Statistica 12 y Excel 2007.

3.- Resultados

3.1. Descripción de los otolitos y asignación de edades

Los otolitos sagitales (*saggitta*) de *Trachurus picturatus* presentan una forma general similar a la de otras especies del género *Trachurus* (ICSEAF, 1986; Dioses, 2003; Kasapoglu y Duzgunes, 2013; Xie et. al, 2004, Arruda, 1987). Son pequeños (unos 5 mm), alargados y ovalados, presentando en el borde dorsal numerosos surcos, mientras el borde ventral suele ser más liso. El borde ventral forma un *rostrum* puntiagudo que crece a medida que lo hace el pez, y que es recto en el borde dorsal terminando en la *excisura* y el *antirostrum*. Estas dos estructuras forman la abertura al surco acústico (*sulcus acusticus*) en la cara interna, que aparece bien pronunciado, pero no se divide en ostium y cauda. La cara externa es ligeramente convexa, mientras que la cara interna es algo cóncava y se puede distinguir el núcleo de color blanco al iluminarlo con luz reflejada. En el centro del núcleo se suele identificar con facilidad el punto inicial de crecimiento de la estructura o *primordium*.

Se observó que la parte anterior y posterior crecen más rápido, por lo que el otolito va ganado grosor en la zona central, mientras que el borde posterior y el *rostrum* permanecen más finos. Este hecho dificulta la lectura de las primeras bandas hialinas.

La formación de las bandas hialinas sigue un patrón complejo en esta especie, al desdoblarse una banda en múltiples bandas, formarse bandas falsas y dobles. Además, en ocasiones el otolito se muestra muy opaco y no se aprecian las bandas. Este tipo de dificultades en la lectura de los otolitos de *Trachurus picturatus* ya ha sido observado por otros autores, y es similar al que presentan otros congéneres (i.e. *Trachurus capensis* o *Trachurus trachurus*), para los que se han editado publicaciones específicas sobre interpretación de otolitos sagitales, y se han tratado de estandarizar los métodos de lectura mediante recomendaciones, grupos de trabajo e intercambios de material.

Debido a estas dificultades, se exploró la posibilidad de utilizar otras estructuras, como escamas y los otolitos *asteriscus*, pero no se encontró que mejoraran la determinación de la

edad, por lo menos de una forma rápida y directa, por lo que no se descarta que mediante la técnica adecuada puedan ser útiles.

De entre los métodos ensayados para mejorar el contraste de las bandas, sumergir los otolitos en alcohol durante dos horas consiguió aclarar ligeramente las bandas pero disminuyó el contraste. El tostado en el horno a 150 °C durante 40 minutos y posterior inmersión en alcohol fue el método que más hizo resaltar las bandas.

Por otra parte, otros métodos como el de Christensen (1964) (*'crack and burn'*) o el lijado para obtener secciones más finas, no ofrecieron resultados que compensaran el incremento en tiempo y trabajo empleado en llevarlos a cabo, al menos en este primer estudio.

Para la identificación de los *annuli* sobre la cara externa de los otolitos, se consideraron como verdaderas bandas anuales las que se identificaban en la parte posterior y podían seguirse, al menos en buena parte del contorno, e identificarse en el *rostrum*. Se identificaron como bandas hialinas juveniles, que marcan el paso de la vida pelágica a la demersal, aquellas bandas situadas dentro del núcleo central claramente más denso y opaco, y no se contabilizaron como anuales.

Para medir los radios hialinos, se usó el borde exterior de la banda hialina, y las múltiples bandas que suelen aparecer después de ésta, y que le dan un aspecto de banda ancha, se consideraron parte de la banda de crecimiento rápido opaco. Debido a este fenómeno, y a que en muchos de los otolitos se observó que el borde cambia de translucido a opaco a lo largo del borde, no se consideró la naturaleza del borde para la determinación del momento de formación de la banda hialina y se asumió que se forma en invierno.

De los 1578 otolitos examinados, 722 correspondientes a la isla de Gran Canaria y 856 a la de La Palma, se excluyeron 162 por considerarse ilegibles o encontrarse fracturados. De los restantes 1416 otolitos, 572 presentaron concordancia en las lecturas (90,3 %) para las muestras procedentes de Gran Canaria, y 660 (90,6 %) para las muestras procedentes de la isla de La Palma. Estos valores de reproducibilidad en las lecturas están dentro de los valores de referencia de la mayoría de autores (Campana, 2001).

Tabla 3.1 Clave edad-talla construida a partir de la lectura de otolitos para el conjunto de las dos islas.

LF(cm)	Conjunto								
	Clases de edad								
	0	1	2	3	4	5	6	7	Total
<= 11,00	4	0	0	0	0	0	0	0	4
11,01 - 12,00	2	2	0	0	0	0	0	0	4
12,01 - 13,00	2	8	0	0	0	0	0	0	10
13,01 - 14,00	0	27	4	0	0	0	0	0	31
14,01 - 15,00	0	36	32	0	0	0	0	0	68
15,01 - 16,00	0	59	89	0	0	0	0	0	148
16,01 - 17,00	0	60	154	1	0	0	0	0	215
17,01 - 18,00	0	36	110	5	0	0	0	0	151
18,01 - 19,00	0	12	60	19	0	0	0	0	91
19,01 - 20,00	0	9	42	37	0	0	0	0	88
20,01 - 21,00	0	1	62	54	0	0	0	0	117
21,01 - 22,00	0	2	45	63	5	0	0	0	115
22,01 - 23,00	0	0	15	44	1	0	0	0	60
23,01 - 24,00	0	0	5	26	11	0	0	0	42
24,01 - 25,00	0	0	3	13	13	0	0	0	29
25,01 - 26,00	0	0	2	7	14	0	1	0	24
26,01 - 27,00	0	0	0	8	14	3	0	0	25
27,01 - 28,00	0	0	0	1	3	5	4	0	13
28,01 - 29,00	0	0	0	0	2	2	3	0	7
29,01 - 30,00	0	0	0	0	0	1	2	2	5
30,01 - 31,00	0	0	0	0	0	0	2	1	3
31,01 - 32,00	0	0	0	0	1	0	0	0	1
32,01+	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Total	8	252	623	278	64	11	12	4	1252
	11,4	15,9	17,9	21,5	25,1	27,6	28,4	30,4	
	0,77	1,73	2,23	1,97	1,90	0,71	1,48	1,43	

Las edades estimadas variaron entre los 0 y los 7 años. En las tablas 3.1 y 3.2 se presenta la distribución de individuos a los que se les asignó una determinada talla en cada muestra, así como en conjunto, y las longitudes furcales medias obtenidas para cada clase de talla. Los resultados obtenidos son similares en las dos islas, aunque es destacable el bajo número de individuos encontrados en las clases de talla mayores y en tallas inferiores a 11 cm., estos últimos limitados por la selectividad del arte de pesca.

Se determinaron los radios totales y el correspondiente a cada anillo anual en 588 ejemplares, 292 procedentes de Gran Canaria y 296 de La Palma. En la figura 3.2 se representa la relación encontrada entre el radio del otolito y la longitud furcal. Esta curva fue utilizada para retrocalcular las longitudes medias que debieron tener los peces al finalizar la formación de cada anillo hialino identificado como anual.

Tabla 3.2 Clave edad-talla construida a partir de la lectura de otolitos para cada una de las dos islas.

LF (cm)	Gran Canaria										La Palma							
	Clase de edad										Clase de edad							
	0	1	2	3	4	5	6	7	Total	0	1	2	3	4	5	6	7	Total
<= 11,00	1	0	0	0	0	0	0	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3
11,01 - 12,00	0	1	0	0	0	0	0	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	3
12,01 - 13,00	0	0	0	0	0	0	0	0	2	8	0	0	0	0	0	0	0	10
13,01 - 14,00	0	3	1	0	0	0	0	4	0	24	3	0	0	0	0	0	0	27
14,01 - 15,00	0	6	14	0	0	0	0	20	0	30	18	0	0	0	0	0	0	48
15,01 - 16,00	0	13	7	0	0	0	0	20	0	46	82	0	0	0	0	0	0	128
16,01 - 17,00	0	14	27	1	0	0	0	42	0	46	127	0	0	0	0	0	0	173
17,01 - 18,00	0	24	29	1	0	0	0	54	0	12	81	4	0	0	0	0	0	97
18,01 - 19,00	0	8	42	14	0	0	0	64	0	4	18	5	0	0	0	0	0	27
19,01 - 20,00	0	6	34	23	0	0	0	63	0	3	8	14	0	0	0	0	0	25
20,01 - 21,00	0	1	39	31	0	0	0	71	0	0	23	23	0	0	0	0	0	46
21,01 - 22,00	0	2	28	29	4	0	0	63	0	0	17	34	1	0	0	0	0	52
22,01 - 23,00	0	0	10	24	1	0	0	35	0	0	5	20	0	0	0	0	0	25
23,01 - 24,00	0	0	5	21	11	0	0	37	0	0	0	5	0	0	0	0	0	5
24,01 - 25,00	0	0	3	13	13	0	0	29	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
25,01 - 26,00	0	0	2	7	14	0	0	23	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
26,01 - 27,00	0	0	0	8	13	2	0	23	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2
27,01 - 28,00	0	0	0	1	3	5	4	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
28,01 - 29,00	0	0	0	0	2	2	3	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
29,01 - 30,00	0	0	0	0	0	0	2	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
30,01 - 31,00	0	0	0	0	0	1	1	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
31,01 - 32,00	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
32,01+	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total	1	78	241	173	62	9	10	578	7	174	382	105	2	2	2	0	674	
LF media	10,9	17,0	19,1	21,9	25,2	27,5	28,4	30,4	11,5	15,5	17,1	21,0	24,0	28,1	28,2			
S.D.		1,78	2,33	2,19	1,85	0,51	1,05	1,43	0,80	1,47	1,80	1,40	3,89	1,56	3,75

Figura 3.2. Regresión cuadrática de la longitud furcal frente al radio de los otolitos para cada una de las muestras. En el gráfico se muestran las relaciones y el coeficiente de regresión (r^2).

La transformación realizada sobre la variable correspondiente al radio de los otolitos redujo muy eficazmente la correlación que existía con la longitud furcal (de 0,927 a -0,048), y la prueba de Student mostró que la longitud media de los radios de los otolitos de la muestra obtenida de Gran Canaria es ligeramente superior que la de La Palma (t de Student = 2,318; $p=0,021$) (tabla 3.3.).

Figura 3.3. Regresiones lineales de los radios de los anillos observados (R_n) y el núcleo de los otolitos, frente al radio total del otolito para especímenes con 5 anillos.

Tabla 3.3. Media de los radios de los otolitos encontrada en cada isla.

Isla	N	Media	S.D.	Error típico
Gran Canaria	292	3,0086	0,18228	0,01067
La Palma	296	2,9720	0,19961	0,01160

Aunque se observa que las curvas resultantes de la regresión del radio frente a la longitud furcal son similares, se usó la expresión obtenida de cada conjunto de datos para obtener las longitudes retrocalculadas a partir de los radios medidos en los anuli de cada otolito.

Los datos obtenidos de las medidas de los radios hialinos, confirman la consistencia de las estimaciones realizadas, y la existencia de un patrón en la formación de los anillos (Tablas 3.4. y figura 3.3). Al obtener regresiones lineales de las marcas observadas frente al radio del otolito, aunque se hace evidente que existen valores que se han estimado erróneamente dentro de un grupo de edad y se observa una clara tendencia entorno a un valor medio, y una progresión en los valores de la constante de la regresión que varía más durante el primer año de vida y en la formación del núcleo, y va siendo menor o prácticamente se mantiene invariante a medida que el individuo va teniendo mayor edad.

Los histogramas de frecuencia (figura 3.4) muestran la distribución de longitudes de los diferentes radios, donde se observa como la diferencia entre radios se va reduciendo, siendo más acusada entre los dos primeros radios (R1 y R2). Se ha incluido la medida del núcleo del otolito, que no se corresponde con un anillo si no con el radio de la zona opaca central.

Los valores obtenidos para los parámetros de crecimiento (tabla 3.5) mediante ambos cálculos son parecidos, lo que muestra la consistencia en las lecturas realizadas. Las diferencias encontradas pueden deberse a que el método de retrocálculo subestima la longitud al medir radios que pueden no haberse completado en el momento de la captura.

Tabla 3.4. Tallas retrocalculadas para cada muestra y para el conjunto de ambas. LF media en cm.

Edad	Gran Canaria							
	n	Annuli						
		Núcleo	1	2	3	4	5	6
1	32	10,92						
2	83	11,34	17,12					
3	82	11,05	17,04	20,48				
4	53	11,07	17,70	20,69	23,53			
5	21	11,14	17,33	20,53	23,31	25,96		
6	14	11,27	16,38	19,88	22,16	24,77	27,28	
7	5	12,44	16,19	18,45	21,09	23,82	25,93	28,97
n		292	258	175	93	40	19	5
LF Media		11,32	16,96	20,01	22,52	24,85	26,61	28,97
S.D.		1,31	1,27	1,15	1,17	1,23	1,24	1,00

Edad	La Palma						
		Annuli					
		Núcleo	1	2	3	4	5
1	68	11,28					
2	115	11,17	17,11				
3	103	11,61	17,04	20,26			
4	2	12,06	15,65	18,57	23,06		
5	1	12,30	15,87	18,80	21,09	24,59	
6	1	11,36	16,84	19,79	22,30	24,33	26,91
7							
n		296	222	107	3	2	1
LF Media		11,63	16,50	19,36	22,15	24,46	26,91
S.D.		1,77	1,24	1,09	0,72	0,13	0,00

Edad	Conjunto							
	n	Annuli						
		Núcleo	1	2	3	4	5	6
1	100	10,98						
2	198	11,11	17,11					
3	185	11,25	17,04	20,46				
4	55	11,30	17,71	20,62	23,43			
5	22	11,38	17,35	20,46	23,13	25,74		
6	15	11,45	16,53	19,91	22,15	24,64	27,08	
7	5	12,63	16,32	18,53	21,08	23,71	25,72	28,62
n		588	480	282	96	42	20	5
LF Media		11,44	17,01	20,00	22,45	24,70	26,40	28,62
S.D.		1,57	1,26	1,13	1,16	1,20	1,22	1,00

Las figuras 3.5 y 3.6 muestran las curvas ajustadas mediante ambos métodos, y se aprecia que mediante el retrocálculo las curvas se comportan de una forma más similar entre las muestras de ambas islas. También se infiere que los valores reales requieren de un muestreo más amplio de las tallas inferiores a 12 cm de longitud furcal, para poder representar el crecimiento a lo largo de toda la vida del pez.

Los valores difieren ligeramente entre islas, creciendo más rápido en Gran Canaria (mayores valores de k) y alcanzando antes la longitud asintótica.

Figura 3.4. Distribución de frecuencias de los diferentes *annuli* medidos. La primera figura representa el núcleo del otolito.

Figura 3.5. Curvas de crecimiento obtenidas a partir de la lectura directa.

Figura 3.6. Curvas de crecimiento obtenidas a partir de las longitudes retrocalculadas.

Tabla 3.5. Parámetros de la ecuación de crecimiento de Von Bertalanffy mediante cada uno de los dos métodos utilizados.

Lectura directa	Gran Canaria	La Palma	Conjunto	r^2
L_{∞} (cm)	36,839	64,294	42,116	0,9916
k (años ⁻¹)	0,192	0,068	0,139	0,9860
to (años)	-1,428	-2,406	-1,764	0,99179416
n	572	660	1232	
Retrocálculo	GC	LPA	Total	r^2
L_{∞} (cm)	46,357	57,736	43,753	0,9986
k (años ⁻¹)	0,103	0,072	0,111	0,9998
to (años)	-2,968	-3,147	-2,943	0,9987521
n	296	292	588	

En la figuras 3.7 a 3.11 se muestra la asignación de edades propuesta en el presente estudio mediante un conjunto de fotografías de referencia que pueda servir para futuras correcciones y comparaciones. En algunas se puede apreciar la presencia de anillos dobles (fig. 3.8 y 3.11) y de múltiples bandas (figs. 3.9 y 3.10), lo que dificulta la estimación de la edad, siendo en ocasiones complicado determinar qué anillos son verdaderos y cuales falsos. Las medidas de los radios, ayudan a mostrar un patrón e identificar esos anillos, pero siempre queda una cierta incertidumbre. También es posible apreciar la dificultad de determinar el tipo de borde.

Figura 3.7. Otolitos clasificados en el grupo 0. Se puede apreciar fácilmente el primordium y el borde hialino de un anillo juvenil (LF=11 cm, R=1,75 mm).

Figura 3.8. Otolitos clasificados en el grupo 1 (izquierda, LF=16 cm R=2,64 mm) y 2 (derecha, LF 15.1 cm R=2,51 mm). Se ha indicado con flechas lo que se interpreta como un anillo doble.

Figura 3.9. Otolitos clasificados en el grupo 3 (izquierda, LF=21,3 cm R=3,58 mm y derecha, LF 22.3 cm R=3,4 mm). *Annuli* indicados con flechas.

Figura 3.10. Otolitos clasificados en el grupo 4 (24,8 cm R=3,51 izquierda y 24,3 cm R=3,6 mm derecha). *Annuli* indicados con flechas.

Figura 3.11. Otolitos clasificado en el grupo 5 (LF 24 cm R=3,7 mm) y otolito *asteriscus* (R= 0,8 mm derecha). Se ha señalado la presencia de múltiples bandas. El segundo anillo se interpretó como doble. La línea horizontal en el *rostrum* señala el agrupamiento de varios anillos.

3.2. Progresión modal de frecuencias

En las figuras 3.12 a 3.14 se muestran las curvas de crecimiento obtenidas por el método de progresión modal basado en los incrementos mensuales en las modas de las diferentes cohortes identificadas. Los parámetros de crecimiento obtenidos (tabla 3.6), coinciden con los dados anteriormente, pero no así los de La Palma, que presenta una tasa de crecimiento (k) algo mayor (3,3 frente a 0,068).

Si se observan las distribuciones de frecuencias de la figura 3.15, se puede apreciar que se trata de distribuciones multimodales, presentando diversidad de modas y haciéndose difícil seguirlas durante el año. Este hecho es debido a la extensión temporal del periodo reproductivo, que produce diferentes cohortes a lo largo del mismo año, e incluso podría ser debido al reclutamiento de migrantes procedentes de otras localizaciones a través de, por ejemplo, filamentos de aguas frías procedentes de África o con la corriente de Canarias (Rodríguez *et al.*, 2000; Moyano, 2007; Brochier *et al.*, 2008).

Tabla 3.6. Parámetros del crecimiento para cada isla y en conjunto.

NORMSEP	Gran Canaria		La Palma		Conjunto	
		S.E.		S.E.		S.E.
L_{∞} (cm)	37,75	5,96	35,50	2,11	37,47	3,64
k (años ⁻¹)	0,18	0,06	0,33	0,04	0,15	0,03
to (años)	-0,37	0,59	0,96	0,10	-0,83	0,43

Figura 3.11. Curva de crecimiento obtenida mediante el método NORMSEP para el conjunto de las dos muestras.

Figura 3.13. Curva de crecimiento obtenida mediante el método NORMSEP para la muestra de Gran Canaria.

Figura 3.14. Curva de crecimiento obtenida mediante el método NORMSEP para la muestra de La Palma.

Figura 3.15. Ajuste de la curva de crecimiento a la distribución de frecuencias mensuales para Gran Canaria (arriba), La Palma (centro) y en conjunto (abajo)

3.1. Relaciones de talla

Las relaciones entre las diferentes variables usadas más frecuentemente para caracterizar la talla de los peces se muestran en la tabla 3.7. Las rectas de regresión muestran un alto grado de correlación con los datos.

Tabla 3.7. Relaciones entre las variables morfométricas más comunes para la talla.

Relación morfométrica	Muestra	n	Ecuación	r ²	S.E. de b (95% I.C.)
L _F -L _T	Gran Canaria	617	$L_T = 0,230 + 1,102 \cdot L_F$	0,994	0,003 (1,095 - 1,109)
	La Palma	768	$L_T = 0,389 + 1,092 \cdot L_F$	0,996	0,004 (1,085 - 1,100)
	Conjunto	1386	$L_T = 0,263 + 1,100 \cdot L_F$	0,997	0,002 (1,096 - 1,104)
L _F -L _S	Gran Canaria	663	$L_S = 0,008 + 0,934 \cdot L_F$	0,998	0,002 (0,930 - 0,939)
	La Palma	791	$L_S = -0,325 + 0,951 \cdot L_F$	0,991	0,003 (0,944 - 0,957)
	Conjunto	1455	$L_S = -0,157 + 0,942 \cdot L_F$	0,995	0,002 (0,938 - 0,945)
L _T -L _S	Gran Canaria	618	$L_S = -0,096 + 0,844 \cdot L_T$	0,989	0,04 (0,838 - 0,851)
	La Palma	788	$L_S = -0,490 + 0,862 \cdot L_T$	0,979	0,04 (0,853 - 0,870)
	Conjunto	1407	$L_S = -0,290 + 0,852 \cdot L_T$	0,988	0,02 (0,847 - 0,857)

4. Discusión

Los resultados obtenidos muestran que el crecimiento de *Trachurus picturatus* en las Islas Canarias es rápido durante los tres primeros años de vida, alcanzando más de la mitad de su talla asintótica, y es especialmente rápido durante el primer año de vida. A partir del tercer año, el incremento anual en talla va siendo cada vez menor. Este patrón de crecimiento debe estar relacionado estrechamente con la edad de primera madurez sexual, o maduración masiva, que se produce en torno a los 23 cm LF (véase capítulo 4), invirtiendo de ahí en adelante parte de su vida en el desarrollo de las estructuras reproductoras (Campana, 1999).

Los hábitos tróficos también cambian; los juveniles pasan un mayor tiempo de su vida en la columna de agua, alimentándose de pequeños invertebrados, principalmente copépodos y eufausiáceos, y al crecer pasan a tener hábitos pelágico-demersales, habitando cerca del fondo durante el día, para alimentarse de presas mayores (juveniles y larvas de peces) durante la noche en aguas más someras (véase capítulo 3).

Estos cambios drásticos en la vida de los peces, pueden ser los responsables de la variabilidad de anillos presentes en sus otolitos (Morales-Nin, 1989). Además, hay que tener en cuenta que uno de los factores que se suele atribuir con mayor frecuencia a la formación alterna de anillos de crecimiento es el cambio en la temperatura del agua. En Canarias, las temperaturas medias anuales superficiales del agua del mar varían entre 18 °C en invierno, coincidiendo con la época de freza, y 24 °C en verano, normalmente con máximos en agosto-septiembre. Sin embargo, la isoterma a 300 metros varía apenas un grado a lo largo del año, en torno a 15 °C, lo que convierte las aguas profundas de las plataformas insulares, hábitat diurno de esta especie, en un ambiente mucho más estable a lo largo de año.

Se desconoce en qué momento pasa *Trachurus picturatus* de una vida predominantemente pelágica superficial a una de tipo pelágico-demersal, pues no existen estudios al respecto. Suena tentadora la idea de que pudiera coincidir con la formación del núcleo del otolito, en torno a los 11 cm (LF), o con alguno de los anillos juveniles que suelen

existir antes o después de éste. En este sentido, Deudero *et al.* (1999) y Castro *et al.* (1999) observaron que grupos de entre 4 y 14 cm de longitud total, se asociaban a objetos de agregación pelágicos durante periodos relativamente largos de tiempo en aguas de Mallorca y Gran Canaria. De igual modo, se han observado individuos de pequeña talla, entre 2 y 8 cm en torno a arrecifes artificiales someros (20-30 m) en aguas de Canarias (Castro-Hernández *et al.*, 2010), por lo que parece probable que coincidan ambos eventos, aunque no se puede descartar que el paso se produzca cuando el pez alcanza la madurez sexual (LT = 22-23 cm).

De igual manera, la variabilidad en la formación de los anillos de crecimiento, formando en muchas ocasiones multibandas, podría estar asociado migraciones tanto verticales como horizontales (Shaboneyev, 1979; Kotlyar, 1989). Así, la tendencia de esta especie a asociarse a frentes térmicos en busca de alimento, en zonas donde las corrientes hacen ascender los nutrientes, produce que esta especie se halle muy expuesta a las variables ambientales cambiantes del medio, y pueden ser la causa última de la estructura del otolito.

Los parámetros de crecimiento y las relaciones entre las variables de talla obtenidos en este estudio son similares a los hallados por otros autores en aguas de su distribución atlántica y mediterránea. En la tabla 3.8 se muestran los parámetros proporcionados por diversos autores. Hay que ser precavido al observar las diferencias existentes entre los distintos autores, incluso en estudios de la misma localidad, pues variaciones en el rango de tallas podrían explicar las discrepancias en las estimaciones de los parámetros de crecimiento (King, 1995). Este último aspecto es extrapolable a las diferencias encontradas entre las dos islas. Parece que existen contradicciones en el crecimiento entre las dos localidades estudiadas, encontrándose un crecimiento más lento en La Palma y una longitud asintótica menor. Las diferencias en la cantidad de alimento y las condiciones ambientales y batimétricas existentes entre las islas podrían explicar estas discrepancias, pero de momento, dado que se encontró una menor proporción de los individuos de mayor talla en La Palma, no nos atrevemos a asegurarlo.

Es importante señalar que los resultados no permiten inferir tallas inferiores o superiores a las del rango de tallas utilizados. Por ello, se hace necesario realizar nuevos estudios que abarquen todo el espectro de tallas, sobre todo durante el primer año de vida. Ésto ofrecería un mejor ajuste a la realidad biológica del crecimiento en sus primeras etapas de vida (Bagenal y Tesch, 1978; Pepin, 1995). Para ello, una campaña de prospección bien focalizada a obtener individuos en esas tallas permitiría subsanar este problema.

Tabla 3.8. Parámetros de crecimiento de diversos autores.

Autor	Localidad	Rango de tallas	Medida	n	L_{∞} (cm)	k (años ⁻¹)	t_0 (años)
Este estudio (Conjunto)	Canarias	10,3 – 32,3	LF	1232	42,1	0,139	-1,764
Isidro (1990)	Azores	12 - 43	LF	516	52,9	0,2	-0,23
Jesús (1992)	Madeira	10 - 41	LT	489	44,3	0,316	-
Vasconcelos <i>et al.</i> (2006)	Madeira	17 - 46	LT	578	42,3	0,161	-2,56
Cefali <i>et al.</i> (2004)	Grecia	8,9 – 38,3	LF	-	38,4	0,22	-1,79
García <i>et al.</i> (2015)	Azores	10 – 54,2	LF	1420	62,1	0,08	-3,11

En la tabla 3.8. se puede observar como en Canarias no hemos encontrado peces tan grandes como en lo realizados en otras áreas. Concretamente, García et al. (2013) encontró peces de 54,2 cm (LF), que están muy cerca a la talla máxima que se supone para la especie (Smith-Vaniz, 1984).

En Canarias, es posible que esta especie no llegue a alcanzar esas tallas, o que simplemente esas tallas no abunden en las zonas donde se produce la pesca. Varios autores han señalado que los individuos de mayor talla realizan migraciones tróficas y se suelen encontrar en los bancos submarinos someros, en zonas alejadas de costa (Shaboneyev, 1979; García et al., 2015). Este tipo de comportamiento, en caso de reproducirse en Canarias, explicaría la baja frecuencia de ocurrencia de los individuos de tallas mayores, y supondrían que las islas son una zona de crecimiento y reclutamiento para los juveniles, a la que vuelven algunos (o todos) los adultos para frezar.

Los resultados obtenidos en la medida de los radios de los otolitos y de los diferentes *annuli* también resultaron similares a los dados por otros autores (Kerstan, 1985; Vasconcelos *et al.*, 2006), y el retrocálculo confirmó la consistencia en las lecturas (Campana, 1990, Francis, 1990).

La dificultad en la lectura de los otolitos de *Trachurus picturatus* ha sido también constatada por otros autores, (Isidro, 1990; Jesús, 1998; Vasconcelos *et al.*, 2006) y para otras especies del género (Abaunza *et al.*, 2003; Karlou-Riga, 2000). En el presente estudio la identificación de las bandas resultó consistente, como muestran los valores de reproducibilidad en las lecturas (90 %). Sin embargo es importante señalar la diferencia entre la precisión de las lecturas, es decir el conjunto de criterios mediante los que el observador identifica los *annuli*, de la exactitud de las estimaciones de la edad real de pez. En este sentido, Campana (2001) hace una interesante revisión de los métodos de validación en los estudios de crecimiento usando otolitos, y señala que un determinado método puede ser muy preciso pero al mismo tiempo poco exacto en la estimación real de la edad. Además, el método utilizado conlleva implícito un error derivado de la unidad mínima de tiempo utilizado, el año.

Por último, remarcar que las medidas de edad están sujetas a diferentes fuentes de error, y que los resultados pueden variar en función del método que se emplee. Esto es especialmente claro en los cálculos hechos mediante el método de progresión modal, y es fácilmente explicable debido a la distribución multimodal que presentan las capturas. Una elección errónea de la moda producirá estimaciones por encima o por debajo de los incrementos mensuales en talla y, por tanto, repercutirá en el error producido por el método. El método de progresión modal es especialmente útil cuando hallamos modas claras en la pesquería y podemos seguir las diferentes cohortes nítidamente, de forma ideal, a lo largo de varios años o, en ocasiones, cuando se produce una cohorte excepcionalmente abundante.

Otra fuente de error en el cálculo de la edad es debido a la introducción inicial de los parámetros, que puede producir estimaciones diferentes proporcionadas por el algoritmo informático, en función de qué valores elijamos para comenzar las iteraciones. Este último

problema es mucho menor usando el algoritmo GRG2, que converge mucho más eficazmente hacia los parámetros que mejor se ajustan a los datos (Lasdon y Waren, 1981).

Los resultados obtenidos permitirán tener una primera referencia del crecimiento de *Trachurus picturatus* en las Islas Canarias, y pueden ser comparados con los obtenidos en otras áreas de la distribución geográfica de la especie. Para obtener resultados más precisos, sería necesario obtener individuos dentro de todo el rango de tallas, sobre todo del primer año de vida, y lograr una validación inequívoca en la interpretación de la formación de los anillos de crecimiento. Los métodos de marcado y recaptura, o el conteo de incrementos diarios, pueden suponer un importante avance en futuros estudios.

Capítulo 4. - Reproducción

1.- Introducción

A través de la reproducción es posible la perpetuación de las especies, y es uno de los procesos que condiciona la vida de los peces. Su importancia es tal que para algunas especies (e.g. las del género *Oncorhynchus*,) el evento reproductivo supone el objetivo final de sus vidas (Svetovidov, 1989).

En el caso de los peces, las variedades y estrategias existentes para hacer efectiva la reproducción son muy diversas. De hecho, dentro de los vertebrados, se puede afirmar que el grupo formado por los peces es el más diverso en lo que a estrategias reproductivas se refiere (Nelson, 2006; Murua, 2014). Éstas comprenden desde los patrones estacionales de alimentación, optimizando el acoplamiento a las condiciones del medio y a las variaciones en la abundancia de recursos, hasta las distintas estrategias de implicación energética en la puesta de huevos. La freza puede ser liberada de forma masiva, generalmente al medio a su suerte, o de forma más reducida pero con mayor cuidado parental, pasando por las distintas estrategias en los periodos de gestación y tipos de reproducción (ovípara, ovovivípara o vivípara). También se incluyen aquí las estrategias de equilibrio entre sexos (hermafroditismo, proterandria , proteroginia, gonocorismo), la sincronización del proceso reproductivo y el comportamiento sexual (Devlin y Nakahama, 2002; Black y Grover, 2003).

Por ello, debido a su complejidad dentro del delicado equilibrio de los ecosistemas marinos, la reproducción merece que se alcance un entendimiento profundo de todos sus mecanismos, para poder conocer sus implicaciones en toda su extensión.

Existen razones prácticas que justifican el estudio de la reproducción de los peces, relacionadas no sólo con los aspectos económicos de la explotación pesquera, sino también con la creciente demanda proteica de una población que no para de crecer; la humana (Delgado et al., 1999, FAO, 2002 (b)). En consecuencia, resulta imperativo entender correctamente la biología reproductiva de las especies explotadas en el ambiente marino, de forma que podamos gestionar correctamente su explotación y prevenir posibles impactos.

Además, como integrantes de nuestros ecosistemas marinos, los peces se están convirtiendo, cada vez de una forma más importante, en bioindicadores de la salud del planeta, en lo que respecta a degradación y destrucción de hábitats (Harris, 1995; Simon, 1999; Beatty y Morgan, 2010). Por ello, cuando la capacidad reproductora de las poblaciones de peces se ve comprometida, se hace necesario comprender su dinámica natural y las características de sus ciclos vitales, entre las que se encuentran las estrategias y mecanismos reproductivos (Devlin y Nakahama, 2002).

Entre los estudios relacionados con la reproducción, el análisis de las gónadas es el más ampliamente utilizado para establecer la naturaleza del ciclo reproductivo, la época de freza, la proporción de la población que conforma el stock reproductor, y la talla o edad a la que se alcanza la primera madurez sexual (Ref.). Ésta última, junto a las tasas de mortalidad y de crecimiento, constituyen los principales factores utilizados en los modelos de dinámica de poblaciones (Ricker, 1977; He, 1999; Niedland 2007). Al conocer los aspectos relacionados con la reproducción, podemos dar explicación, en gran parte, a las variaciones en abundancia de las poblaciones tanto en el tiempo como en el espacio, y evaluar el éxito o el fracaso del reclutamiento (Trippel, 2005). Además, estos aspectos son utilizados por las distintas Administraciones para establecer medidas de conservación en la gestión de los stocks pesqueros, como son el establecimiento de tallas mínimas de captura, épocas de veda, y el acotamiento de zonas de pesca entre otras, y por tanto, resultan fundamentales en el estudio de cualquier recurso sometido a explotación (Gulland, 1974; 1977; Guerra-Sierra y Sanchez-Lizaso, 1998).

La especie objeto de estudio, *Trachurus picturatus*, es capturado en las Islas Canarias por la flota artesanal mediante artes de cerco (traíñas) y es utilizado principalmente como cebo y para el consumo fresco. La talla mínima establecida por la Administración para su captura es de 12 cm. (*Decreto 155/1986, de 9 de octubre, por el que se establecen las tallas mínimas para la captura de peces en aguas interiores del Archipiélago Canario*), y la luz de malla mínima de 12 cm. (*Orden APA/677/2004, de 5 de marzo, por la que se regula la pesca con artes de cerco en el Caladero Nacional de Canarias*) pero no se ha publicado ningún informe o estudio que

justifique ese valor. Asimismo, las referencias en la literatura científica son muy escasas, y en muchas ocasiones se puede haber confundido con *Trachurus trachurus* debido a sus semejanzas morfológicas y a que en ocasiones son pescados juntos (Lloris y Moreno, 1995; Kochzius *et al.*, 2008). En este mismo sentido, el Consejo Internacional para la Exploración del Mar (ICES) lleva recomendando el establecimiento de medidas de conservación específicas para *Trachurus picturatus* desde hace varios años en el Atlántico Norte, pero por el momento no se han iniciado estudios que permitan su establecimiento con rigor, advirtiendo que se desconocen datos sobre la biomasa de adultos, ya que las pesquerías están orientadas hacia los juveniles (ICES, 2014).

Las primeras referencias que se encuentran sobre reproducción para esta especie hacen mención principalmente a épocas de freza en el área del Atlántico centro-oriental, incluidas las Islas Canarias (Shaboneyev, 1973, 1978, Bukatin *et al.*, 1981). Así, Shaboneyev, (1973; 1978) encuentra que a partir de 18,5 - 20 cm. los peces ya son maduros, estableciendo la época de puesta entre invierno y primavera, lo que extiende a áreas de Portugal, Azores, Canarias, así como en los montes submarinos Meteor, Irving, Dacia, Concepción y Gettisburg, y en la plataforma africana. Según este autor, los peces adultos se separan de los juveniles durante la freza, para concentrarse en los bancos submarinos alejados de la costa, y la puesta se realiza en varios pulsos. Por su parte, Bukatin *et al.* (1981), hallan que la puesta se produce desde enero hasta mayo en la costa del Sahara y en Canarias, mientras que en Azores se produce en mayo.

Los trabajos de Arkhipov *et al.*, (2001) y García *et al.*, (2015), se centran en el área de las islas Azores (Área ICES Xa2), y coinciden en que la época de freza se da entre diciembre y mayo. García *et al.*, (2015) estima, además, que el 50 % de los individuos maduran cuando alcanzan una longitud furcal de 27,7 cm. para las hembras y de 28,8 cm. para los machos. Por otra parte, en Madeira, Jesús (1992) y Faría y Vasconcelos (2008) aportan datos similares en cuanto a la época de freza, pero obtienen una talla de primera maduración sexual menor (21 cm. de longitud total).

Entre los pocos trabajos centrados en las Islas Canarias, Jurado-Ruzafa y García Santamaría (2012) encuentran que la época de freza se produce entre enero y abril, y calculan un valor para talla de primera maduración sexual de 22,79 cm. en la isla de Tenerife

Fuera de la región atlántica, en el Mediterráneo, concretamente en la zona costera de Barcelona, Casaponsa i Roca (1993) encuentra que la puesta se produce entre abril y agosto, aunque concluye que la muestra encontrada está integrada por individuos de escasa talla segregados de los bancos de puesta y que no es representativa de la población, al haber encontrado muy pocos individuos maduros. Este último autor, también hace una estimación de la fecundidad máxima teórica (72.712 huevos) y mide el diámetro de los oocitos, que resulta estar entre 150 y 500 micras, siendo más frecuentes los de 300 micras.

El presente trabajo aporta mayor información sobre los procesos involucrados en la reproducción de *Trachurus picturatus* en las Islas Canarias, estimando ojivas de madurez por talla, la talla media de primera madurez sexual, la proporción entre machos y hembras, y la época de freza, dando valores que sirvan de referencia para el Archipiélago en conjunto, así como para cada una de las islas de muestreo, Gran Canaria y La Palma.

2.- Material y método

Se obtuvieron 1578 muestras procedentes de capturas comerciales de los puertos de Santa Cruz de La Palma y Tazacorte, en la isla de La Palma (856 ejemplares) y del puerto de Arguineguín, Gran Canaria (722 ejemplares), entre enero de 2000 y marzo de 2001, y entre enero y abril de 2002. De estos, 633 individuos presentaron gónadas apreciables a simple vista. Todos los ejemplares fueron capturados mediante artes de cerco (traíñas) por barcos de la flota artesanal.

Las muestras fueron trasladadas al laboratorio, donde a cada ejemplar se le tomó el peso total (P), el peso eviscerado (PE) y el peso del hígado (PH) mediante una balanza digital con una precisión de 0,01 gramos. Asimismo, se obtuvo la longitud total (LT) con un ictiómetro hasta el milímetro más próximo ($\pm 0,01$ cm).

Mediante una incisión en la zona ventral, se extrajeron las gónadas, a las que se asignó el sexo y un valor de madurez sexual de forma macroscópica, utilizando una escala de madurez sexual de cinco estadios modificada de las escalas de madurez usadas por diversos autores para *Trachurus trachurus* (Macer, 1971; Abaunza et al., 2003; Costa y Pissarra, 2004) (Tabla 4.1.). Las gónadas extraídas, se pesaron con una balanza digital y una precisión de 0,01 gramos, y se metieron en frascos de plástico que fueron convenientemente etiquetados y preservados en formol tamponado al 2%.

Se seleccionó una muestra de 10 gónadas, correspondientes a machos y hembras de cada estadio de madurez sexual, para realizar una descripción histológica y comprobar la idoneidad de la asignación macroscópica de estadios de madurez sexual. Las muestras se fijaron en una solución de glutaraldehído al 5% tamponado con cacodilato de sodio 0,1M y sacarosa 0,25M, durante 4 horas (ph 7,4). Posteriormente se realizaron cuatro lavados, de 30 minutos, en una solución de cacodilato de sodio 0,1M y concentraciones decrecientes de sacarosa (0,25 M, 0,125 M, 0,0625 M y 0 M). Seguidamente, las gónadas se deshidrataron y pre-infiltraron en una solución 1:1 de alcohol 80% y la solución de infiltración del kit de historesina de la marca Leica (0,5 gr. de activador en 50 ml de Basic Resin^{MR}), a las que se

hizo el vacío durante 10 minutos, y se mantuvo en el desecador toda la noche. Una vez retiradas de la solución, se sumergieron en la solución de infiltración durante dos horas, y finalmente se incluyeron en los bloques de montaje en resina de glicol metacrilato (GMA, Historesin^{MR}, Gerrids y Smith, 1983), donde se dejaron toda la noche. Los bloques obtenidos se cortaron con un microtomo con cuchilla de tungsteno, (marca Reichter-Jung, modelo 2050) en secciones de 5 micras, se recogieron en portas de vidrio.

Las muestras, secas y adheridas a los portas, se tiñeron en una solución de azul de toluidina y bórax al 1% durante 1 minuto, se lavaron con agua destilada y se dejaron secar al aire. Se calculó la proporción de sexos en cada muestra, así como en conjunto, y se evaluaron las diferencias mensuales entre islas mediante un test de chi-cuadrado (Sokal y Rohlf, 1981).

Tabla 4.1. Escala macroscópica de maduración sexual utilizada.

Estadio	Hembras	Machos
<i>Inmaduro</i>	Gónadas finas y pequeñas en relación al tamaño del cuerpo. Transparentes, blancas o de color claro. Sexo difícilmente distinguible.	
<i>Desarrollo</i>	Ovarios pequeños, redondeados y rosados. Los oocitos no son apreciables a simple vista, excepto en algunos adultos en recuperación.	Testículos alargados, finos y aplanados en sus puntas, con una forma lobulada. Color blanco opaco.
<i>Maduración</i>	Ovarios más o menos cilíndricos, anaranjados ocupando menos de dos terceras partes de la cavidad abdominal. Oocitos pequeños apreciables a simple vista.	Testículos mayores que en el estadio II, de color blanquecino o crema y forma más o menos romboidal.
<i>Maduro</i>	Ovarios grandes, naranja-rosado, ocupando dos terceras partes de la cavidad abdominal. Muchos oocitos apreciables a simple vista. Membrana ovárica muy fina y se observan algunos vasos sanguíneos superficiales. Los huevos fluyen fácilmente al presionar el abdomen.	Testículos grandes, de forma bien lobulada, ocupando dos terceras partes de la cavidad abdominal. Color cremoso y brillante. El esperma fluye con una ligera presión del abdomen.
<i>Postfreza</i>	Ovarios grandes, naranjas, pero más contraídos que en el estadio anterior. Oocitos grandes apreciables a simple vista. Una gran vascularización del ovario le da un aspecto oscurecido.	Testículos grandes bien formados, ocupando el largo del abdomen pero algo más contraídos que en el estadio anterior. De color crema oscurecido, presentando algunos vasos sanguíneos gruesos.

Para obtener la talla de primera madurez sexual (L_{50} , longitud a la que el 50% de los individuos se encontraron en los estadios considerados 'activos'), se calculó la proporción de individuos 'activos' para cada clase de talla de 0,5 cm., en conjunto y por sexos, durante el periodo de freza. Debido a que el tamaño de la muestra de individuos maduros resultó ser insuficiente, una vez una vez analizados todos los meses del año 2000 y determinado el periodo de freza, se utilizó el total de individuos obtenidos durante los años 2000, 2001 y 2002, sin distinguir entre islas.

Las proporciones obtenidas para cada talla (P_i), se ajustaron a curvas de crecimiento de tipo logístico (ojivas de maduración) (King, 1995). El ajuste se realizó mediante el método iterativo de optimización de la suma de residuos al cuadrado, usando la siguiente expresión:

$$P_i = \frac{1}{1 + e^{-\alpha(L_i - L_{50})}}$$

donde α es la pendiente de la curva, L_i se corresponde con las clases de talla de 0,5 cm. y L_{50} es la longitud a la que se encontró 'activos' al 50% de los individuos.

Para determinar el periodo de freza, se utilizó la evolución de las proporciones de individuos en cada estadio de madurez sexual y las medias mensuales del índice gonadosomático (IGS) como indicador de la intensidad en el período de freza (Macer, 1974; Kerstan, 1985; Abaunza et al. 1995; Karlou-Riga y Enconomidis, 1991), a través de la siguiente fórmula, en la que PG es el peso de las gónadas y P es el peso del ejemplar:

$$IGS = 100 \frac{PG}{(P - PG)}$$

Para evaluar la condición fisiológica de los ejemplares se utilizó el índice hepatosomático (IH) y el factor de condición (K). El índice hepatosomático, se calculó de la siguiente forma (Castro, 1989):

$$IH = 100 \cdot PH/PE$$

Para calcular el factor de condición, se obtuvo primero la relación talla-peso ajustada a un modelo potencial (Le Cren, 1951), donde a y b son constantes:

$$P = a \cdot LT^b$$

El valor de b , también es conocido como constante isométrica, y es un indicador de la tasa de crecimiento. Si b es igual a 3, el peso y la longitud total aumentan al unísono, si es mayor que 3 los individuos ganan peso (se van haciendo más robustos al crecer), y si es menor que 3, lo pierden (se van alargando al crecer) (Martínez y Villegas, 1992)..

Una vez obtenidos los valores teóricos del peso a partir de los valores de la relación talla-peso, se calculó el factor de condición como la relación entre el peso de los ejemplares y el peso teórico medio. Similarmente a la constante isométrica, si el valor del factor de condición es mayor que la unidad, los peces han ganado peso, y si es menor lo han perdido (Mancera-Rodríguez, 2000). Para el factor de condición se usó la siguiente expresión:

$$K = \frac{P}{a \cdot LT^b}$$

Con objeto de contrastar la diferencia entre las relaciones talla-peso de las diferentes localidades de muestreo, se realizó una transformación logarítmica y se ajustaron los datos mediante una regresión lineal. Al modelo obtenido, $\ln P = a + b \cdot \ln LT$, donde a y b son los coeficientes de la regresión, se le añadieron dos nuevas variables para dar lugar a un nuevo modelo lineal:

$$\ln P = a + b \cdot \ln LT + c \cdot Z,$$

En este modelo, la variable Z , dicotómica, presenta los valores 0 y 1, de forma que separa las variables peso y longitud total en función de la isla de muestreo. Este modelo se construyó para establecer si existen diferencias entre las pendientes de las dos rectas, pues permite conocer el efecto que la isla de muestreo aporta al modelo (Dr. Ángelo Santana del Pino, com. personal; ULPGC), y conocer la significación estadística mediante un análisis ANOVA de la varianza.

3.- Resultados

3.1.- Proporción de sexos

Del total de ejemplares muestreados, se pudo determinar el sexo de 632 individuos, de los cuales 265 fueron hembras y 367 fueron machos. Las gónadas de los 946 individuos restantes fueron inapreciables a simple vista.

Si tenemos en cuenta el conjunto total de especímenes muestreados la relación entre machos y hembras resultó ser 1:0,72 ($\chi^2 = 16,62$; $p < 0,001$). Al separar por islas la muestra total, las relaciones fueron muy similares, 1:0,73 en Gran Canaria, y 1:0,71 en La Palma, sin que la diferencia entre islas resultara significativa ($\chi^2 = 0,024$; $p = 0,878$).

Tabla 4.2. Relación entre sexos mensual en la isla de Gran Canaria. Algunos meses se han refundido para aumentar la significación cuando el tamaño de muestra resultó ser pequeño. El asterisco indica que las relaciones difieren de 1 : 1 de forma significativa. (*n.s.*, no significativo).

<i>Gran Canaria</i>					
	Hembras	Machos	N	χ^2	p-valor
Enero-Marzo-00	16	27	43	2,81	$p > 0,05$ <i>n.s.</i>
Abril-00	16	15	31	0,03	$p > 0,05$ <i>n.s.</i>
Mayo-Noviembre00	32	38	70	0,51	$p > 0,05$ <i>n.s.</i>
Enero-01	10	17	27	1,81	$p > 0,05$ <i>n.s.</i>
Febrero-01	16	20	36	0,44	$p > 0,05$ <i>n.s.</i>
Enero-02	10	29	39	9,26	$p < 0,001^*$
Febrero-02	10	21	31	3,90	$p < 0,05^*$
Abril-02	18	8	26	3,85	$p < 0,05^*$
Suma	128	175	303	22,63	$p < 0,002^*$

Al analizar las muestras separando por isla y por mes de muestreo, tampoco podemos asumir la relación 1:1 en ninguna de las dos islas de muestreo, aunque en algunos periodos sí se puede asumir dicha proporcionalidad entre machos y hembras (véase tablas 4.2 y 4.3).

Tabla 4.3. Relación entre sexos mensual en la isla de La Palma. Los meses se han refundido para aumentar la significación cuando el tamaño de muestra resultó ser pequeño. El asterisco indica que las relaciones difieren de 1 : 1 de forma significativa. (n.s., no significativo).

La Palma					
	Hembras	Machos	N	χ^2	p-valor
Febrero-mayo-00	13	26	39	4,33	p < 0,05*
Junio-diciembre-00	6	23	29	9,97	p < 0,002*
Enero-01	9	11	20	0,20	p > 0,05 n.s.
Febrero-01	16	20	36	0,44	p > 0,05 n.s.
Marzo-01	9	20	29	4,17	p < 0,05*
Febrero-02	10	10	20	0,00	p > 0,05 n.s.
Marzo-02	11	23	34	4,24	p < 0,05*
Abril-02	63	59	122	0,13	p > 0,05 n.s.
Suma	137	192	329	9,19	p < 0,002*

En las figuras 4.1 y 4.2 se puede apreciar que los machos fueron más abundantes que las hembras en febrero de 2000 y de noviembre a febrero de 2002 en Gran Canaria, y en marzo de 2001 y 2002 en La Palma. El número de individuos indeterminados se concentró en los meses de verano y otoño, entre mayo y diciembre.

Figura 4.1. Proporción de sexos para cada muestra mensual de la isla de Gran Canaria. Se indica el número de individuos encima de cada barra.

Figura 4.2. Proporción de sexos para cada muestra mensual de la isla de La Palma. Se indica el número de individuos encima de cada barra.

3.2.- Período de freza

El valor máximo de IGS se encontró en una hembra de Gran Canaria, con un valor de 9,38, mientras que en La Palma fue también una hembra con un IGS de 8,35. El mayor valor de IGS correspondiente a un macho fue de 6,85, en las dos islas por igual. Los valores medios se muestran en la tabla 4.5, observándose un valor medio máximo de 4,29. Los valores medios son menores cuando en el muestreo la proporción de individuos sin gónadas apreciables a simple vista es grande (tabla 4.6). La evolución anual (figura 4.3) muestra un máximo en febrero de 2000 (IGS = 1,98) y otro en marzo de 2001 (IGS = 0,99), encontrándose los valores bajos de mayo a diciembre.

Se observan diferencias significativas en los valores medios de IGS, según el mes de muestreo, para el conjunto de individuos (Kruskal-Wallis ANOVA; $H= 592,104$; $N=632$; $p < 0,001$). Además, al comparar los valores de IGS del periodo de enero a abril (invierno) de los años 2000, 2001 y 2002, entre sí, y con el periodo de mayo a diciembre (verano) de 2000, se

encontraron diferencias en todos los casos (Tabla 4.4), descartando la variabilidad debida al muestreo, lo que fija la época de freza entre los meses de enero a mayo.

Tabla 4.4.- Análisis estadístico de los valores medios de IGS en la muestra conjunta para los diferentes meses y agrupados en periodos.

Periodos	N	U de Mann-Whitney	g	W de Wilcoxon	Z	Sig. asintót. (bilateral)
Conjunto	1578	592,104 ^a	18			<0,001*
Invierno 2000-verano 2000	1023	96093,500		326953,500	-6,532	<0,001*
Invierno 2001-verano 2000	912	38963,500		269823,500	-14,562	<0,001*
Invierno 2002-verano 2000	1001	32056,500		262916,500	-20,679	<0,001*
Invierno 2000-Invierno 2001	577	30864,500		90204,500	-5,178	<0,001*
Invierno 2001-Invierno 2002	555	32852,500		60113,500	-2,517	0,012*
Invierno 2000-Invierno 2002	666	34765,500		94105,500	-8,675	<0,001*

^a:Prueba de Kruskal-Wallis.

Tabla 4.5.-Variación del índice gonadosomático medio mensual y desviación típica de las muestras (S.D.).

	Gran Canaria Isla		La Palma		Conjunto	
	Media	S.D.	Media	S.D.	Media	S.D.
Enero-00	1,75	1,36	.	.	1,75	1,36
Febrero-00	1,75	2,43	3,69	1,70	1,98	2,43
Marzo-00	1,37	2,59	0,07	0,17	0,33	1,26
Abril-00	0,45	0,99	0,06	0,11	0,33	0,85
Mayo-00	0,02	0,03	0,08	0,12	0,06	0,10
Junio-00	0,03	0,07	0,01	0,03	0,02	0,06
Julio-00	0,02	0,04	0,01	0,00	0,01	0,03
Agosto-00	0,09	0,11	0,05	0,23	0,07	0,19
Septiembre-00	0,19	0,28	0,15	0,28	0,17	0,28
Octubre-00	0,01	0,00	0,02	0,03	0,01	0,02
Noviembre-00	0,07	0,11	.	.	0,07	0,11
Diciembre-00	.	.	0,02	0,06	0,02	0,06
Enero-01	0,17	0,23	0,09	0,10	0,13	0,18
Febrero-01	1,34	1,62	0,48	0,72	0,86	1,27
Marzo-01	.	.	0,99	1,49	0,99	1,49
Enero-02	0,93	0,62	.	.	0,93	0,62
Febrero-02	0,50	0,34	0,95	1,47	0,71	1,03
Marzo-02	.	.	0,29	0,35	0,29	0,35
Abril-02	0,62	0,83	0,23	0,32	0,29	0,45

Figura 4.3. Evolución mensual del índice gonadosomático (IGS) medio para el conjunto de las dos islas de muestreo.

En la tabla 4.6 se ilustra el porcentaje de individuos en los que las gónadas fueron apreciables fácilmente a simple vista para cada muestra mensual, que osciló entre el 100% y el 10% en la época de freza. De los datos observamos que casi siempre se encontró una fracción de la muestra cuyos individuos no presentaban gónadas visibles y las mayores proporciones se dieron en el periodo de enero a mayo. La muestra de febrero de 2000 de La Palma es una muestra poco representativa estadísticamente, pues todos los individuos fueron de gran talla y machos.

Tabla 4.6.- Porcentaje (%) de muestras en las que se hallaron gónadas en cada periodo de muestreo.

	2000			2001			2002		
	Gran Canaria	La Palma	Total	Gran Canaria	La Palma	Total	Gran Canaria	La Palma	Total
Enero	71,4	-	71,4	52,9	40,0	46,5	97,5	-	97,5
Febrero	37,7	100,0	44,9	90,0	70,6	79,1	93,9	74,1	85,0
Marzo	27,8	14,1	16,9	-	70,7	70,7	-	92,1	92,1
Abril	27,2	21,6	25,5	-	-	-	92,9	78,2	80,4
Mayo	10,0	28,2	22,0	-	-	-	-	-	-
Junio	10,0	1,8	5,6	-	-	-	-	-	-
Julio	6,0	0,0	2,7	-	-	-	-	-	-
Agosto	38,0	6,8	21,1	-	-	-	-	-	-
Septiembre	50,0	35,3	42,6	-	-	-	-	-	-
Octubre	0,0	9,5	4,4	-	-	-	-	-	-
Noviembre	31,3	-	31,3	-	-	-	-	-	-
Diciembre	-	3,8	3,8	-	-	-	-	-	-

La comparativa entre las dos islas muestra patrones estacionales similares en la evolución del IGS, aunque los valores son menores en La Palma. Concretamente, se encontraron diferencias significativas en los periodos de freza de los años 2000 y 2002, pero no en el 2001, donde las diferencias no resultaron significativas (Tabla 4.7).

Tabla 4.7.- Prueba de Mann-Whitney comparando el IGS medio de los periodos de freza (enero – abril) entre las dos islas de muestreo. Con asterisco se indica que no podemos aceptar que los valores medios de IGS sean iguales con una probabilidad de equivocarnos menor que 0,0001.

IGS	N	U de Mann-Whitney	W de Wilcoxon	Z	Sig. asintót. (bilateral)
Año 2000	344	11552,000	200067,000	-3,255	0,001*
Año 2001	233	5676,000	15829,000	-1,603	0,109
Año 2002	322	5313,500	29844,500	-7,557	<0,001*

Figura 4.4. Evolución mensual del índice gonadosomático (IGS).

3.3. Talla de primera madurez sexual

Los resultados del análisis macroscópico de las gónadas se muestran en las figuras 4.5 y 4.6, donde se aprecia que el periodo en el que se encuentran un mayor número de individuos maduros es en invierno, entre enero y abril, coincidiendo con el de mayores valores medios de IGS. De forma cualitativa, el patrón observado no difiere demasiado entre las dos islas de muestreo, coincidiendo el periodo de freza entre machos y hembras.

Figura 4.5. Proporciones mensuales de los estadios de maduración sexual analizados en Gran Canaria.

Figura 4.6. Proporciones mensuales de los estadios de maduración sexual analizados en La Palma.

La hembra no madura de mayor talla que se encontró fue de 36 cm., mientras que el macho no maduro de mayor talla fue de 35,80 cm. El rango de hembras maduras osciló entre los 19,30 cm. y los 38,50 cm. y el de machos maduros entre los 19,30 cm. y los 40,2 cm.

Las curvas logísticas ajustadas a la proporción de individuos maduros por clase de talla de 0,5 cm. estimaron un valor de L50 de 22,6 cm. para las hembras y de 24,8 cm. para los machos. En conjunto L50 se estimó en 26,6 cm.

Figura 4.7. Proporción de individuos maduros por clase de talla y curvas logísticas de ajuste para hembras, machos y para el conjunto de la muestra. Se ha representado las tallas de primera madurez sexual para cada ojiva.

3.4. Índice hepático

Los valores del índice hepático en Gran Canaria oscilaron entre 0,9 y 2,01, mientras que en La Palma lo hicieron entre 0,22 y 2,85. Los valores medios se muestran en la tabla 4.8, oscilando entre valores de 0,60 y 1,72. La evolución mensual muestra un patrón similar en las dos islas de muestreo, con la salvedad del mes de mayo de 2000 en La Palma, con valores excepcionalmente altos (figuras 4.8 y 4.9).

Tabla 4.8.-Valores medios mensuales del índice hepático para cada periodo de muestreo.

	Gran Canaria			La Palma			Conjunto		
	n	Media	S.D.	n	Media	S.D.	n	Media	S.D.
Enero-00	21	1,05	0,31	-	.	.	21	1,05	0,31
Febrero-00	61	0,99	0,37	8	0,89	0,20	69	0,98	0,35
Marzo-00	18	1,06	0,43	71	1,09	0,25	89	1,08	0,30
Abril-00	114	0,95	0,26	51	1,12	0,23	165	1,02	0,26
Mayo-00	20	1,11	0,13	39	1,72	0,47	59	1,52	0,49
Junio-00	50	1,05	0,20	57	1,31	0,38	107	1,19	0,33
Julio-00	50	1,21	0,25	63	1,21	0,25	113	1,21	0,25
Agosto-00	50	1,07	0,18	59	1,36	0,26	109	1,23	0,27
Septiembre-00	50	1,09	0,23	51	0,95	0,28	101	1,02	0,26
Octubre-00	48	0,97	0,25	42	1,06	0,16	90	1,01	0,22
Noviembre-00	48	0,90	0,20	-	.	.	48	0,90	0,20
Diciembre-00	-	.	.	52	0,97	0,53	52	0,97	0,53
Enero-01	51	0,60	0,23	50	0,84	0,23	101	0,72	0,26
Febrero-01	40	0,80	0,25	51	0,84	0,24	91	0,82	0,25
Marzo-01	-	.	.	41	0,82	,20	41	0,82	0,20
Enero-02	40	0,62	0,16	-	.	.	40	0,62	0,16
Febrero-02	33	0,63	0,11	27	0,66	,27	60	0,64	0,20
Marzo-02	-	.	.	38	1,02	,29	38	1,02	0,29
Abril-02	28	0,68	0,23	156	0,78	,23	184	0,76	0,23

Figura 4.8. Evolución mensual del índice hepático (IH) medio para el conjunto de las muestras.

Figura 4.9. Evolución mensual del índice hepático (IH) medio para el conjunto de las muestras.

Las diferencias observadas en el índice hepático, tanto en conjunto como por isla, resultaron ser significativas con respecto a los meses muestreados (Conjunto: $U = 584,336$; $p < 0,0001$; Gran Canaria: $U = 279,431$; $p < 0,0001$; La Palma: $U = 370,462$; $p < 0,0001$). Con objeto de simplificar la comparativa entre meses, se agruparon las muestras en cuatro periodos (tabla 4.9) proporcionando diferencias en IH medio significativas en el conjunto de las dos islas y en las islas por separado. Se hizo lo mismo para cada una de las localidades de muestreo y el resultado fue similar, encontrándose diferencias en todos los casos (figura 4.10 y tablas 4.10 y 4.11 y 4.12).

Tabla 4.9. Tendencias medias del índice hepatosomático agrupados en cuatro periodos.

	Gran Canaria			La Palma			Conjunto		
	n	Media	S.D.	n	Media	S.D.	n	Media	S.D.
Enero-abril-00	214	0,99	0,33	130	1,09	0,24	344	1,03	0,30
Mayo-octubre-00	268	1,08	0,23	311	1,26	0,38	579	1,18	0,33
Noviembre-00-Marzo-01	139	0,76	0,26	194	0,87	0,34	333	0,82	0,31
Enero-Abril-02	101	0,64	0,17	221	0,81	0,26	322	0,75	0,25

Figura 4.10. Evolución del índice hepático medio agrupado por periodos mensuales.

Tabla 4.10. Prueba de Mann-Whitney del el índice hepático (IH) medio para el conjunto de las muestras agrupadas por periodos mensuales. ** p < 0,001.

	Mayo-octubre-00	Noviembre-00-Marzo-01	Enero-Abril-02
Enero-abril-00	U=59683,500 Z=-6,104**	U=26199,500 Z=-,039**	U=20186,500 Z=-11,458**
Mayo-octubre-00		U=33401,500 Z=-16,134**	U=24312,000 Z=-18,162**
Noviembre-00-Marzo-01			U =43804,500 Z=-3,400**

Tabla 4.11. Prueba de Mann-Whitney del el índice hepático (IH) medio para las muestras de Gran Canaria agrupadas por periodos mensuales. ** p < 0,001.

	Mayo-octubre-00	Noviembre-00-Marzo-01	Enero-Abril-02
Enero-abril-00	U=16641,500 Z=-4,183**	U=6452,000 Z=-6,359**	U=2567,500 Z=-9,431**
Mayo-octubre-00		U=6195,000 Z=-10,885**	U=1510,000 Z=-13,149**
Noviembre-00-Marzo-01			U =4919,500 Z=-3,808**

Tabla 4.12. Prueba de Mann-Whitney del el índice hepático (IH) medio para las muestras de La Palma agrupadas por periodos mensuales. ** p < 0,001; * p < 0,05.

	Mayo-octubre-00	Noviembre-00-Marzo-01	Enero-Abril-02
Enero-abril-00	U=12987,000 Z=-4,261**	U=5334,500 Z=-7,490**	U=5115,000 Z=-8,812**
Mayo-octubre-00		U=10016,500 Z=-12,364**	U=9568,000 Z=-13,917**
Noviembre-00-Marzo-01			U =18111,000 Z=-2,042*

Al realizar el contraste estadístico entre localidades, manteniendo las agrupaciones propuestas al evaluar las tendencias de IH mensuales, se encontraron que las diferencias entre las islas de muestreo fueron significativas, por lo que podemos afirmar que los valores de IH medios agrupados en los periodos propuestos fueron menores en Gran Canaria que en La Palma (tabla 4.13).

Tabla 4.13. Prueba de Mann-Whitney comparando los valores del índice hepático medio (IH) entre las dos localidades en los periodos agrupados.

	U Mann-Whitney	Z	p-valor
Enero-abril-00	6912,500	-3,795	< 0,0001
Mayo-octubre-00	28172,000	-6,567	< 0,0001
Noviembre-00-Marzo-01	10221,000	-3,312	< 0,001
Enero-Abril-02	6220,000	-6,166	< 0,0001

3.5. Relación talla-peso

En la figura 4.11. se representa el ajuste de los datos de peso y longitud total al modelo potencial, para cada isla y para el conjunto de la muestra disponible. Las relaciones obtenidas y

los coeficientes de determinación (R^2) se muestran en la tabla 4.14.

Tabla 4.14. Ecuaciones y coeficientes de determinación (R^2) obtenidos para la relación talla-peso.

	Ecuación	R^2
Conjunto	$P = 0,006 \cdot LT^{3,118}$	0,976
Gran Canaria	$P = 0,0064 \cdot LT^{3,0943}$	0,969
La Palma	$P = 0,0052 \cdot LT^{3,1695}$	0,971

Figura 4.11.- Relación talla-peso para los conjuntos de muestra de cada localidad y en conjunto.

El modelo construido, tomando logaritmos neperianos, para evaluar las diferencias en la relación talla-peso mostró una buena correlación entre las variables ($R^2 = 0,976$; figura 4.11) y el análisis ANOVA demostró que la variable Z, que aporta la información sobre la localidad, no aporta variabilidad al modelo y que, en consecuencia debemos atribuirla al muestreo (tabla 4.15).

Figura 4.12.- Relación talla-peso tomando logaritmos neperianos.

Tabla 4.15. Análisis de regresión entre las variables LnP, LnLT y Z. Los asteriscos muestran los coeficientes que resultaron significativos en el análisis ANOVA.

Modelo		Coeficientes ± Error típ.	Coeficientes tipificados	t	Sig.
$LnP = a + b \cdot LnLT + c \cdot Z$					
	a	-5,149 ± 0,045		-115,128	<0,001*
Coeficientes	b	3,127 ± 0,014	0,991	221,147	<,001*
	c	0,008 ± 0,006	0,006	1,349	0,177

3.6. Factor de condición

Los valores del factor de condición variaron entre 0,61 y 1,53 en Gran Canaria y entre 0,58 y 1,41 en La Palma, mientras que los valores medios mensuales oscilaron entre 1,08 y 0,90 en Gran Canaria, 1,13 y 0,93 en La Palma (tabla 4.16). Las diferencias en los valores de K medios mensuales resultaron significativas en todos los casos (Conjunto: U= 584,336; p < 0,0001; Gran Canaria: U = 279,431; p < 0,0001; La Palma: U = 370,642; p < 0,0001).

Tabla 4.16. Valores del factor de condición medio mensual.

	Gran Canaria			La Palma			Conjunto		
	n	Media	S.D.	n	Media	S.D.	n	Media	S.D.
Enero-00	21	0,98	0,05	0	.	.	21	0,98	0,05
Febrero-00	61	1,01	0,06	8	1,00	0,08	69	1,01	0,06
Marzo-00	18	1,00	0,04	71	1,07	0,07	89	1,05	0,07
Abril-00	114	1,03	0,08	51	1,02	0,09	165	1,02	0,09
Mayo-00	20	1,01	0,04	39	1,13	0,07	59	1,09	0,09
Junio-00	50	1,05	0,06	57	1,03	0,07	107	1,04	0,06
Julio-00	50	1,07	0,05	63	1,02	0,07	113	1,04	0,07
Agosto-00	50	1,08	0,07	59	1,03	0,07	109	1,05	0,07
Septiembre-00	50	1,03	0,07	51	0,98	0,05	101	1,01	0,07
Octubre-00	48	1,00	0,19	42	0,97	0,05	90	0,99	0,15
Noviembre-00	48	0,98	0,20	0	.	.	48	0,98	0,20
Diciembre-00	0	.	.	52	0,95	0,07	52	0,95	0,07
Enero-01	51	0,90	0,07	50	0,97	0,08	101	0,94	0,08
Febrero-01	40	0,92	0,06	51	0,93	0,07	91	0,92	0,07
Marzo-01	0	.	.	41	0,99	0,07	41	0,99	0,07
Enero-02	40	0,95	0,08	0	.	.	40	0,95	0,08
Febrero-02	33	0,90	0,04	27	0,93	0,07	60	0,91	0,06
Marzo-02	0	.	.	38	1,02	0,09	38	1,02	0,09
Abril-02	28	0,98	0,08	156	1,00	0,08	184	1,00	0,08

Figura 4.13. Evolución mensual del factor de condición para la muestra conjunto de las dos localidades.

Figura 4.14. Evolución mensual del factor de condición para las dos localidades de muestreo.

Los patrones mensuales medios observados resultaron similares a los hallados para el índice hepatosomático, por lo que se procedió a buscar las diferencias dentro de los grupos anteriormente propuestos (tabla 4.17). En la figura 4.15 y las tablas 4.18, 1.19 y 4.20, se puede apreciar que casi todas las diferencias resultaron significativas, excepto el periodo de noviembre a marzo de 2000, comparado con el de enero a abril de 2002, donde podemos suponer que los valores medios del factor de condición son iguales.

Tabla 4.17. Valores obtenidos del factor de condición medio (K) agrupadas por periodos mensuales.

	Gran Canaria			La Palma			Conjunto		
	n	Media	S.D.	n	Media	S.D.	n	Media	S.D.
Enero-abril-00	214	1,02	0,07	130	1,04	0,08	344	1,02	0,08
Mayo-octubre-00	268	1,05	0,10	311	1,03	0,08	579	1,04	0,09
Noviembre-00-Marzo-01	139	0,94	0,14	194	0,96	0,08	333	0,95	0,11
Enero-Abril-02	101	0,94	0,07	221	1,00	0,09	322	0,98	0,09

Figura 4.14. Evolución del factor de condición medio para las muestras agrupadas por periodos.

Tabla 4.18. Prueba de Mann-Whitney para el factor de condición medio (K) para el conjunto de las muestras agrupadas por periodos mensuales. ** $p < 0,001$.

	Mayo-octubre-00	Noviembre-00-Marzo-01	Enero-Abril-02
Enero-abril-00	U=82577,000 Z=-2,287**	U=25043,000 Z=-11,392**	U=35777,000 Z=-6,642**
Mayo-octubre-00		U=39277,500 Z=-13,778**	U=54593,000 Z=-9,305**
Noviembre-00-Marzo-01			U =37491,500 Z=-5,530**

Tabla 4.19. Prueba de Mann-Whitney del factor de condición medio (K) para las muestras de Gran Canaria agrupadas por periodos mensuales. ** $p < 0,001$.

	Mayo-octubre-00	Noviembre-00-Marzo-01	Enero-Abril-02
Enero-abril-00	U=19522,000 Z=-5,183**	U=6477,000 Z=-8,567**	U=4059,000 Z=-8,744**
Mayo-octubre-00		U=6505,000 Z=-10,009**	U=3560,500 Z=-10,464**
Noviembre-00-Marzo-01			U =5956 Z=-1,331

Tabla 4.20. Prueba de Mann-Whitney del factor de condición medio (K) para las muestras de La Palma agrupadas por periodos mensuales. ** p < 0,001; * p < 0,05.

	Mayo-octubre-00	Noviembre-00-Marzo-01	Enero-Abril-02
Enero-abril-00	U=14823,000 Z=-2,151*	U=4476,000 Z=-8,281**	U=8427,000 Z=-4,610**
Mayo-octubre-00		U=14686,500 Z=-8,865**	U=27806,000 Z=-2,977*
Noviembre-00-Marzo-01			U =12860,000 Z=-6,154*

Las diferencias encontradas en el factor de condición agrupado por periodos entre las dos islas resultaron significativas (tabla 4.21). Podemos afirmar que los valores de K fueron mayores en La Palma en todos los periodos propuestos excepto en el periodo de mayo a octubre de 2000, cuando resultaron menores.

Tabla 4.21. Prueba de Mann-Whitney comparando los valores del factor de condición medio (K) entre las dos localidades en los periodos agrupados.

	U Mann-Whitney	Z	p-valor
Enero-abril-00	9226,500	-3,467	0,001
Mayo-octubre-00	31634,500	-3,677	< 0,001
Noviembre-00-Marzo-01	9521,500	-3,534	< 0,001
Enero-Abril-02	5178,000	-7,348	< 0,001

3.5. Análisis histológico

El examen de la cavidad abdominal de las hembras de *Trachurus picturatus* revela la presencia de dos ovarios situados en posición ventral, por debajo de la vejiga natatoria. La

forma de los ovarios es cónica y alargada en la parte anterior y más corta y aplanada en la parte posterior. Se encuentran unidos por tejido conjuntivo y normalmente son del mismo tamaño, aunque en ocasiones un ovario es mayor que el otro.

Los ovarios están envueltos por una fina membrana y presentan numerosos vasos sanguíneos. Al microscopio, la membrana está formada por células fibrosas y tejido conjuntivo (figura 4.15).

Figura 4.15. Microfotografía del ovario exterior de ovario formada por tejido conjuntivo (TC), ovocitos vitelogénicos (OV), ovocitos perinucleados (OP) y un vaso sanguíneo (VS).

Figura 4.16. Estructura del ovario. (L) lumen, (SO) septos ováricos.

A lo largo del ovario se distingue una cavidad central o lumen del que parten numerosos septos ováricos (figura 4.16), en los que se encuentran los ovocitos, que pueden estar en diferentes estados o fases de desarrollo.

La presencia de ovocitos en diferentes estados de desarrollo (figura 4.15), confirma que *Trachurus picturatus* se reproduce de forma asincrónica, al igual que sus congéneres. Durante la época de freza, coexisten en el ovario ovocitos inmaduros que continuarán su desarrollo y serán puestos en diferentes momentos, mientras que otros sufrirán atresia.

Dentro de la ovogénesis se distinguieron las fases nucléolo-cromatina, fase perinuclear, fase de alveolos corticales, ovocitos vitelogénicos, ovocitos maduros y ovocitos atrésicos, en concordancia con los observado por Guraya (1986) y Tylor y Sumpter (1996).

En la fase nucléolo-cromatina (NC), las células son redondeadas, de citoplasma fuertemente basofílico y núcleo redondeado y central, ligeramente basofílico. A medida que los ovocitos crecen van apareciendo varios nucléolos bien visibles que se sitúan en la periferia nuclear (fase perinuclear). Los ovocitos en estas fases miden entre 50 y 200 micras de diámetro.

La aparición de vesículas o alveolos en el citoplasma caracteriza a las hembras que ya han alcanzado la edad fértil y son capaces de ovular. La aparición de esta fase en la vitelogénesis se corresponde con la fase 3 establecida de manera macroscópica, mientras que las fases 1 y 2 presentarían sólo ovocitos NC y perinucleares, también denominados ovocitos primarios.

Tras la aparición de los primeros alveolos corticales comienza la acumulación de gotas de vitelo en el citoplasma. Algunas de estas con apariencia de encontrarse vacías, bajo el microscopio, son debidas al tratamiento que las gónadas sufren durante la preinfiltración e inclusión. Se observó también como el folículo comienza a engrosarse pudiendo distinguirse la zona radiata, las células de granulosa y la teca. Los ovocitos en fase de alveolos corticales y vitelogénesis tienen un diámetro de entre 200 y 500 micras.

El final de la fase vitelogénica y el comienzo de la maduración viene marcada por la migración del núcleo hacia la periferia del ovocito (figura 4.18) y la desintegración de la membrana nuclear. Las gotas lipídicas se van haciendo mayores y el folículo continúa su desarrollo.

Figura 4.17. Microfotografía de un ovocito en fase de vitelogénesis. (F) folículo, (OP) ovocito primario, (AC) alveolos corticales, (V) glóbulos de vitelo, (N) núcleo, (n) nucléolo, (ZP) zona pelúcida.

Figura 4.18. Microfotografía de un ovocito en vitelogénesis en la que el núcleo comienza desplazarse hacia la periferia.

La fase de maduración finaliza con la ovulación o liberación de los ovocitos al lumen. Esta fase se corresponde con el propuesto estadio 4 macroscópico, y se caracteriza por la presencia de ovocitos en fase de maduración con la posible presencia de folículos postovulatorios. También son característicos de esta fase los ovocitos hidratados, que indican la puesta inminente en un plazo de horas (Fulton, 1898). El diámetro de los ovocitos maduros es de 500 a 600 micras.

Tras la ovulación, se puede producir en mayor o menor medida atresia de los ovocitos que no han ovulado, que convivirían con ovocitos primarios. Esta fase se corresponde con el propuesto estadio 5 macroscópico.

Figura 4.19. Microfotografía de ovocitos maduros (OM) y folículos postovulatorios (FPO).

Figura 4.20. Microfotografía de un ovocito atrésico (OA).

En el caso de los machos, los testículos presentan una estructura macroscópica similar a la de los ovarios, pero son más aplanados y deprimidos dorsoventralmente. Presentan una fina membrana externa (mesotelio) y están formados en su interior por los tubos seminíferos

(figura 4.21) que se unen unos a otros, mediante tejido conjuntivo, para verter el esperma en el conducto espermático.

La diferenciación de las distintas fases de la espermatogénesis al microscopio óptico es más compleja que las de la ovogénesis, debido al tamaño de las distintas células, por lo que no se secuenció con tanto detalle. Sin embargo, se pudo hacer una somera descripción de la estructura de los testículos y principales características de la espermatogénesis de *Trachurus pinturatus*.

Las células primordiales son las más grandes y forman una masa en las que se distingue el núcleo y un nucléolo central. La mitosis de estas células da lugar a las espermatogonias, más pequeñas y con poco citoplasma, que al dividirse por mitosis darán lugar a los espermatocitos primarios y éstos, a su vez, por meiosis, dan lugar a los espermatocitos secundarios. Nos encontramos, por tanto, ante una proliferación de células cada vez de menor tamaño y más numerosas.

Figura 4.21. Microfotografía de la estructura interna del testículo. (TS) tubos seminíferos.

Figura 4.22. Microfotografía de una sección de testículo donde podemos distinguir diferentes tipos celulares. (SG) espermatogonias, (SC) espermatocitos, (SZ) espermatozoides.

Los espermatocitos secundarios se dividen (segunda división meiótica) para formar las espermatidas, que en un proceso de maduración adquirirán el flagelo y la cabeza característicos de los espermatozoides. En los estadios 1 y 2 no se observan espermatozoides,

y los túbulos seminíferos están vacíos. Dentro de un mismo testículo se puede observar grupos de células en diferentes fases de desarrollo formando cistos (figura 4.22), coincidiendo con lo que pasa en las hembras, donde encontrábamos ovarios con células en diferentes grados de desarrollo.

Las gónadas correspondientes a los estadios 3 y 4 muestran la presencia de espermatozoides, en mayor o menor cantidad, llenando los túbulos seminíferos y se pueden encontrar espacios vacíos. No se observó ninguna gónada en estadio 5, que puede ser fácilmente confundido con el estadio 2, aunque macroscópicamente presenta un aspecto más vascularizado.

Figura 4.23. Microfotografía de la sección de un testículo desovante, donde se distinguen cistos de células primordiales o espermatogonias (SG) y espermatozoides (SZ).

Figura 4.24. Microfotografía de una sección de testículo. Se pueden observar varios nucléolos en espermatogonias de tipo A.

El estudio histológico para valorar el desarrollo gonadal no reveló diferencias entre las submuestras de la gónada (parte posterior y anterior de la gónada), ni en machos ni en hembras. Tampoco se identificaron individuos intersexuales.

4.- Discusión

La relación general entre machos y hembras estuvo dominada por los machos tanto en el conjunto de las dos localidades como en cada una de éstas (1:0,72). Este resultado coincide con lo obtenido por García *et al.* (2014) en el área ICES Xa2 y por Jurado-Ruzafa y García Santamaría (2012) en Tenerife, aunque contrasta con lo obtenido por Jesús (1992) en Madeira, donde las hembras dominaban las muestras. Asimismo, coincidiendo con los resultados de Jurado-Ruzafa y García Santamaría (2012), en algunas de las muestras mensuales podemos asumir la relación 1:1. Estas diferencias pueden ser debidas a diferentes factores que afecten al equilibrio entre sexos, como tasas de crecimiento diferentes para cada sexo, lo que aumentaría la vulnerabilidad de los juveniles de uno de los sexos, o patrones migratorios o de reclutamiento a los stocks insulares diferenciados (Vincetini y Araujo, 2003; Amenzoui *et al.*, 2006). En especies parecidas (*i.e. Trachurus trachurus*) se produce un agrupamiento de los individuos previamente a la freza, lo que se traduce en que los estadios sexuales no se repartan homogéneamente en las capturas y aumente la varianza, requiriendo muestreos más numerosos (Abaunza *et al.*, 2003). En este sentido, Shaboneyev (1973) señala que *Trachurus picturatus* se segrega por tallas durante la freza en la costa marroquí.

La variación mensual de IGS indica que el periodo reproductivo de *Trachurus picturatus* se produce en invierno, entre enero y abril, en las Islas Canarias. Estos resultados coinciden con los dados por Shaboneyev y Ryazantseva (1973) para Canarias, Azores y la costa de Marruecos, así como los descritos por Jurado-Ruzafa y García Santamaría (2012), en aguas de Tenerife, y García *et al.* (2014) en el área ICES Xa2. Sin embargo, contrastan con otras referencias de otros puntos del Atlántico y del Mediterráneo. En este sentido, Jesús (1992) encuentra una época reproductiva más extensa, de noviembre a abril, en aguas de Madeira; Arkhipov (2002), señala el periodo de abril a junio entorno al banco Meteor; Pakhorurov (2008) apunta al periodo entre mayo y agosto en Azores; y Casaponsa i Roca obtiene resultados entre abril y agosto en el Mediterráneo Occidental. Estas diferencias sugieren que *Trachurus picturatus* adapta sus ciclos vitales a las condiciones específicas del área en la que habita, e incluso a variaciones climáticas estacionales.

Las diferencias halladas en los valores de IGS entre las dos islas y entre periodos de freza de diferentes años pueden ser debidas a las características ambientales de cada isla, pues la influencia de los fenómenos ambientales en la abundancia y en las rutas migratorias de los peces pelágicos es un fenómeno contrastado y concretamente para los miembros del genero *Trachurus* (Cirsjke, Lavin et al., 2002; López-Ganzedo, 2005). En este sentido, Arkhipov et al. (2002), relaciona la abundancia de *Trachurus picturatus* con la existencia de frentes frontales entre remolinos oceánicos (eddies) asociados a montes submarinos, fenómeno observado frecuentemente al sur de Gran Canaria. En La Palma el fenómeno más habitual es la presencia tan solo de eddies ciclónicos (Pelegrí et al., 2005). No se descarta, sin embargo, que las diferencias puedan ser debidas al comportamiento de los individuos en época de freza ante el tipo de muestreo procedente de capturas comerciales (Gulland, 1966, Shaboneyev, 1973).

Los valores encontrados de IGS, escasos en la bibliografía, son similares a los hallados por García et al. (2015), y mayores que los encontrados por Casapansa i Roca (1993) en el Mediterráneo (probablemente por ser sus muestras individuos jóvenes). Para otras especies del género, (i.e. *Trachurus trachurus*), los valores son bastante variados, entre 3,5 (Karlou-Riga, y Enconomidis, 1996) y 13 (Macer, 1974), por lo que podemos decir que aunque en general los peces muestreados no alcanzaron todo el espectro de tallas posible para la especie, los integrantes adultos de mayor tamaño si alcanzan valores de IGS similares a los descritos para otras especies del género.

La talla a la que maduran el 50% de los individuos, o talla de primera madurez, para *Trachurus picturatus* en las Islas Canarias fue de 22,4 cm. para las hembras y de 24,8 cm. para los machos. Este resultado es similar al obtenido por Jurado-Ruzafa y García Santamaría (2012), y algo mayor que el obtenido por Shaboneyev y Ryazantseva (1973). Por otra parte, en el trabajo de García et al. (2015), que incluye tallas mayores en la zona de Azores, esta talla de primera madurez es sensiblemente mayor (27,7 – 28,8 cm.), por lo que hay que ser prudentes a la hora de considerar estos resultados. De cualquier modo, la talla mínima de captura

establecida por la legislación vigente es de 18 cm. y, por tanto, se están capturando juveniles que aún no han alcanzado su potencial reproductivo.

La evolución del índice hepático y del factor de condición a lo largo del año hacen suponer que *Trachurus picturatus* aumenta su contenido en grasas durante los meses de verano en las Islas Canarias. Este resultado coincidiría con las observaciones en los patrones de alimentación hechas por Shaboneyev y Ryazantseva (1973), aunque no podemos hacer comparaciones pues hay muy pocas referencias en la bibliografía sobre estos dos índices. El único referente hallado en la literatura, es el trabajo de Casaponsa i Roca (1998) que utiliza la expresión $K = 100 - P/L^3$. Ésta muestra un patrón similar, con un máximo en los meses de junio y julio, aunque la muestra que utiliza es bastante más reducida en el tiempo, así como el número de ejemplares. Además, se ha discutido el uso del valor 3 como coeficiente alométrico, pues rara vez se da a nivel de stocks o sub-poblaciones (Safrán, 1992). Lo que si se extrae de los resultados es que el patrón general es inverso al del IGS, como sucede en otras especies de peces, y se explica por la acumulación de reservas durante el verano con una alimentación más intensa y el uso de esas reservas para la freza en invierno.

Las diferencias encontradas entre las dos localidades nos indican que el índice hepático y el factor de condición fueron mayores en La Palma, aunque éste último resultó menor durante el verano (mayo a octubre de 2000). Estos resultados, parecen ser contradictorios, pues un índice hepático alto nos indicaría que los peces están acumulando reservas en su hígado en forma de grasa y vitelogenina, y debería, en consecuencia, aumentar su condición fisiológica (Love, 1970; Bohemen *et al.*, 1981). Los valores son, sin embargo, muy próximos y nos dan idea de la complejidad de los ciclos vitales de esta especie, que parece muy dependiente de las condiciones ambientales y sobre la que todavía no se han confirmado migraciones tróficas o reproductivas.

El modelo potencial ajustado a la relación alométrica entre el peso y la longitud es similar a los obtenidos por Azevedo (1990) y García *et al.* (2015), en aguas de Azores y el área ICES Xa2. El parámetro b de dicha relación próximo a 3 indica un crecimiento

aproximadamente isométrico a lo largo de su vida.

No se encontraron diferencias significativas en el parámetro b entre localidades, aunque probablemente puedan existir diferencias entre poblaciones más distantes con diferente disponibilidad de alimento y condiciones ambientales (Abaunza, 2003).

El análisis histológico reveló que *Trachurus picturatus* es un reproductor asincrónico, pues presenta al mismo tiempo ovocitos en las hembras y espermatozoides en los machos en diferentes fases de desarrollo y puede realizar, por tanto, diferentes puestas a lo largo del periodo reproductivo. También se confirmó el fenómeno de atresia y se hizo una descripción histológica del desarrollo gonadal. Las observaciones realizadas resultaron similares a las obtenidas para otros de sus congéneres (i.e. *Trachurus trachurus*, *Trachurus murphy*) (Abaunza, 2003; Sánchez *et. al.*, 2013). La escala macroscópica de maduración sexual se considera adecuada como una buena aproximación al desarrollo gonadal de la especie, pero no está exenta de errores. En reproductores asincrónicos, al ser análisis macroscópico de las gónadas no es el más indicado para hacer un seguimiento preciso de la evolución de las gónadas y de la reproducción, y debe incluir un análisis microscópico (West, 1990). En este sentido, no se ha encontrado en la literatura ningún trabajo que incluya el estudio histológico de las gónadas, y los pocos trabajos existentes difieren en cuanto al uso de escalas de maduración macroscópicas. Se hace necesario, por tanto, realizar trabajos histológicos más exhaustivos para estudiar los fenómenos de atresia, que permitan establecer con exactitud la fecundidad real de la especie y una relación precisa entre las observaciones macroscópicas y microscópicas.

*Capítulo 5. - Composición de la dieta y
hábitos alimentarios*

1.- Introducción

La alimentación ocupa gran parte de la vida de un pez, dependiendo de ella para su mantenimiento basal, crecimiento y locomoción, así como para la acumulación energética necesaria para el gasto que supone la reproducción (Lord y Shanks, 2012). Asimismo, determina adaptaciones anatómicas, fisiológicas y etológicas, resultando, por tanto, un aspecto básico en el estudio de su biología (Peters, 1983; Sebens, 1987; Chase, 1999; Woodward et al., 2005). El análisis de contenidos estomacales es una herramienta muy eficaz para describir y cuantificar los hábitos alimenticios de los peces y otros organismos, al tiempo que valora el lugar que ocupa cada especie dentro de las redes tróficas, tanto en los ecosistemas marinos como en los terrestres (Hyslop, 1980; FAO, 1974).

Es destacable el papel que juegan los estudios de alimentación en el campo de la Biología Pesquera, aportando información valiosa sobre aspectos básicos del conocimiento biológico de las especies y para los complejos modelos de Dinámica de Poblaciones (Guerra-Sierra y Sánchez-Lizaso, 1998), algunos de los cuales incluyen las relaciones tróficas entre predadores y presas (Christensen, 2014). Estos modelos resultan básicos en el medio pelágico, donde la organización trófica de sus elementos resulta muy útil en el proceso de evaluación de la producción pesquera de los océanos (Steele, 1965; Ryther, 1969; Parsons y Le Brasseur, 1970).

A pesar de su importancia y del papel que juega *Trachurus picturatus* dentro del ecosistema marino, se encuentra muy poca información en la literatura mundial que verse sobre su alimentación, y resulta prácticamente inexistente para el área de estudio. La única referencia específica que se encuentra en la literatura que trate algún aspecto de la alimentación de esta especie de forma cuantitativa es un trabajo de Deudero y Morales-Nin (2001), que trata sobre aspectos ecológicos de la alimentación para diversas especies de juveniles de peces, asociados a objetos flotantes en el Mediterráneo occidental. Entre los resultados de estas autoras se extrae que los juveniles de *T. picturatus*, comprendidos entre 4 y 13 cm. de longitud furcal, se alimentan mayoritariamente de crustáceos planctónicos, principalmente copépodos y anfípodos, hallando, observándose un aumento en el tamaño de las presas al aumentar la talla de los peces.

Otras referencias, que sin embargo son tan solo cualitativas en cuanto a lo que a alimentación se refiere, pero de gran valor por la extensión geográfica que abarcan, son las de Shaboneyev (1973), Bukatin *et al.* (1981) y Arkhipov *et al.* (2002). En el primer trabajo, centrado en la costa marroquí y los bancos submarinos situados al Norte de las Islas Canarias, Shaboneyev (1973) encuentran que *Trachurus picturatus* se alimentan de forma más intensa en verano, con el fin de acumular grasa para la freza, al verificarse la reproducción en invierno. Por otra parte, Bukatin *et al.* (1981) analizan diferentes aspectos de la biología del chicharro (freza, caracteres morfométricos, merísticos y bioquímicos) en el Atlántico Centro-oriental, observando que los ejemplares procedentes de la costa sahariana tiene una dieta algo más variada (misidáceos, anchoas, eufausiáceos y pequeños calamares) que la de los individuos procedentes de Azores (anchoas, misidáceos y eufausiáceos) o Canarias (sólo eufausiáceos). Por su parte, Arkhipov *et al.* (2002), centran su trabajo en los bancos al sur de las Azores, haciendo sólo referencia a las variaciones en la intensidad de alimentación de esta especies.

En el presenta capítulo se pretende aportar una primera aproximación cualitativa y cuantitativa a los hábitos alimenticios de *Trachurus picturatus* en las Islas Canarias, así como determinar la posible existencia de patrones estacionales.

2.- Material y método

Entre febrero de 2000 y enero de 2001, se obtuvieron muestras procedentes de capturas comerciales desembarcadas en los puertos de S/C de La Palma y Tazacorte, en la isla de La Palma, y del puerto de Arguineguín, en Gran Canaria. Todas las capturas fueron obtenidas con pescas realizadas con artes de cerco (traíñas), entre el atardecer y el amanecer, por barcos de la flota artesanal.

Las muestras fueron trasladadas, en fresco, al laboratorio donde se registró la longitud estándar y el peso de cada ejemplar. Mediante una incisión en la zona ventral, se extrajeron los estómagos, los cuales fueron introducidos en frascos de plástico, convenientemente etiquetados, y preservados en etanol al 70%, para su posterior análisis.

No se encontraron evidencias de regurgitación en ningún ejemplar, pero sí de posible boqueo en el momento de la captura, al encontrarse gran cantidad de escamas de la propia especie en el esófago y la parte superior del estómago de algunos ejemplares, así como en la boca y las branquias.

Se determinó el tamaño que debe tener la muestra de peces para abarcar la mayor parte del espectro trófico, a nivel de las categorías de alimentos presa, mediante una curva de probabilidad acumulada de la media nuevos elementos encontrados de entre 999 ordenaciones posibles, frente al número de estómagos (Bush, 2003). Este método es similar al usado por otros autores (e.g.. Grossman *et al.*, 1980 y Mauchline y Gordon, 1985; Castro, 1993), pero elimina el efecto del orden de aparición de las distintas categorías nuevas de presa.

Basándonos en el resultado anterior, de un total de 1164 ejemplares se tomó una submuestra de 236 estómagos, y el resto se preservó para posteriores estudios. La elección de las muestras se hizo de forma aleatoria estratificada. Los estómagos seleccionados se clasificaron en función de la estación del año en la que fueron pescados los individuos, asignándose invierno a los meses de enero, febrero y marzo, primavera a los meses de abril, mayo y junio, verano a los meses de julio, agosto y septiembre y otoño a los de octubre, noviembre y diciembre.

Se registró el peso húmedo del contenido total del estómago (± 0.001 g), tras colocarlo sobre papel secante para eliminar el exceso de humedad, así como el de los principales grupos taxonómicos encontrados, que fueron previamente identificados mediante una lupa binocular.

La metodología empleada, para la descripción cualitativa y cuantitativa de los contenidos estomacales y su clasificación, siguió los criterios de Hyslop (1980) y Amezaga-Herrán (1988). Para la identificación de los diferentes taxones se siguieron las indicaciones de expertos y guías de identificación (Tattersall y Tattersall, 1951; Ortiz y Jimeno, 2001; Dos Santos y Lindley, 2001; Poulsen, 1969; Totton y Fraser, 1955; Rice, 1967; Nouvel, 1950; Williamson, 1957a,b, 1960, 1962, 1967, 1983; Dunbar, 1963; Naylor, 1957; Mauchline, 1971a, b).

Se calculó el índice de repleción ($IR = \text{Peso del contenido estomacal} / \text{peso del pez eviscerado} \times 100$), que expresa el grado de llenado del estómago en función del peso del pez, y se utilizó para evaluar los patrones estacionales de alimentación. Para determinar la intensidad de alimentación se establecieron tres categorías en función del IR (modificado de Mancera-Rodríguez, 2000):

1. Estómago vacío o casi vacío:	$IR \leq 0,25$
2. estómago medio lleno:	$0,25 < IR \leq 1$
3. Estómago completamente lleno de alimento:	$IR > 1$

De los diversos índices que se pueden encontrar en la literatura para expresar cuantitativamente la importancia de las distintas presas que componen la dieta de los peces (Berg, 1979, Hyslop, 1980), se eligieron los siguientes:

1.- Frecuencia de ocurrencia (F), basado en el número de estómagos en el que se encontró cada tipo de alimento, expresado como porcentaje del número total de estómagos ($\%O = n^\circ \text{ de estómagos en el que se encontró una determinada categoría de alimento} / n^\circ \text{ total de estómagos}$). La frecuencia en ocurrencia tiende a sobreestimar la aportación a la dieta de categorías de presa numerosas y de pequeño tamaño (Amezaga-Herrán, 1988).

Se hizo una clasificación con fines descriptivos en función de los valores de F:

1.- Tipo de presas comunes:	$F \geq 15\%$
2.- Tipo de presas secundarios:	$5\% \leq F < 15\%$
3.- Tipo de presas ocasionales:	$F < 5\%$

2.- Porcentaje gravimétrico en peso húmedo de cada tipo de alimento (P), expresado como porcentaje del peso total de los contenidos estomacales de una muestra (P = peso de una determinada categoría de presas / peso del contenido estomacal). Al expresar la composición de tipos de alimento mediante el porcentaje gravimétrico se obtiene que los tipos de presa más pesados son más valorados que los menos pesados, aunque éstos últimos puedan ser mucho más numerosos.

Se realizó una clasificación subjetiva para los valores obtenidos de P, estableciéndose las siguientes categorías:

- 1.- Tipo de presas comunes: $P \geq 5\%$
- 2.- Tipo de presas secundarios: $1\% \leq P < 5\%$
- 3.- Tipo de presas ocasionales: $P < 1\%$

La importancia relativa de cada recurso en la dieta del chicharro fue valorada a partir del índice de importancia relativa (IM), que se expresó como un porcentaje del total (modificado de Castro, 1993):

$$IM = \sqrt{(\%F \cdot \%P)}$$

$$\%IM = (IM / \sum IM) \cdot 100$$

A partir de este índice, que expresa la importancia relativa de cada tipo de presa ponderando las frecuencias de ocurrencia y gravimétrica se establecieron las siguientes categorías:

- 1.- Tipo de presas comunes: $\%IM \geq 10\%$
- 2.- Tipo de presas secundarios: $10\% \leq \%IM < 2\%$
- 3.- Tipo de presas ocasionales: $\%IM < 2\%$

En estas clasificaciones no se tuvo en cuenta la materia no identificable, porque no aporta información respecto al tipo de presa.

Con los resultados obtenidos se presenta un análisis de la composición de la dieta y de la intensidad de alimentación a lo largo del año. Asimismo, se evalúan posibles diferencias en la composición de la dieta por tallas y en función de la isla de origen de las muestras. Los contrastes estadísticos se realizaron mediante el test de chi-cuadrado (χ^2) (Sokal y Rohlf, 1981).

3.- Resultados

Se encontró comida o restos de materia no identificable en los 237 estómagos examinados, estando vacíos o casi vacíos un 38,4% de los mismos, mientras que el 39,2% estaban medio llenos y sólo un 22,3% estaban muy llenos. El peso húmedo medio de los contenidos estomacales fue de 0,87 g (SD= 2,06), con un valor máximo de 15,18 g. El índice de repleción osciló entre 0,02 y 12,63%. con un valor medio de 0,95 (SD=1,60), que corresponden a estómagos medio llenos según la clasificación propuesta.

La longitud estándar media de los ejemplares muestreados fue 18,77 cm (SD= 4,16), oscilando entre los 9,2 cm a 30,5 cm, mientras que el peso eviscerado medio alcanzó los 102,73 g (SD= 70,23), variando entre 13,10 y 377,23 g de peso húmedo (Figura 3). Estos datos son relevantes, pues hay que tener en cuenta que el tamaño de las presas está relacionado directamente con el tamaño de los predadores.

Estadísticos descriptivos					
	N	Media	Des. stand.	Mínimo	Máximo
Longitud estándar	236	18,733	4,1478	9,5	30,5

Figura 3. Distribución de tallas de la muestra y estadísticos descriptivos.

Las presas se hallaron frecuentemente enteras y poco digeridas, pudiendo ser reconocidas fácilmente, aunque también se encontró en cierta proporción restos de crustáceos, otolitos, espinas, cristalinos y huevos de peces, picos de cefalópodos y materia más digerida, de difícil identificación. Los componentes más comunes en la dieta de *Trachurus picturatus* fueron peces, principalmente larvas y juveniles, y pequeños crustáceos, encontrándose ocasionalmente otros invertebrados, como moluscos, sifonóforos, quetognatos y poliquetos.

Se definieron 21 categorías de tipo de presa según el siguiente criterio:

1.- Peces óseos: formado por pequeños juveniles y larvas de peces, otolitos, espinas y escamas. De forma mayoritaria, se hallaron individuos *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758) de entre 6 y 8 cm. de longitud total. También se encontraron ejemplares de especies de las familias Myctophidae, Gnostomatidae y Clupeidae, principalmente formas larvarias, y un ejemplar del género Syngnathus (Syngnathidae).

2.- Huevos: ocasionalmente se hallaron huevos de peces sin identificar.

3.- Isopodos: formado por ejemplares de la familia Idotea, principalmente.

4.- Misidáceos: constituidos por pequeños ejemplares de diferentes familias.

5.- Anfípodos: constituido por gammáridos, entre los que se identificaron las familias Phoxocephalidae y Eurisidae entre otras, e hypéridos, entre los que se encuentran *Hyperia* spp. y miembros de la familia Phronimidae (*Phronimella elongata* (Claus, 1862) y *Phronima colleti* (Bovallius, 1887)).

6.- Estomatópodos: formado por diferentes estadios larvarios, principalmente, de *Squilla mantis* (Linnaeus, 1758).

7.- Copepodos: constituido por copépodos de diversas familias.

8.- Ostracodos: constituido por individuos pertenecientes principalmente de la subfamilia Conchoecinae (Halocypridae), habiéndose identificado las especies *Conchoecia bispinosa* (Claus) y *Halocypris inflata* Dana, 1852 (Halocypris). También se identificó un posible ejemplar de *Asteropina mariae* (Baird) (Asteropina).

9.- Crustáceos:

9.1.- Eufausiáceos: se incluyen en esta categoría crustáceos eufausiáceos de los géneros *Nematoscelis*, *Stylocheiron* y *Euphausia*, concretamente *Euphausia gibbosa* (Ortmann, 1893) (Euphausiidae). Con frecuencia se encontraron restos de estos crustáceos como patas, antenas, telsons, partes del abdomen, ojos, etc., que también se clasificaron en esta categoría.

9.2- Decapoda:

9.2.1. Larvas de carideos: se identificaron las especies *Brachycarpus biunguiculatus* (Lucas, 1846) (Palaemonidae), *Philocheras sculptus* (Bell, 1847) (Cangronidae) y *Alpheus glaber* (Olivi, 1792) (Alpheidae), así como individuos juveniles y postlarvas probablemente de los géneros *Lysmata* y *Philocheras*, entre otros, y de los géneros *Benthesicymus* (Penaeidea) y

Parthenope (Brachyura, Oxyrhyncha). Ocasionalmente se identificaron ejemplares del género *Lucifer* (Penaeidea, Luciferidae), probablemente *Lucifer typus* (H. Milne Edwards, 1837).

9.2.2.- Megalopas de Pagúridos: larvas de crustáceos decápodos de las familias Paguridae y Diogenidae (Brachiura, Paguridea) en fase de megalopa o glaucothoe, de las que se identificó probablemente *Dardanus arrosor* (Herbst, 1796) (Diogenidae).

9.2.3.- Megalopas de Braquiuros: las larvas en fase megalopa de crustáceos decápodos braquiuros, de diversos géneros.

9.2.4.- Zoeas: integrada por larvas en fase de zoea de crustáceos decápodos de diversos géneros.

10.- Moluscos:

10.1.- Gasterópodos: formado principalmente por especies meroplanctónicas, es decir protoconchas o conchas planctónicas de moluscos bentónicos, principalmente de las familias Cymathium, probablemente *Cymathium parthenopeum* (von Salis, 1793), y Cassidae, posiblemente *Phalium granulatum* (Born, 1778), así como del género *Atlanta*, *A. peroni* (Lesueur, 1817).

10.2.- Opistobranquios: se encontraron conchas de ejemplares pertenecientes al género *Cymbulia*.

10.3.- Cefalópodos: se encontraron individuos de muy pequeño tamaño y generalmente mal conservados, así como picos y plumas, que se identificaron como pertenecientes a especies del orden Teuthoidea.

10.4.- Bivalvos: se encontró alguna pequeña larva planctónica.

11.- Siphonóforos: se hallaron pequeños sifonóforos de diversas familias no identificadas.

12.- Poliquetos: se encontraron individuos y larvas generalmente muy poco conservados, probablemente de *Chrysopetalum spp.*

13.- Quetognatos y sipincúlidos: Los quetognatos se distinguieron a partir de la forma general del cuerpo y de la cabeza, en la que se observaron las típicas quetas bucales, aunque el grado de digestión de estos animales no permitió su identificación. También se encontró un ejemplar de sipincúlido, posiblemente *Nephasoma constricticervix* (Cutler, 1969) (Sipinculidea; O. Golfingiiformes; F. Golfingiidae; G. *Nephasoma*).

14.- Invertebrados no identificados (n.i.): dentro de este grupo se clasificaron aquellos restos de organismos invertebrados que se desconocía a que tipo pertenecían debido a su avanzado grado de digestión.

15.- Materia no identificable (n.i.): toda aquella materia (principalmente plancton gelatinoso) que debido a su avanzado estado de digestión no permitía su inclusión en ninguna de las categorías anteriores.

El número de tipos de nuevos de presa encontrados resultó crecer rápidamente hasta alcanzar un tamaño de muestra de 22 estómagos analizados, suavizándose progresivamente (Fig. 5.1). La pendiente resultó inferior a 0.006 cuando se analizaron 40 estómagos, lo que sugiere que se ha alcanzado una asíntota horizontal y el número de ejemplares muestreado es suficiente para proveer una adecuada descripción general de la dieta, para las categorías de alimento definidas anteriormente.

Los valores de F, de P y IM se muestran en la tabla 5.1, donde se observa que destacan (en frecuencia de ocurrencia) las larvas de decápodos (megalopas de braquiuros) (58,65%), eufausiáceos (49,79%), peces (45,15%) y anfípodos (37,55%). Como alimentos secundarios están moluscos gasterópodos (10,55%), crustáceos decápodos (10,13%) y ostrácodos (10,13%). Los invertebrados n.i. (2,95%), huevos de peces (1,27%) y bivalvos (1,27%) son elementos ocasionales en la dieta. Por tanto, *Trachurus picturatus*, presenta una dieta eminentemente zooplantívora (54,85%), aunque los pequeños peces y larvas de peces juegan un papel muy importante (45,15%).

Figura 5.1.: Curva de diversidad acumulada de nuevas categorías de presa con respecto al número de estómagos analizados, promediada de 999 ordenaciones posibles.

Si atendemos a los alimentos comunes, en función de los valores de frecuencia gravimétrica, podemos destacar los peces (52,60%), eufausiáceos (16,09%) y megalopas de braquiuros (7,04%). Por otra parte, los misidáceos (4,07%), anfipodos (2,77%), isópodos (2,30%) y larvas de crustáceos decápodos (1,96%) son alimentos considerados secundarios, mientras que las megalopas de paguridae (0,85%), pterópodos (0,78%) y cefalópodos (0,64%) están dentro de las presas ocasionales. Agrupando taxones podemos decir que la dieta está basada en peces (52,60%) y crustáceos planctónicos (37,59%) y, en menor medida, de moluscos (1,92%; entre éstos últimos cefalópodos y pterópodos 1,42%) y otros invertebrados (7,85%).

Tabla 5.1. Frecuencia de ocurrencia (F) y frecuencia gravimétrica (P) calculados para el conjunto de presas obtenidas en los estómagos de *Trachurus picturatus*. El índice de importancia relativa (IM) se presenta para el conjunto de estómagos y por estaciones, en función de las diferentes categorías de presas.

Tipo de alimento	F	P	%IM	%IM			
				Enero-marzo	Abril-junio	Julio-septiembre	Octubre-diciembre
Peces (larvas, juveniles, etc.)	45,15	52,60	27,96	22,71	38,66	17,36	8,85
Huevos de peces	1,27	0,02	0,09	0,39	0	0	0
Total		52,62	28,05	23,1	38,66	17,36	8,85
Crustáceos							
Isópodos	24,47	2,30	4,30	6,67	6,06	1,55	2,72
Misidáceos	25,32	4,07	5,83	5,33	9,30	3,92	3,00
Anfípodos	37,55	2,77	5,85	6,02	6,01	6,79	6,80
Estomatópodos	6,75	0,31	0,83	0,64	0,14	1,52	2,20
Copépodos	17,72	1,58	3,04	5,14	1,62	3,56	3,03
Ostrácodos	10,13	0,32	1,04	0,67	1,32	0,65	2,27
Larvas de Decápodos	10,13	1,96	2,55	1,40	2,23	1,51	7,39
Megalopas de Pagúridos	15,61	0,85	2,09	1,79	0,00	3,37	6,90
Megalopas de Braquiuros	58,65	7,04	11,66	15,96	10,01	14,45	9,91
Zoeas	8,44	0,30	0,91	1,63	0,11	0,50	3,15
Eufausiáceos	49,79	16,09	16,24	10,11	9,76	28,86	13,86
Total		37,59	54,34	55,36	46,56	66,68	61,23
Moluscos							
Atlantidae	5,49	0,15	0,53	0,32	0,27	0,61	1,79
Otros Gasterópodos	10,55	0,34	1,09	2,61	0,61	1,06	0,30
Pterópodos	20,25	0,78	2,27	2,55	1,02	2,95	5,05
Cefalópodos	5,06	0,64	1,03	0,66	1,14	1,68	0,61
Bivalvos	1,27	0,01	0,08	0,16	0,11	0,00	0
Total		1,92	5	6,3	3,15	6,3	7,75
Sifonóforos	5,91	0,39	0,87	0,71	0,32	1,68	1,42
Poliquetos	0,84	0,01	0,06	0,28	0,00	0,00	0
Invertebrados n.i.	2,95	0,22	0,46	0,32	0,08	7,67	19,85
Total		0,62	1,39	1,31	0,4	9,35	21,27
Materia no identificable	52,74	7,23	11,21	13,93	11,21	17,36	8,85

El índice de importancia relativa permitió hacer una clasificación de los tipos de alimento considerando la media geométrica de ambas frecuencias, resultando la siguiente clasificación:

- 1.- Alimentos comunes: peces (27,96%), eufausiáceos (16,24%) y larvas de decápodos (14,66%).
- 2.- Alimentos secundarios: anfípodos (5,85%), misidáceos (5,83%), isópodos (4,30%) copépodos (3,04%), y moluscos (5%).
- 3.- Alimentos ocasionales: sifonóforos (0.87%), huevos de peces (0.09%) y poliquetos (0.06%).

Se observaron pequeñas variaciones estacionales según los valores de IM (tabla 5.1 y Fig. 5.1), siendo los peces más importantes en la dieta de abril a junio (38,66%), y los diferentes grupos de crustáceos planctónicos durante el resto del año. En verano, el recurso más consumido fueron los crustáceos planctónicos (66,68%), destacando los eufausiáceos (28,86%) y de las larvas de braquiuros (14,45%). En otoño disminuye en la dieta el consumo de peces y larvas de peces y se mantiene el papel trófico de los crustáceos (61,23%).

Gráfico 5.1. Índice de importancia relativa (IM) para los diferentes grupos de presas en la dieta de *Trachurus picturatus* en función de las estaciones. No se ha incluido la materia no identificable.

Tabla 5.2. Frecuencia de ocurrencia (F), frecuencia gravimétrica (P) e índice de importancia relativa en peso (%IM), de las diferentes presas que componen la dieta de *Trachurus picturatus* procedentes de Gran Canaria y La Palma.

Tipo de alimento	Gran Canaria			La Palma		
	P	F	%IM	P	F	%IM
Peces	47,06	70,42	36,56	41,67	15,8	13,64
Huevos de peces	1,96	0,03	0,15	0,00	0,00	0
Total	49,02	70,43	36,71	41,67	15,8	13,64
Crustáceos						
Isópodos	20,92	1,44	3,49	30,95	4,06	5,96
Misidáceos	23,53	2,18	4,55	28,57	7,99	8,03
Anfípodos	27,45	1,63	4,25	55,95	5,12	9
Estomatópodos	6,54	0,3	0,89	7,14	0,34	0,83
Copépodos	11,11	0,22	1	29,76	4,4	6,08
Ostrácodos	9,8	0,26	1,01	10,71	0,46	1,18
Larvas de Decápodos	11,11	0,76	1,84	8,33	4,43	3,23
Megalopas de Pagúridos	16,99	0,64	2,09	13,1	1,3	2,19
Megalopas de						
Braquiuros	58,82	6,04	11,97	58,33	9,11	12,26
Zoeas	12,42	0,42	1,45	1,19	0,04	0,12
Eufausiáceos	48,37	4,65	9,53	52,38	39,72	24,25
Moluscos						
Atlantidae	4,58	0,08	0,38	7,14	0,31	0,79
Otros Gasterópodos	10,46	0,35	1,22	10,71	0,32	0,99
Pterópodos	20,92	0,65	2,34	19,05	1,03	2,36
Cefalópodos	4,58	0,61	1,07	5,95	0,69	1,08
Bivalvos	1,31	0,01	0,06	1,19	0,03	0,1
Total	41,85	1,7	5,07	44,04	2,38	5,32
Sifonóforos	7,19	0,36	1,02	3,57	0,44	0,67
Poliquetos	1,31	0,02	0,11	0	0	0
Invertebrados n.i.	1,31	0,19	0,31	5,95	0,28	0,69
Total	9,81	0,57	1,44	9,52	0,72	1,36
Materia no identificable	61,44	8,75	14,72	36,9	4,11	6,54

Se encontraron grandes diferencias en la composición de la dieta (tabla 5.2, Fig. 5.2.), aunque si se observaron diferencias significativas en la frecuencia de ocurrencia de anfípodos y copépodos en función de la isla de muestreo. En este sentido, la frecuencia de anfípodos (Chi-cuadrado = 18,35; $P < 0,05$) y copépodos (Chi-cuadrado = 12,48; $P < 0,05$) fue mayor en la dieta de los chicharros procedentes de La Palma. No obstante, también se observan valores más altos de IM para las larvas de crustáceos decápodos en los peces capturados en La

Palma, dónde no se encontraron poliquetos en la dieta. Los peces fueron más abundante en la dieta de los chicharros capturados en Gran Canaria, aunque no de forma significativa.

Gráfica 5.2. Índice de importancia relativa (IR) de las presas que componen la dieta de *Trachurus picturatus* en función de la isla de muestreo. No se ha incluido la materia no identificable.

En la figura 5.3. se muestra la variación del IM de las presas que componen la dieta en función de las clases de talla establecidas para *Trachurus picturatus*, apreciándose un aumento en la importancia de los peces y larvas de peces a partir de los 20,5 cm. de longitud estándar. A partir de esta talla, la importancia de los peces en la dieta pasa del 20% a más del 50%. Además, la frecuencia de ocurrencia de los peces en la dieta para las clases de talla mayores de 20,5 cm fue significativamente mayor (Chi-cuadrado = 12.01, $P < 0.05$). También es destacable que entre los 18,4 y 20,5 cms, la proporción de eupausiáceos aumenta sensiblemente, mientras que otros invertebrados de menor tamaño son más importantes en las tallas menores. El resto de categorías de presas presentan pocas variaciones con la talla, si bien aquellas de menor tamaño van perdiendo importancia con el incremento en la talla del pez, como es el caso de copépodos, isópodos, anfípodos y megalopas de pagúridos. Sin embargo, los misidáceos son más importantes para las tallas medias, mientras que las megalopas de braquiuros mantienen una proporción aproximadamente constante.

Figura 5.3. Porcentaje del índice de importancia relativa (IM) de las presas presentes en la dieta de *Trachurus picturatus* según la longitud estándar de los peces.

Se observaron diferencias estacionales en las proporciones de estómagos casi vacíos, medio llenos y muy llenos ($\chi^2 = 27,232$, $P < 0,001$). En la figura 5.4. se puede observar la evolución del índice de repleción (IR) medio en las estaciones seleccionadas, siendo este mayor en primavera, con un valor medio 1,39 (S.D.= 2.04), mientras que en invierno fue de 0,51 (S.D.= 1,40).

Figura 5.4. Índice de repleción (IR) medio para cada estación.

4.- Discusión

Los resultados de este estudio muestran que *Trachurus picturatus* es un pez carnívoro de hábitos principalmente zooplanctófagos, cuyas presas más comunes, atendiendo a lo indicado por el índice de importancia relativa, son pequeños peces y eufausiáceos, entre otros componentes del zoopláncton. Su dieta resulta muy similar a la de otras especies del género *Trachurus*, (Yasuda, 1960; Cousseau, 1967; Ben-Salem, 1978; Konchina, 1981; Karsten y Dahl, 1987; Hecht, 1990; Olaso, 1998; Šantić et al., 2004; Jardas, 2004), alimentándose sobre un grupo muy diverso de taxones, probablemente en función de su disponibilidad en el medio.

Las presas más comunes sobre los que se alimenta *Trachurus picturatus* son los peces, seguidos de eufausiáceos y megalopas de braquiuros, que juntos suman más del 50% de la dieta en peso. Otros pequeños crustáceos como anfípodos, misidáceos e isópodos se encontraron en menor proporción aunque con una contribución prácticamente constante a lo largo del año, por lo que se les considera alimentos secundarios para esta especie. Otros pequeños invertebrados, especialmente larvas de moluscos, tienen un menor peso específico en la dieta, por lo que se les agrupa como alimentos ocasionales.

En general, los resultados encontrados coinciden con lo hallado por Bukatin et al. (1981), quien describe una dieta variada para el chicharro en la zona centro-oriental atlántica, aunque contrastan con lo que describe para las Islas Canarias, donde sólo encuentra eufausiáceos. Esto puede ser debido, en parte, al carácter cualitativo de su trabajo, y a los hábitos oportunistas de la especie, que adapta su dieta a las posibles fluctuaciones en la abundancia de las presas. En este sentido, la dieta de *Trachurus trachurus* muestra variaciones similares en función de la disponibilidad local de alimento (Šantić et al., 2004, Jardas et al., 2004).

No obstante, nuestros datos no muestran diferencias estacionales importantes en la composición de la dieta, destacando los teleósteos en invierno y primavera coincidiendo con una disminución de los eufausiáceos, más abundantes en verano y otoño. Así, Moyano y Hernández-León (2011) señalan que existen dos picos en la presencia de larvas de peces en Canarias correspondientes a finales de invierno y a finales de verano. Por otro lado, la proporción de larvas de crustáceos decápodos también disminuye en primavera. Los motivos

de estas variaciones estacionales pueden buscarse en las variaciones de los propios ciclos de abundancia de las diferentes presas, y en fenómenos de competencia interespecífica con otras especies por el mismo tipo de presas (Castro, 1993).

Además, existen claras diferencias en la dieta motivadas por factores de ámbito estrictamente local, tal y como se observa cuando se comparan los espectros tróficos de la especie en distintas islas. Así, los chicharros procedentes de aguas de La Palma mostraron una dieta más rica en copépodos y anfípodos, mientras que en aquellos procedentes de Gran Canaria la importancia de los peces fue más relevante. Estas diferencias locales también se aprecian en la productividad del mesozooplankton de las aguas de ambas islas, y según Pelegrí *et al.* (2005) ésta es mayor en las islas más orientales y en las zonas a sotavento de las Islas, lo cual debe repercutir en la composición del zooplankton así como en su disponibilidad. De un modo similar, se han descrito diferencias en la composición de las comunidades ícticas en el Archipiélago (Brito, 1984; Brito *et al.* 1996), con una clara influencia del sistema de afloramiento norteafricano próximo a las islas. En este sentido, es notable el caso del transporte de larvas de peces desde la plataforma africana a las Islas, a través de filamentos (Rodríguez *et al.*, 1999; Moyano y Hernández-León, 2011), que hace que especies neríticas como *Sardina pilchardus*, *Engraulis encrasicolus*, por ejemplo, se recluten a las pesquerías artesanales canarias. La mayor proximidad de Gran Canaria a la plataforma la hace más lábil a estos procesos en comparación con La Palma.

Por otro lado, los resultados obtenidos muestran claramente que la dieta varía con el crecimiento de forma que los individuos de mayor talla (>20,5 cm.) son principalmente ictiófagos, mientras que los de tallas menores tienen un carácter marcadamente zooplanctófono. Este resultado también es común a otras especies del género *Trachurus* (Santić *et al.*, 2004), y en otras especies de pelágicos medianos como la caballa (*Scomber japonicus*) en la que se asocia a un cambio de hábitat. En base a la clasificación que hace Yasuda (1960) de *T. japonicus* en función de su dieta, podemos considerar a *T. picturatus* es una especie ictiófaga, al ser las larvas y juveniles de peces el elemento trófico más importante en la etapa adulta.

Es habitual en el medio marino que la capacidad para capturar presa mayores sea una función del crecimiento, incrementando así el rendimiento energético por unidad de esfuerzo. La

mayoría de peces se alimenta de plancton en alguna fase de sus vidas (Durbin, 1979), tal y como parece ser el caso de *Trachurus picturatus* que preda mayoritariamente sobre distintos componentes del zooplancton en su etapa juvenil, pasando a una dieta más ictiófaga a medida que aumenta en talla.

Deudero y Morales-Nin (2001), en aguas de Mallorca, describen a copépodos y anfípodos como componentes principales de la dieta de *Trachurus picturatus*, siendo ocasional la presencia de peces. La explicación a esta diferencia en los resultados cabe buscarla, por un lado, en la composición de presas disponibles en el medio, diferente en ambas localidades, y por otro lado, y quizás de una forma más evidente, debido a la diferencia de tallas de los peces de las muestras. En éste sentido, y a pesar de que estas autoras solo trabajaron sobre juveniles de chicharro, de 4 a 13 cm de LF, constataron un incremento del tamaño de las presas al aumentar la longitud de los peces. Relacionado con esto, los trabajos de Hirota (2004), Kuwahara (1982) y Suzuki (1965) en *T. japonicus*, muestran que efectivamente los copépodos son el componente principal de la dieta en las etapas juveniles, y atribuyen a cambios ontogénicos y a la disponibilidad en el medio el cambio de dieta experimentado en las etapas adultas. Por otro lado, también se han observado variaciones geográficas muy notables en la composición de la dieta de *T. trachurus* (Sántić et al., 2005), lo que probable también ocurre en *T. picturatus*, en función de la disponibilidad local de los distintos tipos de presa. Esto reafirma el carácter eurifágico y oportunista de la dieta de este grupo de especies y que se puede extrapolar al conjunto de especies pelágico-costeras (Castro, 1991),

En lo referente al carácter selectivo de la dieta, Deudero y Morales-Nin (2001) encuentran que pese a que los copépodos son el taxón más importante en la dieta de *T. picturatus*, según el índice de Ivlev (Ivlev, 1961), estos son consumidos en menor proporción que la existente en el medio. De igual modo, los copépodos constituyen el grupo más importante del zooplancton en el área Canaria (Corral-Estrada y Genicio del Corral, 1970; Corral-Estrada, 1972; Corral-Estrada y Pereiro-Muñoz, 1974; Fernández de Puellas, 1987, Hernández-León, 1988a; Gómez-Cabrera, 1991), y sin embargo este taxón ha resultado ser poco importante (%IM = 3.04), lo que apoya que pueda existir un cierto procesos de selección en su comportamiento alimentario.

Por otra parte, gran parte de las especies sobre las que predica *Trachurus picturatus* son descritas para grandes profundidades, lo que plantea incertidumbre respecto donde se produce la predación. Si tenemos en cuenta que la captura se realizó fundamentalmente en los primeras decenas de metros en la columna de agua y que la mayoría de presas realizan migraciones nictamerales en las Islas Canarias (Anónimo, 1987; Rudyakov y Tsejtin, 1976), podemos pensar que la captura del alimento, durante la franja horaria en que se produce la pesquería, tiene lugar cerca de la superficie. Un comportamiento similar es descrito por Castro (1991) para la caballa (*Scomber japonicus*) en el mismo área geográfica. Es muy posible que el comportamiento de los juveniles de *Trachurus* de agregarse frecuentemente a objetos flotantes ala deriva (Deudero y Morales-Nin, 2001; Castro et al., 2002) y el hecho de que las fases adultas habiten aguas profundas, próximas al fondo, (Lloris y Moreno, 1995), expliquen la presencia de organismos para los que no se han descrito migraciones nictamerales o de carácter marcadamente bentónico, como syngnátidos y algunos anfípodos gammaridos y ostrácodos.

En el caso de *Trachurus trachurus*, la alimentación es más intensa durante la noche y las primeras horas de la mañana, y se produce en las primeras decenas de metros de la columna de agua, mientras que durante el día ocurre con menor intensidad y a mayor profundidad (Jardas et al., 2004, Olaso et al., 1999). Probablemente, y debido a su distribución batimétrica, *T. picturatus* se comporte de una forma similar, predando más intensamente por la noche en aguas más superficiales, para permanecer a mayor profundidad durante el día. En este sentido, haber hallado mictófididos y gonostomátidos, con una distribución batimétrica asociada a la parte media del talud (400-800 m de profundidad; Moyano et al., 2014), en los estómagos de *Trachurus picturatus*, prueba que el chicharro se alimenta también en aguas relativamente profundas o cuando se producen migraciones nictamerales de las especies que conforma la capa de reflexión profunda (Bordes y Hernández-López, 2003). La alimentación sobre individuos de estas familias supone un trasbase energético entre los ecosistemas oceánicos profundos y los neríticos someros, como ya indicaron Palomera y Rubies (1978).

Respecto a las especies identificadas en este trabajo, cabe destacar los decápodos *Alpheus glaber* (Olivi, 1792) (Apheidae), del que no se ha encontrado una cita específica para Canarias, y *Philocheras sculptus* (Bell, 1847) (Crangonidae), citado como raro por Quiles et al.

(2001) al sur de Gran Canaria. Dentro del grupo de los ostrácodos, *Asteropina mariae* (Baird) podría constituir una primera cita para Canarias. Estos hallazgos muestran la gran utilidad de los estudios de contenidos estomacales en el arduo trabajo taxonómico, permitiendo detectar, en muchas ocasiones, especies que de otra forma resultarían muy difíciles de recolectar.

Los principales resultados del presente trabajo muestran que *Trachurus picturatus* es un pez de hábitos principalmente planctófago-ictiófagos, cuya dieta está compuesta por pequeños peces, principalmente juveniles y larvas, así como una gran diversidad de larvas de crustáceos decápodos y otros invertebrados de pequeño tamaño, entre los que destacan eufausiáceos. Se encontraron variaciones estacionales en la composición de la dieta, así como entre las dos islas muestreadas, que se relacionan con fluctuaciones en la abundancia de los distintos tipos de presas. Además, se halló una relación entre el crecimiento y la composición de la dieta, siendo pequeños peces el alimento principal en los adultos, mientras que los componentes del zooplancton conforman la dieta de los juveniles. Estudios más exhaustivos deberán confirmar y matizar los resultados aquí presentados.

Capítulo 6. - Genética

1.- Introducción

La Organización para la Alimentación y Agricultura (FAO), de Naciones Unidas, estima que el 70% de los caladeros tradicionales de pesca del planeta se encuentran agotados o sobreexplotados (FAO, 2002). En este sentido, Canarias no es una excepción a este problema mundial, ya que el continuo crecimiento de la extracción de sus recursos pesqueros ha llevado a muchas especies a una situación de sobreexplotación (Pajuelo y Lorenzo, 1995; 1996; Hernández-García et al, 1998; Mancera-Rodríguez, 2000). Esto ha obligado a la Administración Autónoma a tomar medidas de gestión orientadas a la conservación de estos recursos, como son el establecimiento de, entre otras medidas, tallas mínimas para algunas especies, la prohibición o restricción de uso de determinados artes de pesca y la creación de zonas protegidas total o parcialmente. Sin embargo, la aplicación eficaz de estas medidas requiere una definición clara de cuáles son las unidades biológicas sobre las que se realiza la extracción, de forma que exista un balance adecuado entre lo que se extrae y lo que permanece en el tiempo de forma natural. Con este objetivo, se han desarrollado numerosas técnicas estadísticas que permiten comparar las características morfológicas, biológicas y bioquímicas, que puedan existir entre muestras procedentes de los distintos puntos del área de distribución de una especie, entre los que se suponga que pueda existir aislamiento reproductivo.

Trachurus picturatus (Bowdich, 1825), conocido comúnmente en Canarias, Azores y Madeira como chicharro, es un pez de hábitos pelágico-costeros que vive hasta una profundidad de 370 metros (Lloris y Moreno, 1995). Se distribuye en el Atlántico Oriental desde el Golfo de Vizcaya hasta Mauritania, y en la mitad occidental del Mediterráneo (Smith-Vaniz y Berry, 1981), hallándose asociado a la plataforma, tanto en áreas continentales como insulares de Canarias, Azores y Madeira, así como

a bancos y montañas submarinas (Fig. 1) (Shaboneyev y Ryazantseva, 1977; Zenkin y Ryazantseva, 1987; Durán Muñoz y Román Marcote, 2000; Fock et al, 2002).

El amplio rango de distribución de esta especie, habitando masas de agua de características muy heterogéneas, unida a sus hábitos neríticos, (aquellos asociados a la costa al hallarse sobre la plataforma continental o sobre el talud hasta una profundidad de 200 metros), hacen suponer la existencia de distintas subpoblaciones aisladas con un mayor o menor intercambio genético entre ellas, en función de la distancia que las separe y de las características topográficas e hidrodinámicas de la zona (Shaboneyev y Kotlyar, 1979). Aunque son pocos los autores que han estudiado la estructura de las poblaciones de chicharro, Shaboneyev y Ryazantseva (1976), basándose en doce características morfológicas analizadas, proponen que la estructura de las poblaciones del Atlántico Oriental es muy compleja, con diversas variaciones entre las diferentes áreas de distribución. Estos autores establecen que los chicharros que habitan aguas de la plataforma africana constituyen un grupo diferenciado del resto de grupos oceánicos, siendo los chicharros que habitan aguas de Canarias y de Azores morfológicamente más próximos. En este mismo sentido, Bukatin et al, (1982) observaron diferencias importantes en nueve características morfométricas plásticas (entre las que se encuentran: el diámetro del ojo, la longitud de la cabeza, las longitudes preanal, preventral y predorsal, la longitud del primer tramo de la línea lateral, etc.) entre los grupos de los archipiélagos de Azores, Canarias y la plataforma africana, así como diferencias bioquímicas, al hallar una mayor proporción en un determinado fenotipo de esterasa (que denominaron 'DD'), que resultó más abundante en los individuos de la plataforma africana.

Zenkin y Ryazantseva (1987) aportan pruebas bioquímicas más sólidas de este aislamiento regional, al encontrar diferencias significativas en dos esterases entre muestras del banco *Amper* y muestras de los montes submarinos Erwing, Meteor y Josephine (véase fig.1). Estos investigadores proponen un modelo de migración

reproductiva en sentido Sur-Norte, entre los bancos próximos, y de colonización en sentido Norte-Sur a partir de larvas que transportaría el ramal descendente de la corriente de Azores. Esta migración quedaría restringida cuando las distancias son mayores entre los bancos, dando lugar a la existencia de distintas subpoblaciones.

Por otra parte, en las Islas Canarias el chicharro está sometido a explotación pesquera por la flota artesanal mediante artes de cerco y supone un importante recurso. Sin embargo, es muy escasa la información biológica existente sobre la especie en esta región, lo que hace necesario abordar estudios que permitan afrontar su correcta gestión pesquera y, especialmente, verificar la posible existencia de diversas subunidades poblacionales.

La estructura del Archipiélago Canario, con estrechas plataformas insulares separadas por profundidades de hasta 3.000 metros, diferencias de temperatura de hasta cinco grados centígrados entre las islas más orientales y las más occidentales, y una orientación de sus islas en sentido Este-Oeste, perpendicular a la corriente de Canarias, puede suponer una barrera física para el flujo genético de las poblaciones neríticas presentes en sus aguas, y propiciar fenómenos de aislamiento reproductivo. El propósito del presente trabajo es aportar un mayor conocimiento de la estructura de las poblaciones de chicharro en las Islas Canarias, determinando si existe aislamiento entre las distintas islas, o si por el contrario existe un flujo genético abierto entre ellas que permita considerar una sola población panmíctica (aquella en la que los cruzamientos se producen al azar).

Figura 1. Área de distribución atlántica de *Trachurus picturatus* (mapa modificado de Bern Christiansen © citado en Gubbay, S. (2003)).

2.- Materiales y Método

Entre los meses de mayo y octubre del año 2000 se obtuvieron un total de 161 ejemplares de chicharro, procedentes de las capturas comerciales de los puertos de Arguineguín (Gran Canaria), Tzacorte (La Palma) y Arrecife (Lanzarote) (Fig. 2). Las muestras fueron etiquetadas y mantenidas en congelación a $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$. Una vez en el laboratorio, a cada individuo se le extrajo el hígado, los ojos y una sección de tejido muscular, los cuales fueron posteriormente conservados a $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$ hasta el momento de su análisis.

Figura 2. Batimetría y puntos de muestreo. A: Arguineguín; B: Tzacorte; C: Arrecife.

Para la identificación de diferencias bioquímicas entre las muestras de chicharros se utilizó la electroforesis isoenzimática en gel de almidón. Esta técnica mide el grado de variación proteica de una población y, debido a la relación directa que existe entre genes y proteínas, permite estimar las frecuencias génicas, los niveles de variabilidad genética, las distancias genéticas existentes entre grupos muestreados y evaluar las posibles diferencias que pudieran existir.

Para ello, las muestras se homogeneizaron en una solución tampón de piridoxal-5-fosfato, tritón y pipes y se impregnaron en tiras de papel Whatmann de 0.25 cm de ancho. Cada una de las muestras fue convenientemente clasificada, etiquetada y congelada a -80 °C para su uso posterior en la electroforesis.

La técnica electroforética utilizada es la descrita por Aebersold et al, (1987). El campo eléctrico se aplicó durante períodos comprendidos entre dos y cuatro horas mediante fuentes de corriente Pharmacia Biotech (modelo EPS 600). Los geles y 'buffers' utilizados, junto con la información referente a los campos eléctricos y su duración, se esquematizan en la Tabla 1. Las tinciones empleadas en el revelado de las isoenzimas sigue los protocolos de Aebersold et al, (1987) y de Soltis et al, (1983). Los zimogramas obtenidos se fotografiaron con una cámara Kodak modelo DC 40, y las fotos se almacenaron en soporte digital.

Los distintos patrones de bandas observados se interpretaron teniendo en cuenta las consideraciones de Richardson (1986). El resultado de esta interpretación derivó en la construcción de tablas en las que se asigna el genotipo de cada individuo para cada locus.

La nomenclatura utilizada para designar los alelos y locus fue la dada por Shaklee et al (1990), designándose como *100* al alelo más común, y el resto según su movilidad relativa respecto a éste. Cuando se identificó la presencia de más de un locus para un determinado sistema enzimático, éstos se nombraron consecutivamente como 1, 2, 3,..., a partir del locus con mayor migración anódica.

Con objeto de aumentar las probabilidades de detectar las posibles diferencias genéticas se eligieron las zonas de muestreo según su posición geográfica en el Archipiélago. Gran Canaria ocupa una posición central, mientras que las islas de Lanzarote y La Palma se sitúan en los extremos oriental y occidental respectivamente. El número de individuos por muestra (50 ejemplares por isla) se considera

representativo estadísticamente para detectar diferencias entre las frecuencias del alelo más común de 0.1 a 0.5, de acuerdo con lo señalado por Richardson et al, (1986).

Tabla 1. Lista de loci estimados para cada sistema enzimático y tejidos utilizados.

Sistemas enzimáticos	Abreviatura	E.C. (*)	Tejido(**)	Buffer (***)	Loci
Adelinato kinasa	AK	2.7.4.3	H	AC 6.5	<i>AK-1</i>
Diaforasas	DIA	1.6.*.*	H	TBE 8.5	<i>DIA</i>
Esterasas	EST	3.1.1.1	M	TBE 8.25	<i>EST-1</i>
Glicerol-3-P deshidrogenasa	G3PDH	1.1.1.8	H, M	TBE 8.25	<i>G3PDH-1</i> <i>G3PDH-2</i>
Isocitrato deshidrogenasa	IDH	1.1.1.42	H, M	AC 7	<i>IDH-1</i> <i>IDH-2</i>
Lactato deshidrogenasa	LDH	1.1.1.27	M, H	AC 6.5	<i>LDH-1</i> <i>LDH-2</i>
Malato deshidrogenasa	MDH	1.1.1.37	M	TBE 8.25	<i>MDH-1</i> <i>MDH-2</i>
Enzima mállica	ME	1.1.1.40	M	CTC 8.0	<i>ME</i>
Glucosa-6-P deshidrogenasa	PGI	5.3.1.9	M	TCBL 8.1	<i>PGI-1</i> <i>PGI-2</i>
Fosfoflucomutasa	PGM	2.7.5.1	M, H	TCBL 8.5	<i>PGM-1</i>
Piruvato kinasa	PK	2.7.1.40	H	AC 6.5	<i>PK-1</i>
Sorbitol deshidrogenasa	SDH	1.1.1.14	H	AC 6.5	<i>SDH</i>
Superóxido dismutasa	SOD	1.15.1.1	M, H	AC 6.5	<i>SOD</i>
Xantina deshidrogenasa	XDH	1.1.1.204	H	TBE 8.2	<i>XDH</i>

(*) Números de referencia enzimática correspondientes a la 'Enzyme Comission' (E.C.) según la IUBNC (1984).

(**) M: Músculo; H: Hígado.

(***) AC: Citrato-aminopropylmorfolina (modificado de Clayton y Tretiak, 1972). TBE: Tris-edta-borato (modificado de Markert y Faulhaber, 1965). TCBL: Tris-citrato-litio-borato (modificado de Aston y Braden, 1961). CTC: Tris citrato (Meizel y Market, 1967).

Para el análisis de los datos se usó el programa BIOSYS (Swofford y Selander 1981), que permitió estimar las frecuencias alélicas, la proporción de loci polimórficos (P), la heterocigosidad media observada por locus y la heterocigosidad media esperada por locus en situación de panmixia (H_e). Las diferencias entre las frecuencias genotípicas obtenidas y las esperadas bajo el equilibrio de Hardy-Weinberg se evaluaron mediante el test X^2 .

La hipótesis de homogeneidad en la distribución de las frecuencias alélicas de las muestras procedentes de cada isla se evaluó mediante los tests de probabilidad exacta y de chi-cuadrado (X^2). Se obtuvo la distancia genética de Nei (Nei, 1972) y se estimó la varianza genética de las frecuencias alélicas entre los grupos mediante el estadístico F_{st} de Wright (Wright, 1951). También se contrastó la hipótesis nula de homogeneidad de las estimaciones de F_{st} para cada locus y se obtuvo el número medio de emigrantes por generación (Nm), donde el estadístico m representa la probabilidad de que un cierto gameto sea un emigrante, y N es el número de individuos reproductores. Su valor se obtuvo a partir de la ecuación

$$Nm = \frac{1}{4} \left(\frac{1}{F_{ST}} - 1 \right) \text{ (Wright, 1951),}$$

para un modelo de islas, por ser F_{st} el estadístico que mejor se aproxima al problema en las condiciones del medio natural (Slatkin, 1993).

3.- Resultados

De los 32 sistemas enzimáticos ensayados se obtuvo una óptima resolución para 14 de ellos, identificándose un total de 19 locus, (Tabla 1), aunque solo se halló variabilidad achacable a causas genéticas en siete de ellos (*Est-1*, *G3pdh-1*, *Idh-1*, *Idh-2*, *Pgi-1*, *Pgm-1* y *Sdh*). Entre estos, los loci *G3pdh-1* e *Idh-2* presentaron una frecuencia superior al 95% para su alelo más común en alguna de las localidades, hallándose un único alelo raro para el locus *Pgm-1* en las muestras correspondientes a la isla de La Palma. En la Tabla 2 se muestran las frecuencias alélicas estimadas en las tres localidades para cada locus.

Los valores medios de polimorfismo ($P=21.05\%$) y heterocigosidad ($H_e= 0.099-0.105$), así como los de heterocigosidad observada en cada locus y número medio de alelos por locus ($A= 1.5$) resultaron similares en las tres islas (Tabla 3).

La distribución genotípica observada en cada locus polimórfico se ajustó a la esperada bajo el supuesto de equilibrio de Hardy-Weinberg, existiendo ligeros excesos de individuos homocigóticos en los loci *Idh-1* en la isla de Gran Canaria (índice de fijación 0.276) y *Sdh* en la isla de Lanzarote (índice de fijación 0.264) (Tabla 4). La desviación del cero de los índices de fijación se contrastó mediante $X^2_{(1)}= nF^2$, pero al no ser significativa al 95% se puede asumir que en cada grupo el apareamiento es aleatorio.

En las Tablas 5 y 6 se muestran los valores de la distancia genética de Nei, donde se observa que es ligeramente mayor entre las muestras de Lanzarote y Gran Canaria que entre las de La Palma y Lanzarote y las de La Palma y Gran Canaria. Las distancias en cada locus son mayores entre la isla de Lanzarote y las otras dos localidades, excepto para el locus *Idh-1*, que presenta una mayor distancia entre Gran Canaria y La Palma.

Tabla 2. Frecuencias alélicas.

Locus	Alelos	Localidad		
		Gran Canaria	La Palma	Lanzarote
		50 (.0)	51.9 (1.2)	41 (.0)
<i>Est-1</i>	1	0,610	0,650	0,720
	2	0,380	0,350	0,280
	3	0,010	0,000	0,000
<i>G3pdh-1</i>	1	0,990	0,979	0,963
	2	0,010	0,021	0,037
<i>ldh-1</i>	1	0,640	0,536	0,610
	2	0,200	0,259	0,268
	3	0,160	0,205	0,122
<i>ldh-2</i>	1	1,000	1,000	0,988
	2	0,000	0,000	0,120
<i>Pgi-1</i>	1	0,640	0,625	0,512
	2	0,290	0,323	0,415
	3	0,060	0,031	0,061
	4	0,010	0,021	0,012
<i>Pgm-1</i>	1	1,000	0,990	1,000
	2	0,000	0,010	0,000
<i>Sdh</i>	1	0,640	0,621	0,634
	2	0,330	0,363	0,366
	3	0,030	0,016	0,000

N (d.t.): Número medio de individuos para los que se obtuvo una resolución óptima del total de sistemas enzimáticos analizados y su desviación típica. (En el caso de las muestras procedentes de La Palma se obtuvo un número variable de muestras con resolución óptima entre 50 y 60 dependiendo del sistema enzimático analizado).

No se hallaron diferencias significativas entre las distribuciones de frecuencias alélicas de las distintas localidades para ninguno de los loci analizados (Tabla 7). El bajo valor de F_{st} (0.007) muestra un alto grado de homogeneidad entre los diferentes grupos, así como el valor estimado de emigrantes por generación (N_m) que resultó ser de 35.4 individuos.

Tabla 3. Heterocigosidad por locus.

Locus	Localidad								
	Gran Canaria			La Palma			Lanzarote		
	N	He	Ho	N	He	Ho	N	He	Ho
<i>Est-1</i>	50	.488	.540	50	.460	.500	41	.409	.463
<i>G3pdh-1</i>	50	.020	.020	70	.042	.043	41	.071	.073
<i>Idh-1</i>	50	.530	.380	56	.609	.554	41	.548	.548
<i>Idh-2</i>	50	.000	.000	50	.000	.000	41	.024	.024
<i>Pgi-1</i>	50	.508	.520	48	.509	.458	41	.569	.561
<i>Pgm-1</i>	50	.000	.000	50	.020	.020	41	.000	.000
<i>Sdh</i>	50	.485	.520	62	.486	.403	41	.470	.341

N: Número de individuos analizados; Ho: Heterocigosidad observada.

He: Heterocigosidad esperada (Nei, 1978).

Tabla 4. Valores de variabilidad genética.

Localidad	A	Ho	He	Polimorfismo		
				.95%	.99%	Sin criterio
Gran canaria	1.53	.099	.107	21.05	26.32	26.32
	(.22)	(.045)	(.048)			
La Palma	1.53	.104	.112	21.05	31.58	31.58
	(.21)	(.046)	(.050)			
Lanzarote	1.47	.105	.110	21.05	31.58	31.58
	(.19)	(.046)	(.048)			

A: nº medio de alelos por locus; Ho: Heterocigosidad observada.

He: Heterocigosidad esperada (Nei, 1978); (d.t.): desviación típica.

.95%: Valor del polimorfismo que considera polimórficos los loci para los que la frecuencia del alelo más común no supera el 95%.

.99%: Valor del polimorfismo que considera polimórficos los loci para los que la frecuencia del alelo más común no supera el 99%.

Tabla 5. Distancia genética de Nei (1972).

Población	Gran canaria	La Palma
Gran canaria		
La Palma	0.01	
Lanzarote	0.02	0.01

Tabla 6. Distancia genética de Nei (1972) entre poblaciones para cada locus.

Localidades	Locus			
	<i>Est-1</i>	<i>Idh-1</i>	<i>Pgi-1</i>	<i>Sdh</i>
Gran Canaria - La Palma	0.002	0.015	0.002	0.002
Gran Canaria - Lanzarote	0.017	0.007	0.033	0.002
La Palma - Lanzarote	0.007	0.012	0.022	0.000

Tabla 7. Test Chi-cuadrado de contingencia en todos los loci.

Locus	Nº de alelos	X^2_n	G.L.	P
<i>Est-1</i>	3	4.005	4	.40539
<i>G3pdh-1</i>	2	1.498	2	.47273
<i>Idh-1</i>	3	4.147	4	.38653
<i>Idh-2</i>	2	2.448	2	.29409
<i>Pgi-1</i>	4	5.096	6	.53155
<i>Pgm-1</i>	2	1.826	2	.40122
<i>Sdh</i>	3	2.739	4	.60244
Total		21.759	24	.59366

G.L.: Grados de libertad.

P: probabilidad.

4.- Discusión

Los resultados obtenidos muestran que el chicharro presenta homogeneidad genética entre las localidades analizadas, existiendo un flujo importante o cuando menos suficiente para mantenerla.

Las estimaciones de variabilidad genética halladas para *Trachurus picturatus* son mayores a las heterocigosidades medias propuestas por Smith y Fujio (1982) para 106 especies de teleósteos marinos ($H_o=0.060 \pm 0.038$). Sin embargo, son similares a las descritas por otros autores para otras especies del género *Trachurus*: *T. mediterraneus* ($H_o=0.116$) y *T. trachurus* ($H_o=0.108$) (Ben Salem y Ktari, 1992); *T. symmetricus murphyi* ($H_o=0.124$) (González et al, 1996). La causa de esta mayor variabilidad respecto a otras especies de peces marinos cabe buscarla en su amplio rango de distribución en aguas templadas, sus hábitos pelágicos y su alto grado de especialización (Smith y Fujio, 1982). Otro factor que influye sobre las estimaciones de variabilidad genética es el número de loci analizados, y en este sentido Stepien y Rosenblatt (1996) hallaron un valor inferior de heterocigosidad media para *T. symmetricus* ($H_o=0.065$) y *T. lathami* ($H_o=0.048$), sobre un total de 42 loci.

El alto grado de homogeneidad en las frecuencias alélicas contrastado mediante el análisis de contingencia de la chi-cuadrado y el test de probabilidad exacta, y el bajo valor de F_{ST} (Tabla 8), denotan la ausencia de estructuración genética entre los grupos de las tres localidades. En consecuencia, la hipótesis de que *Trachurus picturatus* presenta una sola población panmíctica en las islas muestreadas no puede ser rechazada.

Tabla 8. Estadísticos F de Wright (Wright, 1978).

Locus	F_{IS}	F_{IT}	F_{ST}
<i>Est-1</i>	-.120	-.111	.008
<i>G3pdh-1</i>	-.029	-.023	.005
<i>ldh-1</i>	.120	.126	.007
<i>ldh-2</i>	-.012	-.004	.008
<i>Pgi-1</i>	.018	.030	.012
<i>Pgm-1</i>	-.010	-.003	.007
<i>Sdh</i>	.184	.185	.001
Media	.053	.059	.007

F_{IS} : Correlación entre dos alelos unitivos en las subpoblaciones.

F_{IT} : Correlación entre dos alelos unitivos en el conjunto de todas las subpoblaciones.

F_{ST} : Correlación entre dos alelos unitivos entre las subpoblaciones.

Los bajos valores de distancia genética y las estimaciones de flujo genético entre las islas, sugieren que el número de emigrantes por generación (Nm) es suficiente para mantener homogeneidad en las frecuencias alélicas, y evitar la diferenciación por deriva genética (Slatkin, 1989). Asimismo, los valores de mayor distancia genética (D) se dan con respecto a la isla de Lanzarote ($D=0.02$), resultando más afines entre sí ($D=0.01$) las otras dos localidades (Tablas 5 y 6). Este resultado coincide con lo propuesto por Brito (1984) y Brito et al (1994) respecto a la composición de la ictiofauna de las islas orientales, más influenciada por su proximidad a la plataforma africana, con respecto a las islas occidentales.

Fig. 3. Fenómenos oceanográficos a mesoescala presentes en la zona canaria (SeaS Canarias, ULPGC).

Las formas en que se produce el intercambio genético pueden ser debidas a la capacidad de realizar grandes migraciones verticales y horizontales de la especie (Lloris y Moreno, 1995), o a la intensa actividad a mesoescala de la zona, en forma de *jets* costeros procedentes del afloramiento sahariano, remolinos ciclónicos y anticiclónicos, y estelas de aguas cálidas a sotavento de las islas (La Violette, 1974; Van Camp y Nykjaer, 1988; Molina y Laatzén, 1986; 1989), que pueden transportar larvas e individuos inmaduros en sentido Este-Oeste y propiciar migraciones tróficas (Rodríguez et al, 1999) (Fig.3). Aún cuando esta migración puntual de individuos homogeneice la estructura genética de la población, ésta puede estar subdividida en diferentes grupos, denominados demos o subpoblaciones fenotípicamente adaptadas a las condiciones ambientales heterogéneas del área canaria, presentando tasas de crecimiento diferentes o distintas épocas de freza (Castro et al, 2002).

Una interpretación errónea de la estructura genética de las poblaciones naturales sometidas a explotación puede llevar a su sobreexplotación y mermar su acervo genético, al eliminar, parcial o totalmente, alguna de las unidades reproductoras que las componen (Guerra-Sierra y Sánchez-Lizaso, 1998). Este problema es de especial relevancia cuando por conveniencia administrativa, las poblaciones son gestionadas sistemáticamente bajo la asunción de poblaciones unitarias y panmícticas. La existencia de diferentes unidades de población debe ser tratada mediante parámetros diferenciados para cada unidad, como pueden ser las tasas de crecimiento o la mortalidad por pesca. En este sentido, Castro et al (2002) encuentran diferencias morfológicas, merísticas y biológicas entre muestras de esta especie procedentes de las islas de Gran Canaria y La Palma, que apuntan hacia la existencia de un cierto grado de aislamiento entre ellas. Por ello, sería adecuado realizar nuevos estudios orientados a revelar variabilidad genética no detectada en este trabajo, analizando un número mayor de sistemas enzimáticos o bien mediante el uso de otros marcadores genéticos. Además, para conocer mejor la estructuración real

de las poblaciones de esta especie sería adecuado comparar muestras procedentes de un mayor número de localidades, como la plataforma sahariana, el Mediterráneo Occidental, Azores, Madeira y los montes y bancos submarinos del Atlántico Oriental.

Discusión general

La importancia pesquera y ecológica del género *Trachurus* es muy relevante a nivel mundial, y en Canarias no son una excepción, ya que el chicharro (*T. picturatus*) es una de las especies objetivo de la flota artesanal y supone un importante recurso de alto valor económico. Sin embargo, y a pesar de su importancia económica y ecológica, existen pocos estudios que traten específicamente sobre la biología de esta especie en su área de distribución y casi ninguno en las Islas Canarias, salvo la excepción reciente de Castro *et al.* (2002) y Jurado-Ruzafa y García Santamaría (2012).

Aportar nueva información sobre esta especie es, por tanto, un objetivo indispensable para poder gestionar este recurso en las Islas Canarias y justifica sobradamente su estudio. Sin embargo, a la hora de plantear determinar los parámetros de interés desde el punto de vista de la gestión de las pesquerías, surge la necesidad de establecer cuáles son las unidades de población sobre las que trabajar, pues las especiales características geomorfológicas y oceanográficas de las Islas, pueden influir en la dinámica de los peces y en su distribución (Brito, *et al.*, 1996; Castro *et al.*, 2002).

La situación de las Islas Canarias, situadas cerca del afloramiento de aguas frías y ricas en nutrientes de la costa africana, y atravesadas por la corriente de Canarias, genera diferencias oceanográficas entre las islas más occidentales y las más orientales. La intensa actividad a mesoescala en la zona, añade heterogeneidad al conjunto insular, en forma de filamentos de aguas frías, remolinos ciclónico y anticiclónicos, y estelas de aguas cálidas al sur de las islas, con diferencias de temperaturas de hasta cinco grados entre las ellas (La Violette, 1974; Van Camp y Nykjaer, 1988; Molina y Laatzén, 1986; 1989). A todo esto hay que añadir que las plataformas insulares de las islas más occidentales son bastante más estrechas que las de las orientales, lo que añade una variable más, y que también va a influir sobre la distribución de las especies pelágico-demersales, como es el caso del chicharro.

La dificultad encontrada en muchas ocasiones para gestionar los stocks de peces y determinar la estructura de sus poblaciones, ha llevado a la comunidad científica a emplear diferentes estrategias y metodologías (Ihsen, *et al.*, 1981; Sánchez-Lisazo, 1988). Entre ellas

se pueden destacar el uso de marcadores genéticos (e.g.: isoenzimas, ADN mitocondrial, microsátélites), las diferencias morfométricas y merísticas, las diferencias en los periodos de freza y las áreas reproductivas, así como los parámetros de crecimiento y el uso de la fauna parasitológica como marcador biológico. El uso combinado de más de uno de estos métodos nos permite obtener una visión más amplia de la estructura de las poblaciones, y es requisito indispensable en un medio tan complejo como el marino (Abaunza, 2008).

Los resultados obtenidos en el presente estudio han permitido obtener una visión general de los principales parámetros biológicos de esta especie en las Islas Canarias, como son las tasas de crecimiento, la época de freza, los parámetros fisiológicos (factor de condición e índice gonadosomático) y la dieta, además de caracterizarla desde el punto de vista morfométrico y merístico, y compararla con los valores de otras regiones del Atlántico y del Mediterráneo y con otros de sus congéneres.

El tratamiento diferenciado de las muestras correspondientes a cada isla, (Gran Canaria y La Palma), ha revelado que no existen diferencias genéticas, pero sí se han detectado diferencias de forma, merísticas y de dieta, que nos hacen inferir en una adaptación fenotípica diferenciada para cada uno de los ambientes insulares. Estas diferencias, parece que están relacionadas con los hábitos alimenticios, pues las variables morfométricas que difieren, (longitud ventral, cefálica, mandibular y altura anal) pueden tener un papel importante en los hábitos alimentarios de esta especie, de forma similar a como ocurre en otras especies afines (Suda *et al.*, 1987), y las dos primeras relaciones morfométricas (LC y LV) coinciden con las que Bukatin *et al.*, (1981) encontró entre Canarias y la costa africana.

En este punto, es necesario puntualizar que no haber detectado diferencias genéticas no implica que no existan. Las isoenzimas son proteínas que controlan mecanismos metabólicos básicos poco influenciados por el medio, por lo que es relativamente habitual que resulten ser homogéneas para poblaciones con un flujo mínimo de individuos entre poblaciones (Fazeres, 2007). Además, parece lógico pensar que la abundancia de huevos y los hábitos pelágicos, sobre todo de los juveniles de chicharro, propicien el intercambio genético de forma efectiva entre las Islas. De igual forma, tampoco se puede descartar, que existan otras fuentes de migrantes, transportados desde el afloramiento sahariano a través de filamentos o 'jets'

costeros de aguas frías, e incluso con la corriente de Canarias desde los montes submarinos cercanos o desde Madeira (Nei, 1972; Molina y Latzen, 1986; 1989; Moyano et al. 2014).

Los trabajos relativos a especies del mismo género muestran un patrón similar al obtenido aquí. En el caso de *Trachurus trachurus*, aunque muestra una relativa homogeneidad genética, presenta diferentes parámetros biológicos y morfométricos en los diferentes stocks de su área de distribución (Abaunza, 2008). Por otro lado, en una escala geográfica incluso menor a la del presente estudio, dentro de una misma bahía, se han descrito diferencias morfométricas en los juveniles correspondientes a diferentes cohortes de *T. japonicus*, atribuidas a parámetros ecomorfológicos (Kishida *et al.*, 2011). Estas referencias junto a los resultados obtenidos en el presente trabajo, nos hacen pensar de forma clara que el género *Trachurus* se adapta de forma plástica a las características específicas del medio, desarrollando aquellos rasgos fisonómicos y fisiológicos que mejor aseguren su supervivencia.

Nuevos estudios serían necesarios para corroborar las hipótesis aquí planteadas, sobre todo en los rangos de tallas no abarcados en los muestreos, los individuos en su primer año de vida y los de mayor talla. La distribución geográfica y temporal de las diferentes cohortes, particularmente de juveniles y adultos, el comportamiento gregario de sus individuos, distribuidos en cardúmenes con estrechas variaciones en la talla media y la época prolongada de puesta, dan como resultado distribuciones de frecuencia de tallas difíciles de seguir en el tiempo (Shaboneyev, 1973; Pitcher y Parrish, 1993). El muestreo procedente de pescas comerciales es fácilmente accesible y resulta económico comparado con las campañas de prospección específicas, pero en este caso, presenta algunos inconvenientes (Anderson, 1973; Caddy, 1975; Hilborn, 1985; Swain y Sinclair, 1994; Gillis y Peterman, 1998; Gillis y Frank, 2001), por lo que una pesca dirigida hacia las tallas no comerciales se hace necesaria para poder obtener parámetros biológicos válidos para todo el espectro de tallas.

Comparaciones genéticas con stocks de otras zonas de su área de distribución, o técnicas de marcado y recaptura, también serían muy útiles para validar el crecimiento y aportar información sobre las posibles migraciones de esta especie, así como el posible flujo genético existente entre ellas.

En conclusión, se han aportado los principales parámetros biológicos para *Trachurus picturatus* en las Islas Canarias. Los resultados obtenidos indican que existen diferencias fenotípicas entre los stocks o demos insulares, por lo que los programa de gestión pesquera que puedan implementarse en la región, deberían tener en cuenta este hecho. En caso de confirmarse definitivamente, la aplicación de medidas de gestión, como el establecimiento de tallas mínimas de captura, las tasas anuales de captura o las posibles época de veda, deberán establecerse de manera específica para que la gestión pesquera sea eficaz, pues una interpretación errónea de la estructura genética de las poblaciones naturales sometidas a explotación puede llevar a su sobreexplotación y mermar su acervo genético, al eliminar, parcial o totalmente, alguna de las unidades reproductoras que las componen (Guerra-Sierra y Sánchez-Lizaso, 1998; Castro et al., 2002). En este sentido, es especialmente preocupante la situación actual, en la que la talla mínima de captura establecida por la Administración (LT=10 cm) es muy inferior a la talla de maduración masiva de la especie (LT=22 cm), y además, no existe un programa de registro de descargas en los puertos (Guerra-Sierra y Sánchez-Lizaso, 1998). Si las partes implicadas no aplican medidas en los próximos años, este recurso, como muchos otros, correrá el riesgo de ser sobreexplotado, en las Islas, extremo este último que no puede ser descartado en la actualidad ante la ausencia de estudios al respecto.

Conclusiones finales

- 1) El análisis de los caracteres merísticos de *Trachurus picturatus* indica que existen diferencias en el número de branquiespinas del primer arco branquial entre los ejemplares procedentes de las isla de Gran Canaria y La Palma.
- 2) El análisis morfométrico revela diferencias en la forma del cuerpo, resultando mayor la longitud cefálica, la longitud mandibular, la altura anal y la longitud ventral, en la isla de Gran Canaria que en La Palma.
- 3) Algunos de los rangos de los valores merísticos y morfométricos referidos como valores de referencia de la especie por Smith-Vaniz y Berry (1988), difieren de los obtenidos para Canarias. Concretamente, en las Islas, la relación longitud furcal/altura anal llega a ser mayor (6,9), el rango máximo de branquiespinas inferiores del 1er arco branquial llega a 49, y el número de radios blandos de las espinas anales y 2ª dorsal superan en dos las de referencia de FAO.
- 4) La tasas de crecimiento de los individuos de *Trachurus picturatus* mostraron valores diferentes en ambas islas: en Gran Canaria $k = 0,193 \text{ años}^{-1}$, $L_{\infty} = 36,8 \text{ cm}$; y en La Palma $k = 0,068 \text{ años}^{-1}$, $L_{\infty} = 64,2 \text{ cm}$. Los parámetros para el conjunto de la población del Archipiélago son $k = 0,068 \text{ años}^{-1}$, $L_{\infty} = 42,1 \text{ cm}$.
- 5) *Trachurus picturatus* presenta sexos separados y es su reproducción es asincrónica, liberando varias puestas a lo largo del periodo de freza. Se confirma el fenómeno de atresia. El desarrollo gonadal es similar al de sus congéneres.
- 6) La talla de maduración masiva es de *Trachurus picturatus* en las Islas Canarias fue de 22,4 cm. para las hembras y de 24,8 cm. para los machos. La freza se produce entre enero y abril.
- 7) La variación temporal de los índices de condición y hepático indican que el chicharro aumenta de peso, acumulando grasa, durante el verano, para emplearla posteriormente en la reproducción. Se encontraron diferencias significativas entre islas.

8) *Trachurus picturatus* es un pez carnívoro, de hábitos principalmente zooplanctófagos, cuyas presas más comunes son pequeños peces y eufausiáceos. Su dieta se adapta a la disponibilidad del medio y varía en función de la talla.

9) Los tejidos de muestras de *Trachurus picturatus* procedentes de las islas de Gran Canaria, La Palma y Lanzarote, son genéticamente homogéneas, no pudiéndose rechazar la hipótesis de que esta especie presente una estructura de población panmíctica.

10) Los niveles de variabilidad genética, detectados mediante electroforesis isoenzimática, resultan mayores que los valores medios descritos para los peces marinos, habiéndose obtenido un valor medio de heterocigosidad (H_o) de 0,102.

Bibliografía

- Abaunza, P., L. Gordo, C. Karlou-Riga, A. Murta, Atgw. Eltink, Mt. García Santamaría, C. Zimmermann, *et al.* 2003. Growth and reproduction of horse mackerel, *Trachurus trachurus* (Carangidae). *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 13, no. 1: 27-61.
- Abaunza, P., A.G. Murta, N. Campbell, R. Cimmaruta, A.S. Comesana, G. Dahle, M.T. Garcia Santamaria, *et al.* 2008. Stock identity of horse mackerel (*Trachurus trachurus*) in the northeast atlantic and mediterranean sea: Integrating the results from different stock identification approaches. *Fisheries Research* (Amsterdam) 89, no. 2: 196-209.
- Aebersold, P.B., G.A. Winans, D.J. Steel, G.B. Milner, F.M. Utter, 1987. Manual for starch gel electrophoresis: a method for detection of genetic variation. NOAA, Technical Report. 61:1-19.
- Amezaga-Herrán, R., 1988. Análisis de contenidos estomacales en peces. Revisión bibliográfica de los objetivos y de la metodología. Informes Técnicos del Instituto Español de Oceanografía, 63, 74 pp.
- Anderson, R. 1973. Those fishermen lies: custom and competition in North Atlantic fishermen communication. *Ethnos*, 73: 153-164.
- Arkhipov, A.G., D.A. Kozlov, V.N. Shnar, A.A. Sirota, 2002. Structure of waters and distribution of fish at different ontogenetic stages around seamounts of Central-Eastern Atlantic Ocean. ICES CM 2002/ M: 03, 15 pp.
- Aston, C.C. y W.H. Braden, 1961. Serum beta-globulin polymorphism in mice. *Aust. J. Biol. Sci.* 14:248-253.
- Bagenal, T.B. y F.W. Tesch, 1978. Age and growth. In Bagenal T. (ed) *Methods for assessment of fish production in fresh waters*, IBP Handbook No. 3. Oxford: Blackwell Scientific, pp. 101–136.

- Barajas, F.H., 2007. Comparación entre análisis discriminante no-métrico y regresión logística multinomial. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia.
- Bauchot, M.L., 1992. Carangidae. Ed. C. Leveque, D. Paugy, y G.G. Teugels Orstom, Paris (France).
- Beatty, S.J. y D.L. Morgan, 2010. Teleosts, agnathans and macroinvertebrates as bioindicators of ecological health in a south-western australian river. *J. R. Soc. W. A.* 93(2):65-79.
- Ben Salem, M. y M.H. Ktari, 1980. Présentation des espèces du genre *Trachurus* Rafinesque, 1810 et *Caranx* Lacépède, 1810 (Poissons, Téléostéens. Carangidae) des côtes tunisiennes: Morphologie et Biologie. *Bull. Off. Nat. Pêch., Tunisie.* 4 (1): 155-168.
- Ben-Salem, M., 1988. Régime alimentaire de *Trachurus trachurus* (Linnaeus, 1758) et de *T. mediterraneus* (Steindachner, 1868), (Poissons, Téléostéens, Carangidae) de la province Atlantico-Méditerranéenne. *Cybium*, 12(3): 247-253. (En francés).
- Ben Salem, M., 1988. Numerical taxonomy of the species of *Trachurus* Rafinesque, 1810 (Pisces, Teleosteans, Carangidae). *Cybium*, 12: 45-58.
- Ben Salem, M. y M.H. Ktari, 1992. Présentation des espèces du genre *Trachurus* Rafinesque, 1810 et *Caranx* Lacépède, 1810 (Poissons, Téléostéens. Carangidae) des côtes tunisiennes: Morphologie et Biologie. *Bull. Off. Natn. Pêch., Tunisie.* 4 (1):155-168.
- Ben Salem, M. y M.H. Ktari, 1992. Enzymatic polymorphisms of *Trachurus trachurus* (Linnaeus, 1758) and *T. mediterraneus* (Steindachner, 1886) (Teleostei: Carangidae). *Cybium*, 16: 73-79.
- Ben Salem, M., 1995. Key to the genus *Trachurus* Rafinesque, 1810 (Teleostei, Carangidae). *J. Ichtyol.* 35: 40-53.
- Berg, J., 1979. Discussion of methods of investigating the food of fishes, with reference to a preliminary study of the prey of *Gobiusculus flavescens* (Gobiidae). *Marine Biology*, 50: 263-273.

- Berry, F.H. y L. Cohen, 1972. Synopsis of the species of *Trachurus* (Pisces, Carangidae). *Quart. J. Florida Acad. Sci.*, 35, (4)
- Black M.P. y M.S. Grober, 2003. Group sex, sex change, and parasitic males: Sexual strategies among the fishes and their neurobiological correlates. *Annu Rev Sex Res* 14:160-84.
- Blanc, M. y M.L. Bauchot, 1961. Sur quatre genres de Carangidae (Teleosteens, Perciformes) de la cote occidentale d'Afrique: *Decapterus*, *Caranx*, *Trachurus*, *Suareus*. Affinites eq rapports phylogenetiques. *Bull. Musueum nat. histoire natur.*, 2 ser., 32 (6).
- Bordes, F. y J.L. Hernández-López, 2003. Acción 1. Evaluación acústica de los recursos pesqueros de aguas profundas del Archipiélago Canario. En: Prospección experimental de los recursos pesqueros de fondos profundos en aguas del Archipiélago Canario. Castro *et al.*, 2003. Informes Técnicos de la Viceconsejería de Pesca del Gobierno de Canarias.
- Borges, M.F., 1996. The population biology of horse mackerel (*Trachurus trachurus*) in the north-east Atlantic (PhD thesis). University of East Anglia, England. 180 pp.
- Bowering, W.R., 1988. An analysis of morphometric characters of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in the northwest Atlantic using a multivariate analysis of covariance. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 45: 580–585.
- Brett, J.R., 1979. Environmental factors and growth. In: *Fish Physiology*. Vol. 8, Hoar, W.J., D.J. Randall y J.R. Brett (Ed.). Academic Press, New York, p. 599-675
- Brito, A. 1984. Zoogeografía marina de las Islas Canarias. En: *Fauna marina y terrestre del Archipiélago Canario*. pp. 66-75. Ed. Edirca. Las Palmas de Gran Canaria.
- Brito, A., I.J. Lozano, J.M. Falcón, F.M. Rodríguez, J. Mena, 1996. Análisis biogeográfico de la ictiofauna de las Islas Canarias. En: Llinas, O., J.A. González y M.J. Rueda, (eds.). 241-270. *Oceanografía y Recursos Marinos en el Atlántico Centro-oriental*. Las Palmas de G.C. Instituto Canario de Ciencias Marinas.

- Bukatin, P.A., L.N. Domanevskij, V.S. Zenkin, E.I. Ryazantseva, 1981. On the population structure of scad in the areas of the Central East Atlantic. *Rybn. Khoz. Moskva*, 7: 39-40. (En ruso).
- Bush, A., 2003. Diet and diel feeding periodicity of juvenile scalloped hammerhead sharks, *Sphyrna lewini*, in Kane'ohe Bay, O'ahu, Hawai'i. *Environmental Biology of Fishes*, 67: 1–11.
- Caddy, J.F., 1975. Spatial model for an exploited shellfish population, and its application to the Georges Bank scallop fishery. *J. Fish. Res. Board Can.* 32: 1305-1328.
- Cadrin S.X., 2000. Advances in morphometric identification of fishery stocks. *Rev Fish Biol* 10:91-112.
- Cadrin S.X., 2005. Morphometric landmarks. In: Cadrin S.X., K.D. Friedland, J.R. Waldman (eds) *Stock identification methods*. Elsevier Academic Press, UK, pp 153–172.
- Campana, S.E. y J.M. Casselman, 1993. Stock discrimination using otolith shape analysis. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50: 1062-1083.
- Campana, 1999. Chemistry and composition of fish otoliths: pathways, mechanisms and applications. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* Vol. 188: 263-297.
- Campana, S.E., G.A. Chouinard, J.M. Hanson, A. Frechet y J. Bratney, 2000. Otolith elemental fingerprints as biological tracers of fish stocks. *Fisheries Research*, 46: 343-357.
- Campana, S.E., 2001. Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. *J. Fish Biol* 59: 197-242.
- Cárdenas, L., C.E. Hernández, E. Poulin, A. Magoulas, I. Kornfield, F. Patricio Ojeda, 2005. Origin, diversification, and historical biogeography of the genus *Trachurus* (Perciformes: Carangidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 35: 496-507.
- Casaponsa I Roca, J., 1993. Contribución al estudio del género *Trachurus* (Pisces: Carangidae) en el mar catalán (Tesis doctoral). Universidad de Barcelona.

- Casselman, J. M., 1987. Determination of Age and Growth. In: *The Biology of Fish Growth*. A. H. Weatherley y H. S. Gill (eds.): 209-243. Academic Press. New York.
- Castrillón, F., 1998. Comparación de la discriminación normal lineal y cuadrática con la regresión logística para clasificar vectores en dos poblaciones. Tesis de Maestría, Facultad de ciencias, Universidad Nacional de Colombia.
- Castro, J.J., 1991. Ecología trófica de la caballa (*Scomber japonicus*, Houttuyn, 1782) en aguas del Archipiélago Canario. Tesis doctoral. Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Las Palmas de Gran Canaria, España. 313 pp.
- Castro, J.J. 1993. Feeding ecology of chub mackerel *Scomber japonicus* in the Canary Islands. *S. Afr. J. mar. Sci.*, 13:323-328
- Castro, J.J., J.A. Santiago y V. Hernández-García, 1999. Fish associated with fish aggregation devices off the Canary Islands (Central-East Atlantic. *Scientia Marina*, 63(3-4):191-198
- Castro, J.J., C. Cuyás-Lazarich, A.I. Fazeres-Malheiro, J.L. Hernández-López, P. Jiménez-García, G. Santana- Artiles, A.T. Santana-Ortega, P. Sosa-Henríquez, 2002. Influencia de la estructura del Archipiélago Canario en el aislamiento de las poblaciones de especies de peces de interés comercial. Implicaciones en la gestión pesquera. Viceconsejería de Pesca. Gobierno de Canarias. 172 pp.
- Castro, J.J., V. Hernández-García, D. Castro-Arbelo, A. Betsancor y M.A. Hernández. 2010. Seguimiento científico de los sistemas de arrecifes artificiales ubicados en el litoral de las islas de Lanzarote, Fuerteventura, Gran Canaria y La Palma. Inf. Tec. Viceconsejería de Pesca. Gobierno de Canarias.
- Chase J.M., 1999. Food web effects of prey size refugia: variable interactions and alternative stable equilibria. *Am Nat* 154(5):560–571
- Chipps, S.R., J.A. Dunbar y D.H. Wahl, 2004. Phenotypic variation and vulnerability to predation in juvenile bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Oecologia* 138, 32–38

- Christensen V., M. Col, C. Piroddi, J. Steenbeek, J. Buszowski, D. Pauly, 2014. A century of fish biomass decline in the ocean. *Mar Ecol Prog Ser* 512:155-66
- Clayton, J.W. y D.N. Tretiak, 1972: Amine citrate buffers for ph control in starch gel elctrophoresis. *J. Fish. Res. Board. Can.* 29: 1169-1172
- Cousseau, M.B., 1967. Contribución al conocimiento de la biología del surel (*Trachurus picturatus australis*) del área de Mar del Plata (Pisces, Fam. Carangidae). *Biol. Inst. de Biol. Mar. Argentina*, 15, 38 pp.
- Delgado, C., M. Rosengrant, H. Steinfeld, S. Ehui y C. Courbois, 1999. Livestock to 2020: The Next Food Revolution. Food, Agriculture and the Environment paper 28. International Food Policy Research Institute, Washington DC.
- Deudero, S. y B. Morales-Nin, 2001. Prey selectivity in planktivorous juvenile fishes associated with floating objects in the western Mediterranean. *Aquaculture research*, 32: 481-490
- Devlin R.H. y Y. Nagahama, 2002. Sex determination and sex differentiation in fish: An overview of genetic, physiological, and environmental influences. *Aquaculture* 208(3-4):191-364.
- Dunbar, M.J. 1963. Amphipoda: Hyperiidea: Hyperiididae. ICES, Fiches d'identification du zooplancton, sheet 103.
- Durán Muñoz, P. y E. Román Marcote, 2000. Spanish experimental fishings: A cooperative research initiative between scientist and the local fishing industry. Copenhagen-Denmark ICES, 18 pp.
- Durbin, A.G., 1979. Food selection by Plankton feeding fishes. Pp. 203-108 in H. Clepper, ed., *Predatory-Prey Systems in Fisheries Management*, 9 (2): 231-233
- Dwivedi, A.K. y V.K. Dubey, 2013. Advancements in morphometric differentiation: A review on stock identification among fish populations. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 23, no. 1: 23-39

- Ehlinger, T.J. y D.S. Wilson, 1988. Complex foraging polymorphism in bluegill sunfish. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 85, 1878–1886.
- Eschmeyer, W.N. (ed.), 2003. Catalog of fishes. Updated databases as made available to FishBase in March 2003. World Wide Web electronic publication. Available from: www.fishbase.org.
- FAO, 1974. Manual of Fisheries Science Part 2 - Methods of Resource Investigation and their Application. *Fish. Tech paper* 115: 255.
- FAO, 2000. FAO Fisheries Department, Fishery Information, Data and Statistics Unit. FISHSTAT Plus: Universal Software for fishery statistical time series. Version 2.3.2000.
- FAO, 2002 (a) The State of World Fisheries and Aquaculture. Ed. FAO Information Division. Fisheries Department, Food and Agriculture Organization, Rome. 150 pp.
- FAO, 2002 (b) World Agriculture: towards 2015/2030. Summary Report. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- FAO, 2004. The state of world fisheries and aquaculture 2004. FAO Fisheries Department, Roma, 2004.
- Fock, H., F. Uiblein, F. Köster, H. Von Westernhagen, 2002. Biodiversity and species-environment relationships of the demersal fish assemblage at the Great Meteor Seamount (subtropical NE Atlantic), sampled by different trawls. *Marine Biology*. 141: 185-199
- Fylstra, D., L. Lasdon, J. Watson y A. Waren, 1998. Design and use of the Microsoft Excel Solver. *Interfaces*, 28(5), 29-55. In: Gibbons, J.D. 1985. *Nonparametric methods for quantitative analysis*. 2ª ed. American Sciences Press, Inc. Ohio, 481 pp.
- Gillis, D.M. y R.M. Peterman, 1998. Implications of interference among fishing vessels and the ideal free distribution to the interpretation of CPUE. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55: 37-46

- Gillis, D.M. y K.T. Frank, 2001. Influence of environment and fleet dynamics on catch rates of eastern Scotian Shelf cod through the early 1980s. *ICES J. Mar. Sci.* 58: 61-69
- González, F., F. Alay, J. Cabello, R. Chávez, 1996. Definición de unidad de stock desde el punto de vista genético en el recurso jurel (*Trachurus symmetricus murphyi*) Nichols, 1920 (Carangidae, Perciformes). *Gayana Oceanol.* 4(2): 183-194
- Graves, J.E., S.D. Ferris y A.E. Dizon, 1984. Close genetic similarity of atlantic and pacific skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) demonstrated with restriction endonuclease analysis of mitochondrial DNA. *Marine Biology*. Berlin, Heidelberg, 79, no 3: 315-319
- Graves, J.E. 1998. Molecular insights into the population structures of cosmopolitan marine fishes. *Journal of Heredity*, 89, no. 5: 427-437
- Grossman, G.D., R. Coffin, P.B. Moyle, 1980. Feeding ecology of the bay goby (Pisces: Gobiidae). Effects of behavioural, ontogenetic and temporal variation on diet. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 44: 47-59
- Gubbay, S., 2003. *Seamounts of the North-East Atlantic*. Final Draft. Ed. Stefanie Fine Schmidt. Oasis, Hamburg & WWF Germany, Frankfurt & Main. 37 pp.
- Guerra-Sierra, A. y J.L. Sánchez-Lizaso, 1998. Fundamentos de explotación de recursos vivos marinos. Ed. Acribia, S.A. Zaragoza. 249 pp.
- Gulland, J.A., 1974. *The management of marine fisheries*. Bristol, *Scientifica Publishers Ltd.*, 198 p.
- Gulland, J.A., 1977. Metas y objetivos de la ordenación pesquera. FAO, Doc. Tec .Pesca, (166): 14
- Harris, H.J., 1985. A primer multivariate statistics. *Academic Press*. Orlando.
- Harris J.H., 1995. The use of fish in ecological assessments. *Australian Journal of Ecology* 20(1): 65–80

- He, J.X., 1999. Fish population dynamics: Integration of bioenergetics and life-history processes. (Tesis doctoral). Ann Arbor: State University of New York College of Environmental Science and Forestry. 208 p.
- Hecht, T., 1990. On the life history of cape horse mackerel *Trachurus trachurus capensis* off the south-east coast of South Africa. *South African Journal of Marine Science*, 9: 317–326
- Hernández-García, V., J.L. Hernández-López, y J.J. Castro, 1998. The octopus (*Octopus vulgaris*) in the small-scale trap fishery off the Canary Islands (central-east Atlantic). *Fish.Res.*, 35: 183-189
- Hernández-León, S., 1988 a. Algunas observaciones sobre la abundancia y estructura del mesozooplankton en aguas del Archipiélago Canario. *Inv. Pesq.*, 52(1): 3-16
- Hernández-León, S., 1988 b. Gradients of mesozooplankton biomass and ETS activity in the wind-shear area as evidence of an island mass effect in the Canary Island waters. *J. Plankton Res.* 10: 1141– 1154
- Hernández-León, S., 1998. Annual cycle of epiplanktonic copepods in Canary Island waters. *Fish. Oceanogr.* 7: 252– 257
- Hernández-León, S., M. Gómez, M. Pagazaurtundua, A. Portillo-Hahnefeld, I. Montero, C. Almeida, 2001. Vertical distribution of zooplankton in Canary Island waters: implications for export flux. *Deep-Sea Res.* 48: 1071–1092
- Hirota, Y., S. Uehara, H. Honda, 2004. Ontogenetic changes of feeding selectivity in juvenile jack mackerel *Trachurus japonicus* collected off south-east Kyushu, Japan. *Fisheries Science*, 70:100-107
- Hyslop, E.J., 1980. Stomach contents analysis: a review of methods and their application. *Journal of fish Biology*, 17: 411-429
- Ivlev V.S., 1961. *Experimental ecology of the feeding of fishes*. Yale University Press, London, 302 pp.

- ICES, 2001. Report of the Working Group on the Assessment of Mackerel, Horse Mackerel, Sardine, and Anchovy. ICES C.M. 2005/ACFM: 06, 456 pp.
- ICES, 2005. Report of the Working Group on the Assessment of Mackerel, Horse Mackerel, Sardine, and Anchovy . ICES C.M. 2005/ACFM: 08, 456 pp.
- ICES, 2012. Report of the Working Group on Anchovy, Sardine, and Horse Mackerel Assessments (WGHANSA), 22– 28 June 2012, Horta, Azores, Portugal. ICES CM 2012/ACOM:16 ICES. 2013. Report of the Working Group on Southern Horse Mackerel, Anchovy, and Sardine (WGHANSA), 21–26 June 2013, Bilbao, Spain. ICES CM 2013/ACOM:16
- Ihssen, P.E., H.E. Booke, J.M. Casselman, J.M. Mc Glade, N.R. Payne y F.M. Utter, 1981. Stock identification: materials and methods. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 38: 1838–1855
- Isidro, H.A., 1990. Age and growth of *Trachurus picturatus* (Bowdich, 1825) (Teleostei: Carangidae) from the Azores Arquipelago. *Life and Earth Sciences* 8: 45-54
- IUBNC (Internacional Union of Biochemistry. Nomenclatura Comité), 1984 Enzyme nomenclature. Orlando, Florida: Academia Press.
- Ivlev V.S., 1961. *Experimental ecology of the feeding of fishes*. Yale University Press, London, 302 pp.
- Jardas, I., M. Sántić, A. Pallaoro, 2004. Diet composition and feeding intensity of horse mackerel, *Trachurus trachurus* (Osteichthyes: Carangidae) in the eastern Adriatic. *Marine Biology*, 144: 1051–1056
- Jesús, G.T., 1992. Study of the growth and reproduction of *Trachurus picturatus* (Bowdich, 1825) in Madeira. Doc. N.o XIV/C/1-1991/03 (DG XIV/CE). 66pp.

- Kanaji, Y., M. Kishida, Y. Watanabe, T. Kawamura, S. Xie, Y. Yamashita, C. Sassa y Y. Tsukamoto, 2010. Variations in otolith patterns, sizes and body morphometrics of jack mackerel *Trachurus japonicus* juveniles. *Journal of Fish Biology*, 77, no. 6: 1325-1342
- Karaiskou, N., A. Apostolodis, A. Triantafyllidis, A. Kouvatsi, 2003. Genetic identification and phylogeny of three species of the genus *Trachurus* based on mitochondrial DNA analysis. *Marine Biotechnol.*, 54: 493-504
- Karaiskou, N., A. Triantafyllidis, C. Triantafyllidis, 2004. Shallow genetic structure of three species of the genus *Trachurus* in European waters. *Marine Ecology Progress Series*, 281: 193-205.
- Kijima, A., N. Taniguchi, A. Ochiai, 1988. Genetic divergence and relationship among fifteen species of genera *Trachurus*, *Decapterus*, *Selar* and *Selaroides*. *Jpn. J. Ichthyol.*, 35: 27-41
- Kirk, R.E., 1982. Experimental design: Procedures for the behavioural Sciences. Brooks/Cole Pub. Co., Belmont, California.
- Kishida, Munenori, Yu Kanaji, Songguang Xie, Yoshiro Watanabe, Tomohiko Kawamura, Reiji Masuda y Yoh Yamashita, 2011. Ecomorphological dimorphism of juvenile *Trachurus japonicus* in Wakasa bay, Japan. *Environmental Biology of Fishes* 90, no. 3: 301-315
- Kochzius M., M. Nölte, H. Weber, N. Silkenbeumer, S. Hjörleifsdottir, G.O. Hreggvidsson, V. Marteinson, K. Kappel K., S. Planes, F. Tinti, *et al.*, 2008. DNA microarrays for identifying fishes. *Marine Biotechnology* 10(2):207-17
- Konchina, Yu. V., 1981. The feeding of the Peruvian jack mackerel, *Trachurus symmetricus murphyi*. *Journal of Ichthyology*, 19: 52-60.
- La Violette, P.E., 1974. A satellite-aircraft thermal study of the upwelled water off the Spanish Sahara. *J. Phys. Oceanogra.*, 4: 676-684
- Lasdon, L. S., y A.D. Waren, 1981. GRG2: an all FORTRAN general purpose nonlinear optimizer. *ACM SIGmap Bulletin*, (30), 10-11.

- Lindsey, C.C., 1988. Factors controlling meristic variation. *Fish Physiology*, 11B: 197–274.
- Leonart, J., J. Salat, y G.J. Torres, 2000. Removing allometric effects of body size in morphological analysis. *Journal of Theoretical Biology* 205, no. 1: 85-93
- Lloris, D. y T. Moreno, 1995. Distribution model and association in three pelagic congeneric species (*Trachurus* spp.) present in the Iberic Mediterranean Sea. *Sci. Mar.*, 59 (3-4):399-403
- Lord J.P. y A.L. Shanks, 2012. Continuous growth facilitates feeding and reproduction: Impact of size on energy allocation patterns for organisms with indeterminate growth. *Mar Biol* 159(7):1417-28
- Ganzedo-López, U. 2005. Efecto de las variaciones climáticas en la distribución espacio-temporal de "*Thunnus thynnus thynnus*" (Linnaeus, 1758) y "*Thunnus alalunga*" (Bonaterre, 1788) en el Océano Atlántico. Tesis doctoral. Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. 182 pp.
- Mancera-Rodríguez, N., 2000. Estudio de la biología, ecología y pesquería de *Stephanolepis hispidus* (Linnaeus, 1766) (Pisces: Monacanthidae) en aguas de Canarias. Mem. Tesis Doc., Univ de Las Palmas de Gran Canaria.
- Market, C.L. y L. Faulhaber, 1965 : Lactae dehydrogenase isozyme patterns of fish. *Journal of Experimental Zoology*. 159:319-332.
- Martinez, C. y M.L. Villegas, 1996. Edad, crecimiento y reproducción de *Diplodus sargus* Linnaeus, 1758 (Sparidae) en aguas asturianas (norte de España). *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, 12 (1): 65-76
- Mauchline, J. 1971a. Euphausiacea: adults. ICES, Fiches d'identification du zooplancton, sheet 134
- Mauchline, J. 1971b. Euphausiacea: larvae. ICES, Fiches d'identification du zooplancton, sheet 135-137

- Mauchline, J. y Gordon, J.D.M., 1982. Trophic diversity in deep sea fish. *Journal of Fish Biology*, 26: 527-535
- McCoy, M., W. Benjamin, M. Bolker, W. Craig Osenberg, G. Benjamin Miner y R. Vonesh James, 2006. Size correction: Comparing morphological traits among populations and environments. *Oecologia* 148, no. 4: 547-54
- Meizel, S. y C.L. Market, 1967. Malate dehidrogenase isozymes of the marine snail. *Ilyanassa* obsolete. *Arch. Biochem. Biophys.* 122: 735-765
- Molina, R. y F.L. Laatzén, 1986. Hidrología comprendida entre las islas Canarias Orientales, Marruecos y las Islas Madeira. 'Campaña Norcanarias I'. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, 3(3): 1-16.
- Molina, R. y F.L. Laatzén, 1989. Hidrología de la Región Canaria 'Canarias I'. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, 5(2): 71-86.
- Moyano, M., J.M. Rodríguez, V. Benítez-Barrios y S. Hernández-León, 2014. Larval fish distribution and retention in the canary current system during the weak upwelling season. *Fisheries Oceanography*, 23(3), 191-209
- Murta, A.G., 2000. Morphological variation of horse mackerel (*Trachurus trachurus*) in the Iberian and north African Atlantic: Implications for stock identification. *ICES Journal of Marine Science* 57, no. 4: 1240-1248
- Murua H., 2014. Fish reproduction assortment: A wonderful diversity. *Environ Biol Fishes* 97(3):329-33
- Naylor, E., 1957. Isopoda: *Flabellifera*. ICES, Fiches d'identification du zooplancton, sheet 78.
- Necrassov, V.V., 1976. *Systematic position, morphological characteristics and range of Carangidae of the Indian Ocean*. Moscow, Central fisheries Technical and Economic Information Research Institute. Manuscript Department 6.

- Necrasov, V.V., 1994. *Mackerels of the World Ocean (genus Trachurus)*. VINRO. Moscú 228 pp.
- Nei, M., 1972. Genetic distances between populations. *Am. Nat.*, 106:283-292
- Nelson J.A., 2006. *Fishes of the world*. 4th edition. New York: John Wiley & Sons, 601 pp.
- Nieland D.L., 2007. Population dynamics and structure overview. Patterson W., J. Cowan, G. Fitzhugh and others editors. *American Fisheries Society*, 5410 Grosvenor Ln. Ste. 110 Bethesda MD 20814-2199 USA.
- Nichols, J.T., 1920. A key to the species of *Trachurus*. *Bull. Am. Museum Nature History*, 42 (3).
- Nichols, J.T., 1940. Notes on Caragin fishes. V. Young *Trachurus* in the Gulf of Mexico. *Am. Museum Novit.*, 4.
- Olaso, I., A. Delgado de Molina, A. Santana, J.C; Delgado de Molina, R; Ariz, J., 1993. Results of stomach content analysis of skipjack tuna *Katsuwonus pelamis* (Linnaeus, 1758) caught in waters off the Canary Islands. Colección de documentos científicos. Comisión internacional para la Conservación de los Túnidos del Atlántico (ICCAT), 40(2): 191-197.
- Olaso, I., O. Cenderero, P. Abaunza, 1999. The diet of horse mackerel, *Trachurus trachurus* (Linnaeus, 1758), in the Cantabrian Sea (north Spain). *Journal of Applied Ichthyology*, 15: 193–198.
- Ortiz, M. y A. Jimeno, 2001. Guía ilustrada para la identificación de las familias y los géneros de los anfípodos del Suborden Gammaridea de la Península Ibérica. *Graellsia*. 57 (2): 3-93
- Oyarzún, C., 1998. El jurel, ¿de qué estamos hablando? In: Arcos, D. (ed.) *Biología y ecología del jurel en aguas chilenas*. Instituto de Investigaciones Pesqueras, S.A. Chile, 37-45 pp.
- Pajuelo, J.G. y J.M. Lorenzo, 1995. Biological parameters reflecting the current state of the exploited pink dentex *Dentex gibbosus* (Pisces: Sparidae) population off the Canary Islands. *S.Afr.L.mar.Sci.* 16:311-319

- Pajuelo, J.G. y J.M. Lorenzo, 1996. Life history of the red porgy *Pagrus pagrus* (Teleostei: Sparidae) off the Canary Islands, central east Atlantic. *Fishery Research*. 28:163-177
- Palomera, I. y P. Rubiés, 1978. Kinds and distribution of fish eggs and larvae off the NW Africa, april-may 1973. *Symp. Canary Current '78*, num. 57.
- Parsons, T.R. y R.J. Le Brasseur, 1970. The availability of food to different trophic levels in the marine food chain. Pp. 325-243 in J.H. Steel (ed.), *Marine Food Chains*. Univ. California.
- Pauly, D., 1983. Some simple methods for the assessment of tropical fish stocks. *FAO Fish.Tech.Pap.*, (234):52 p.
- Pelegrí, J.L., J. Arístegui, L. Cana, M. González-Dávila, A. Hernández-Guerra, S. Hernández-León, A. Marrero-Díaz, M.F. Montero, P. Sangrà, M. Santana-Casiano, 2005. Coupling between the open ocean and the coastal upwelling region off northwest Africa: water recirculation and offshore pumping of organic matter. *Journal of Marine Systems* 54: 3–37
- Pepin P., 1995. An analysis of the length-weight relationship of larval fish: limitations of the general allometric model. *Fisheries Bulletin* 93, 419–426.
- Peters R.H., 1983. *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press, New York.
- Pitcher, T.J. y J.K. Parrish, 1993. Functions of shoaling behavior in teleosts. In: Pitcher, T.J. (ed.), *Behavior of teleost fishes*, 2nd ed. Chapman & Hall, Fish and Fisheries Series 7. London, pp. 363-439
- Poulin, E., L. Cárdenas, C.E. Hernández, I. Kornfield, F.P. Ojeda, 2004. Resolution of the status of Chilean and Californian jack mackerels using mitochondrial DNA sequence. *J. Fish Biol.*, 65: 1160-1164. 2004.

- Quiles, J.A., J.A. González y J.I. Santana, 2001. Dendrobranchiata y Caridea nuevos o poco conocidos para las islas Canarias (Crustacea, Decapoda). *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 17 (1 y 2): 7-13.
- Ramos, A.G., J.M. Lorenzo, J.G. Pajuelo, 2000. Trophic strategy of the skipjack tuna *Katsuwonus pelamis* (Linnaeus, 1758) in the Canary Islands waters.
- Reist, J.D., 1985. An empirical evaluation of several univariate methods that adjust for size variation in morphometric data. *Can. J. Zool.*, 63: 1429-1439.
- Richardson, B.J., P.R. Baverstock, M. Adams, 1986. Allozyme electrophoresis. *A handbook for animal systematics and population studies*. Academic Press, Sydney. 410 pp.
- Ricker W.E., 1977. *The historical development of fish population dynamics*. Gulland JA, editor.
- Rodríguez, J.M., S. Hernández-León, E.D. Barton, 1999. Mesoscale distribution of fish larvae in relation to an upwelling filament off Northwest Africa. *Deep Sea Research Part-1. Oceanographic Research Papers*, 46(11):1969-1984.
- Rudiyakov, YuA y Tsejtlin, VB, 1976. Characteristic features of diurnal vertical migrations of pelagic fauna in the Canary Island area. *Okeanologiya*, 16(2): 329-335.
- Ryther, J. H., 1969. Photosynthesis and fish production in the sea. The production of organic matter and its conversion to higher forms of life vary throughout the world ocean. *Science*, N.Y.166, 72-76.
- Saborido-Rey, J.F., 1994. El género *Sebastes* Cuvier, 1829 (Pisces; Scorponidae) en el Atlántico Norte: Identificación de especies y poblaciones mediante métodos morfométricos; crecimiento y reproducción de las poblaciones de Flemish Cap. (Tesis doctoral). Universidad Autónoma de Madrid. Facultad de Zoología. Departamento de Zoología. 277 pp.
- Santić, M., I. Jardas, A. Pallaoro, 2004. Feeding habits of horse mackerel, *Trachurus trachurus* (Linnaeus, 1758), from the central Adriatic Sea. *Journal of Applied Ichthyology*, 21: 125-130.

- Sebens K.P., 1987. The ecology of indeterminate growth in animals. *Ann Rev Ecol Syst* 18:371–407.
- Serna-Pineda, S.C., 2009. Comparación de árboles de regresión y clasificación y regresión logística. Tesis de Maestría, Facultad de ciencias, Universidad Nacional de Colombia. Sede Medellín.
- Shaboneyev, I.Y., 1973. To the biology of horse mackerel (*Trachurus picturaus picturatus*) from the East Central Atlantic. Trudy Vsesoyuznogo - Nauchnogo - Issledovatel'skogo Instituta Morskogo Rybnogo Khozyaistva i Okeanografii. Moskva. (ViVRO) 93: 91-100.
- Shaboneyev, I.Y. y Ryazantseva, 1977. Population structure of the oceanic horse mackerel (*Trachurus picturatus picturatus*). *J. Ichthyol.*, 17(6), 954-958.
- Shaboneyev, I.Y. y A.N. Kotlyar, 1979. A comparative morphoecological analysis of the eastern pacific forms of *Trachurus symmetricus* and the atlantic oceanic horse mackerel, *Trachurus picturatus picturatus*. *J. Ichthyol.*, 19(2), 24-29.
- Shaboneyev, I.Y., 1980. Systematics, morpho-ecological characteristics and origin of carangids of the genus *Trachurus*. *Journal of Ichthyology*, 20, no. 6: 15-24.
- Shaklee, J.B., F.W. Allendorf, D.C. Morizot, G.S. Whitt, 1990. Gene nomenclature for protein-coding-loci. *Transactions of the American Fisheries Society* 119: 182-191.
- Shelley, B. y A. Donner, 1987. The efficiency of multinomial logistic regression compared with multiple group discriminant analysis. *Journal of American Statistical Association*, (82), 1118–1122.
- Simon T.P., 1999. Introduction: Biological integrity and use of ecological health concepts for application to water resource characterisation. In: *Assessing the sustainability and biological integrity of water resources using fish communities* (ed T P Simon). C.R.C. Press.
- Slatkin, M. y N.H. Barton, 1989. A comparison of three indirect methods for estimating average levels of gene flow. *Evolution* 43:1349-1368.

- Smith, P.J., Y. Fujio, 1982. Genetic variation in marine teleosts: high variability in habitat specialists and low variability in habitat generalists. *Mar. Biol.* 69: 7-20.
- Smith-Vaniz, W.F. y F.H. Berry, 1981. Carangidae. In: Fischer, W., G. Bianchi y W.B. Scott (eds.). *FAO species identification sheets for fishery purpose*. Eastern Central Atlantic; fishing areas 34, 47 (in part). Canada funds-in-Trust. Ottawa, Department of Fisheries and Oceans Canada, by arrangement with the Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Smith-Vaniz, W.F., J.C. Quéro, M. Desoutter, 1990. Carangidae. In: Quéro, J.C., J.C. Hureau, C. Karrer, A. Post, L. Saldanha, (eds.), 1990. Check list of the fishes of the eastern tropical Atlantic. Paris, UNESCO. CLOFETA, 3: 729-755.
- Sokal, R.R. y F.J. Rohlf, 1981. *Biometry*. W.H. Freeman y Co., San Francisco, USA.
- Soltis, D.E. y P.S. Soltis, 1989. *Isozymes in plant biology. Advances in plant Sciences series*. Vol 4. Dioscoriaes Press.
- Soriano, M. y A. Sanjuan. Preliminary results on allozyme differentiation in *Trachurus trachurus* (Osteichthyes, Perciformes, Carangide) on the NE Atlantic waters. Working Document to the Working Group on the Assessment of Mackerel, Horse Mackerel, Sardine and Anchovy. ICES, C.M. 1998/Assess:6.
- Steele, J. H., 1965. Some problems in the study of marine resources. *Spec. Publs. int. Commn. NW. Atlant. Fish.* 6, 463–476.
- Stepien, C.A., R.H. Rosenblatt, 1996. Genetic divergence in antitropical pelagic marine fishes (*Trachurus*, *Merluccius* and *Scomber*) between North and South America. *Copein*, 3: 586-598.
- Suda, Y., M. Shimizu y Y. Nose, 1987. Two types of Japanese jack mackerel *Trachurus japonicus* of summer spawning group in the Sagamai Bay region. *Nippon Suisan Gakkaishi* 53, 1921–1923.

- Suda, Y., T. Machii, H. Orrego, 1995. Some fishery and biological aspects of jack mackerels, genus *Trachurus* (Carangidae). *Sci. Mar.* 59: 571-580.
- Svetovidov, A.N., 1989. Salmonidae . In: Whitehead, P.J.P., M.L. Bauchot, J.C. Hureau, J. Nielsen, E. Tortonese, (eds.). *Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean*. Volumen 1, Unesco. París, (Francia).
- Swain, D.P. y A.F. Sinclair, 1994. Fish distribution and catchability: What is the appropriate measure of distribution? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51: 1046-1054.
- Swoford D.L. y R.B. Selander, 1981. BIOSYS-1: A FORTRAN program for the comprehensive analyses of electrophoretic data in population genetics and systematics. *Heredity* 72: 281-283.
- Tattersall, W.M. y O.S. Tattersall, 1951. *The British Mysidacea*, Vol. 38. Ray Society, Crustacea, 460 pp.
- Temming, A. y J.P. Herrmann, 2001. Gastric evacuation in horse mackerel: I. The effects of meal size, temperature and predator weight. *Journal of Fish Biology*, 58: 1230–1245.
- Thorpe, R.S., 1975. Quantitative handling of characters useful in snake systematics with particular reference to intraspecific variation in the ringed snake *natrix natrix* (L.). *Biological Journal of the Linnean Society*, 1: 27-43
- Trippel, E.A.. 2005. Reproduction to recruitment to recovery? significance of parental effects to marine fish stocks. International Council for the Exploration of the Sea, Palaegade 2-4 DK 1261 Copenhagen K Denmark.
- Turan, C., 1999. A note on the examination of morphometric differentiation among fish populations: the truss system. *Turk J Zool* 23:259–263.
- Usuga, O., 2006. Comparación entre análisis de discriminante no-métrico y regresión logística. *Proceedings of the Federal American Society of Experimental Biology*, 31, 58–61.

- Van Camp, L. y L. Nykjaer, 1988. Remote sensing of the Northwest African Upwelling Area. Internal Technical Report, Commission of the European Communities. Joint research Centre, Ispra.
- Vasconcelos, J., A. Alves, E. Gouveia y G. Faria, 2006. Age and growth of the blue jack mackerel, *Trachurus picturatus* Bowdich, 1825 (Pisces: Teleostei) off Madeira archipelago. Arquipelago. *Life and Marine Sciences* 23A: 47-57.
- Waples, R., 1998. Separating the wheat from the chaff: Patterns of genetic differentiation in high gene flow species. *J. Hered*, 89: 438-450.
- Williamson, D.I., 1957a. Crustacea Decapoda: larvae, I. General. ICES, Fiches d'identification du zooplancton, sheet 67.
- Williamson, D.I., 1957b. Crustacea Decapoda: larvae, V. Caridea, Family Hippolyidae. ICES, Fiches d'identification du zooplancton, sheet 68.
- Williamson, D.I., 1960. Crustacea Decapoda: larvae, VII. Caridea, Family Crangonidae. Stenopoidea. ICES, Fiches d'identification du zooplancton, sheet 90.
- Williamson, D.I., 1962. Crustacea Decapoda: larvae, III. Caridea, Families Oplophoridae, Nematocarinidae and Pasiphaeidae. ICES, Fiches d'identification du zooplancton, sheet 92.
- Williamson, D.I., 1967. Crustacea Decapoda: larvae, IV. Caridea. Families : Pandalidae and Alpheidae. ICES, Fiches d'identification du zooplancton, sheet 109.
- Williamson, D.I., 1983. Crustacea Decapoda: larvae, VIII. Nephropidea, Palinuridae and Eryonidea. ICES, Fiches d'identification du zooplancton, sheets 167-168.
- Wright, S., 1951. The genetical structure of populations. *Ann. Eugen.* 15:323-354.
- Wright, S., 1978. Evolution and the genetics of populations. Vol. 4. *Variability within and among natural populations*. Univ. Of Chicago Press, Chicago.

Woodward G., B. Ebenman, M. Emmerson, J.M. Montoya, J.M. Oleson, A. Valido, P.H. Warren, 2005. Body size in ecological networks. *Trends Ecol Evol* 20(7):402–409.

Yasuda, F., 1960. The types of food habits of fishes assured by stomach contents examination. *Bulletin of the Japanese Society for the Science of Fish*, 26:653-662.

Zenkin, V.S. y E.I. Ryzantseva, 1987. Biochemical genetic aspects of studying the population of the East Atlantic horse mackerel (*Trachurus picturatus*) (Bowdich). Copenhagen Denmark ICES. 18 pp.