

***Engraulis encrasicolus* antxoaren
konposizio biokimikoaren
aldakortasuna Bizkaiko Golkoan, bere
garapenean eta ugalketan zehar**

Estibalitz Txurruka Alberdi

2020

Doktorego tesia

Zuzendariak:

Fernando Villate Guinea doktorea

Unai Cotano Basabe doktorea



Aurkibidea

Laburduren zerrenda	1
Sarrera orokorra	2
Tesiaren egitura eta helburuak	11
Material eta Método orokorrak	13

1go Kapitulua: *Bizkaiko Golkoko antxoa gazteen energia-esleipena, hazkuntza somatikoari eta erreserba-biltegitzeari*

1.1 Sarrera	28
1.2 Material eta Metodoak	
Laginak prozesatzea	29
Analisi estatistikoa	30
1.3 Emaitzak	31
1.4 Eztabaida	34
1.5 Ondorioak	37
1.6 Bibliografia	38

Capítulo 2: *Antxoa helduaren konposizio proximalaren desberdintasunak genitalaren garapenean eta udaberriko ugalketan*

2.1 Sarrera	43
2.2 Material eta Metodoak	
Laginak prozesatzea	45
Analisi estatistikoa	45
2.3 Emaitzak	45
2.3.1 Gorputzaren hazkundera eta organoen garapena	
2.3.1.1 Gorputzaren hazkundera	46
2.3.1.2 Organoen garapena	49
2.3.2 Errute aurreko konposizio proximala	54

2.3. Adinari eta sexuari lotutako konposizio proximalaren denboran zeharreko aldaketa	62
2.4 Eztabaida	63
2.5 Ondorioak	68
2.6 Bibliografia	69

Capítulo 3: *Bizkaiko Golkoko antxoaren populazioaren konposizio biokimikoaren negu aurreko urtez urteko aldakortasuna*

3.1 Sarrera	79
3.2 Material eta Metodoak	
Laginen eta datuen jatorri	81
Ingurune-baldintzak	81
Laginak prozesatzea	81
Análisi estatistikoak	82
3.3 Emaitzak	82
3.3.1 Gazteak	
3.3.1.1.- Txikiak	83
3.3.1.2.- Handiak	87
3.3.2 Helduak	91
3.3.3 Neguko heriotza-tasa	95
3.4 Eztabaida	96
3.5 Ondorioak	105
3.6 Bibliografia	106

Capítulo 4: *Udaberriko antxoen energia-edukiaren urtetik urterako aldakortasuna Aturri eta Garonako errute-eremuetan*

4.1 Sarrera	113
4.2 Material eta Metodoak	
Laginen eta datuen jatorria	115
Ingurune-baldintzak	115

Laginak prozesatzea	116
Analisi estatistikoa	117
4.3 Emaitzak	118
4.3.1 1 adina	119
4.3.2 2+ adina	122
4.3.3 Antxoa emeen adinaren garrantzia	125
4.4 Eztabaida	126
4.5 Ondorioak	131
4.6 Bibliografia	132
Eztabaida orokorra	140

Laburduren zerrenda

Hona hemen aztertutako aldagaien zerrenda, eskuizkribu honetan erabilitako laburdurekin:

- SL (cm): Luzera estandarra
- PB (g edo mg): Pisu Bizia
- PH (mg): Pisu Heze totala: hiru organoen pisu hezeen batura.
- PL (mg): Pisu Lehor totala: hiru organoen pisu lehorren batura.
- H₂O (mg): Uraren Pisua: Pisu hezearen eta lehorren arteko kenketaren emaitza.
- MO tot (mg): Materia Organiko totala: hiru organoen materia organikoen batura.
- M-PH (mg): Muskuluaren Pisu Hezea.
- M-PL (mg): Muskuluaren Pisu Lehorra.
- M-MO (mg): Muskuluaren Materia Organikoa.
- G-PH (mg): Gibelaren Pisu Hezea.
- G-PL (mg): Gibelaren Pisu Lehorra.
- G-MO (mg): Gibelaren Materia Organikoa.
- UA-PH (mg): Genitalaren edo Ugal-Aparatuaren Pisu Hezea.
- UA-PL (mg): Ugal-Aparatuaren Pisu Lehorra.
- UA-MO (mg): Ugal-Aparatuaren Materia Organikoa.
- Prot (mg): Proteinak. Hala, M-Prot muskuluaren proteinak dira; H-Prot, gibelaren proteinak; eta G-Prot, genitalaren proteinak.
- Lip (mg): Lipidoak. Hala, M-Lip muskuluaren lipidoak dira, eta G-Lip, berriz, genitalaren lipidoak.
- CH (mg): Karbohidratoak. Hala, M-CH muskuluaren karbohidratoak dira; H-CH, gibelaren karbohidratoak; eta G-CH, genitalaren karbohidratoak.
- LGMO (mg): Lipidorik Gabeko Materia Organikoa: Muskuluaren eta gibelaren proteinen eta karbohidrato totalen batura.
- % MO tot: Organoaren materia organikoaren ehunekoa materia organiko totalarekiko.
- % M/H/G-MO: osagai biokimikoaren ehunekoa, muskuluaren, gibelaren edo genitalaren materia organikoarekiko.
- EET (J/mg): Energia-Eduki Totala. Aztertutako organoen energia-edukien batura.
- EDT (J/mg): Energia-Dentsitate Totala: energia-eduki totala zati pisu bizia. Antxoaren pisu bizi unitateko energia adieraziko luke.
- MMODE (J/mg): muskuluaren materia organikoaren dentsitate energetikoa: muskuluaren energia totala zati muskuluaren materia organikoaren pisua. Muskuluko materia organikoaren pisu-unitateko energia adieraziko luke.
- GMODE (J/mg): gibelaren materia organikoaren dentsitate energetikoa: gibelaren energia totala zati gibelaren materia organikoaren pisua. Gibeledako materia organikoaren pisu-unitateko energia adieraziko luke.
- UAMODE (J/mg): ugal-aparatuaren materia organikoaren dentsitate energetikoa: ugal-aparatuaren energia totala zati ugal-aparatuaren materia organikoaren pisua. Ugal-aparatuaren materia organikoaren pisu-unitateko energia adieraziko luke.

Sarrera orokorra

la mende eta erdi igaro da Thomas Henry Huxley-k (1859an argitaraturiko *On the Origin of Species* liburuan proposatutako Eboluzioaren Teoriaren defentsa sutua zela eta *Darwinen bulldog*-a deitzen zioten pertsona bera), 1883an Londresen egindako Fisheries Exhibition-en Hasierako Diskurtsoan, hau zioen: “*it is satisfactory to reflect that the sea which shuts us in, at the same time opens up its supplies of food of almost unlimited extent*” (<https://mathcs.clarku.edu>).

Orduan uste zen arrainen ugalkortasuna hain handia zela, ezen haien populazioen tamaina ez zela inoiz arrantzaren eraginpean egongo. Denborak berehala kendu zion arrazoia. Arrantza-ontzien lastertasuna eta maniobra-gaitasuna hobetzeak eta arrantza-aparailuak hobetzeak, denbora gutxian, gehiegizko ustiapena eta harrapaketen murrizketa nabarmena ekarri zituzten. Kasu paradigmatico gisa, zoritxarrez bat askoren artean, aipa daiteke Atlantikoaren ipar-mendebaldeko bakailao-arrantzaren kolapsoa, 1992ko udan Ternuako ekialdeko kostaren parean gertatu zena, bakailao-biomasa aurreko mailen % 1era jaitsi zenean. 1647. eta 1750. urteen artean igarotako mende luzean, 25-40 bat bakailao-belaunaldi bizitzeko denbora-tartean alegia, 8 milioi tona bakailao harrapatu ziren. Arraste-ontzi modernoek kopuru bera 15 urtetan arrantzatu zuten, 3 eta 5 bakailao-belaunaldiren bitzita igaro zen bitartean hain zuzen ere. Kanadako agintariak arrantza-baliabidearen kudeaketa negargarria egin zuten, eta, horren erruz, arrantza-tokia gehiegi ustiatu zen. Dirudenez, hori izan zen kolapsoaren erantzule nagusia (Steele *et al.*, 1992).

Jatorri antropikoko kutsadura-iturri anitz eta askotarikoen eragin negatibo gero eta handiagoek, arrantza-tokien gainbehera bizkortu besterik ez zuten eragin.

Interes komertziala duten espezieen populazio-dinamikari buruzko errotiko ziurgabetasunak, edo, besterik gabe, ezjakintasunak —ezjakintasunak, gaur egun ere arrantza-sektorean irauten baitu—, eraginda, ez gara gai izan giza kontsumorako harrapatutako arrain-populazioen tamainan gertatzen diren gorabehera natural bortitz eta, sarritan, aurreikusi ezinekoak aurreikusi eta horiei aurre egiteko. Esate baterako, badirudi 1972ko El Niño bezala ezagutzen den ingurumen-faktore auresanezina izan zela Peruko antxobetaren (*Engraulis ringens*) arrantzaren kolapsoaren erantzule nagusia. Hala, urtean 11 milioi tona harrapatetik 4,5 milioi tonara igaro zen, hau da, urte bakar batean % 60 baino gehiago jaitsi zen. Arrantzaren kudeaketa tamalgarriak harrapaketak ohikoak baino askoz ere txikiagoak izatea eragin zuen, eta 1984an iritsi ginen gutxieneko historikora; harrapaketak 23000 tonatik beherakoak izan baitziren, hau da, 1972ko kolapsoaren aurreko balioen % 2ra, gutxi gorabehera (<http://tumi.lamolina.edu.pe>).

Arrantza-presioak populazioen dinamikan izan dezakeen eragina alde batera utzita, urtero populaziora erreklutatzen diren, alegia populaziora gehitzen diren, indibiduo berriek asko baldintzatzen dute bitzita laburreko espezieen dinamika hori, arrain pelagiko txikiena bereziki. Hainbat ikerketak erakutsi dute ingurumen-baldintzen eta, oro har, itsas arrainen erreklutamenduaren artean dagoen erlazioa (Leggett & Deblois, 1994), espezie pelagikoena bereziki (esaterako, Allain *et al.*, 2007; Borja *et al.*, 2008; Fernandes *et al.*, 2010; Kawasaki, 1992). Eragin hori bereziki garrantzitsua da garapenaren hasierako faseetan, arrautza- eta larba-faseetan hain zuzen ere; izan ere, fase horietan heriotza-tasak goreneko mailan daudenez, tasa horien aldaketa txikiak, aldaketa handiak eragin ditzakete biziraupenean eta urteko erreklutamenduan (Hjort, 1926; Leggett & DeBlois, 1994). Hala ere, badira beste faktore batzuk

ere erreklutamenduan eragina dutenak, hala nola gazteen portaera beren garapenean zehar, edo horien neguko heriotza-tasa. Hala, adibidez, antxoa europar (*Engraulis encrasicolus*) gazteen Frantziako plataformaranzko migrazio-patroiak, iparralderanzkoa bereziki, eta antxoa helduen taldeetan integratzeak, biek ala biek, ale gazteen biziraupenean eginkizun garrantzitsua betetzen dutela dirudi (Aldanondo *et al.*, 2010; Boyra *et al.*, 2016; Irigoien *et al.*, 2007; Uriarte *et al.*, 2001).

Gazteen tamainaren araberako heriotza-tasa eta neguko heriotza-tasa asko ikertu dira (Aldanondo *et al.*, 2016; Escribano *et al.*, 2019; Gutreuter & Anderson, 1985; Herderson *et al.*, 1988; Oliver *et al.*, 1979; Toneys & Coble, 1980). Oro har, onartzen da populazio bateko indibiduorik handienek eta hazkunde azkarrekoek harraparitzaren ondoriozko (Folkvord & Hunter, 1986; Kestermont, 1995) edo haien tamainak eragindako eskaera metabolikoen eraginez energia-erreserbak agortzearen ondoriozko hilkortasun-arrisku txikiagoa dutela (Shuter *et al.*, 1980; Shuter & Post, 1990). Hala ere, hipotesi horren arabera, “zenbat eta handiagoa izan, orduan eta hobea” ez da beti zuzena; izan ere, energia-soberakin guztia hazkunderan erabiltzen duten norbanakoek ez dute energia-erreserba nahikorik baliabide-eskasiari aurre egiteko, hala nola iparraldeko negu epelei aurre egiteko. Horregatik, garapenaren hasierako etapetan dauden banakoek energia banatzeko gatazka horiei aurre egin behar diete: hazkunde somatikoari ala energia-erreserbei esleitzea energia (Post & Parkinson, 2001).

Bestalde, arrainen larben hilkortasuna, besteak beste, arrautzak eta/edo larbak modu exogenoan elikatu aurretik duten biteloaren kantitate eta osaerari lotu zaio (Bailey *et al.*, 1995; Brown & Taylor, 1992; Canino *et al.*, 1991). Era berean, ikusi da arrautzaren proteinak eta lipidoak garrantzitsuak direla arrain-larben hazkunderan eta garapenean (Díaz *et al.*, 2008; Riveiro *et al.*, 2004; Tocher, 2003). Arrautzaren osaera emeak errute-garaia baino lehen edo errute-garaian metatutako erreserben ondorio da (Wiegand, 1996).

Arrazoi horiek direla eta, gazteetan ikusten diren hazkunde somatikoari ala energia-erreserbei energia esleitzearen arteko gatazken antzekoak sexualki helduak diren banakoetan ere hauteman dira; izan ere, ugalketan erabiliko den energia hazkuntza somatikoaren eta energia metatzearen kontura izango da (Booth & Keast, 1996; Chellappa *et al.*, 1989).

Zenbait ikerketak ehun somatikoen eta ugal organoen arteko zenbait osagai biokimikoren translokazioa aztertu dute (Dabrowski, 1982; Giese, 1967). Hala, emeen gonada heltzen denean, batez ere arrainen muskuluan eta gibelean metatutako lipidoak, proteinekina batera, obarioetara eramaten dira (Cejas *et al.*, 2004). Era berean, arren organo horien garapena ez da emeen genitalena bezain energia-eskakizun handikoa, eta, beraz, arren urtaroko ugalketaren energia guztia ez da gonadetara bideratu behar, egia den arren eraginak ere garrantzitsuak direla larben tamaina zehazteko. Hala, Evans & Geffen-ek (1998) ikusi zuten ezen, arren indize gonadosomatikoa zenbat eta handiagoa izan, orduan eta handiagoa zela eklosioaren ondorengo larben tamaina. Horri dagokionez, Abaunza *et al.* (1995) ohartu ziren ingurumen-faktoreek ez ziotela berdin eragiten txixarroaren (*Trachurus trachurus*) sexu baten edo bestearen gonada-garapenari.

Horregatik, errunaldiaren aurretik, edo errunaldi garaian bertan, helduen egoera oso garrantzitsua da. Hala, emearen elikadura oso faktore garrantzitsua izan behar da larben garapen egokia eta biziraupen handiagoa ahalbidetzeko haina bitelo duten arrautzak ekoizteko (Basilone *et al.*, 2006; Burns & Fuiman, 2019; Sargent *et al.*, 2002); osagarri gisa, gehitu behar da arren elikadurak eragina duela haien genitalen garapenean inberti dezaketen energia-kopuruan.

Engraulis encrasicolus antxoia europarra (Tesi honetan aztertutako espeziea) *income breeder* bat da, hau da, "irabazien araberrako ugalketa" duen espezie bat, non indibiduoak ugalketan egiten duen energia-gastua elikaduratik zuzenean amortizatzen baita (Albo-Puigserver *et al.*, 2017; Bonet *et al.*, 1998; Drent & Dean, 1980; Gatti *et al.*, 2017; Jönsson, 1997). Banaketa geografiko zabala duenez, espeziea bere osotasunean hartuta antxoia europarraren ugalketa-garaia apiriletik urrira bitartean bada ere, Bizkaiko Golkoan (tesi honen azterketa-eremua) ugalketa-garaia apiriletik abuztura bitartean izaten da, eta maximoa maiatzean eta ekainean izaten da (Motos *et al.*, 1996; Sanz & Uriarte, 1989). Errute-aldi hori hasten da berotze azkar batek errunaldiaren hasiera eragiten duenean (Motos *et al.*, 1996), eta bat dator elikagai ugari izatearekin (Palomera, 1992). Helduen biomasaren ugartasunaren aldakortasuna dela eta, errute-eremuak aldatu egin dira (Bellier *et al.*, 2007; Erauskin-Extramiana *et al.*, 2019; Motos *et al.*, 1996; Uriarte *et al.*, 1996), baina Adur eta Garona eskualdeak dira Golkoko errute-gune nagusiak (Albaina & Irigoien, 2004; Albaina, 2007; Albaina & Irigoien, 2007; Doray *et al.*, 2018; Motos *et al.*, 1996; Sanz *et al.*, 2008; Uriarte *et al.*, 1996; Vaz & Petitgas, 2020; Villamor *et al.*, 2007).

Bestalde, biteloaren kantitatea eta kalitatea, larben biziraupenean ere eragina dutenak, elikaduraren mende ez ezik, beste eragile batzuen mende ere badaude, eta horietako bat erruten ari diren helduen adina izan daiteke. Populazio bateko arrain guztien arrautzak eta larbak kalitate berekoak direla dioen hipotesian oinarritu dira arrantza-zientziako ereduak. Hala ere, berriki egindako ikerketek (Berkeley *et al.*, 2004a, 2004b; Bokko & Berkeley, 2004; Dominguez-Petit & Saborido-Rey, 2010; Evans *et al.*, 1996; Gatti *et al.*, 2018; Koops *et al.*, 2004; Lambert, 1987; Lambert & Dutil, 2000; Marteinsdottir & Steinarsson, 1998; Mehault *et al.*, 2010; Mion *et al.*, 2018; Nunes *et al.*, 2011; Pauly, 2019) frogatu dute ezen funtsezko uste hori faltsua izan daitekeela. Arroka-arrain beltzean (*Sebastes melanops*), adibidez, adin handieneko emeek sortutako larbak hiru aldiz azkarrago hazten dira, eta eme gazteenek (Berkeley *et al.*, 2004a) sortutako larbak baino bi aldiz gehiago irauten dute jan gabe. Era berean, *Engraulis encrasicolus* antxoia eme handi eta zaharrenek antxoia txiki eta gazteek baino arrautza handiagoak eta kalitate handiagokoak ekoizten dituzte (Guevara Fletcher, 2011). Gai horretan sakonduz, Birkeland & Daytonek (2005) ikusi zuten ezen, indibiduo zaharragoak desagertzearen ondorioz, gehiegi ustiatutako populazio batzuen ugalketa-ahalmena murriztu egin daitekeela.

Arrantza-zientzian, sarritan, egoera-indizeak populazio edo azpitalde (adibidez, sexua edo adin-kategoria) baten pisu/luzera erlazioaren adierazle gisa erabiltzen dira. Pisu/luzera erlazio bidimentsionala koefiziente bakar batean bihurtzeak informazioa galtzea dakar, eta, kasu askotan, erlazio horren irudikapen ez-zehatza. Gehien erabiltzen den egoera-faktorea Fulton-en egoera-faktorea (K) (Fulton, 1904) da, eta pisu-luzera erlazioaren malda 3,0 izatean oinarritzen da. Baldintza hori ia ez da inoiz bete tesi honetan aztertutako pisu-luzera erlazioetan. Literaturan egoera-faktore gehiago aurki daitezke, baina horietako bakoitzaren desegokitasuna dagoeneko landu zen Cone-ren lanean (1989). Hala ere, autore batzuek oraindik ere erabiltzen dituzte, egungo emaitzak beste batzuekin konparatzeko. Konparazio hutseko helburu horretatik kanpo, egoera-indizeetatik ateratako ondorioak oso tentu handiz aztertu behar dira; izan ere, morfometriaren aldaketa baten eta fisiologiaren aldaketa baten arteko erlazioa ikertzean, egoera-indizeen aldaketa-iturri posibleak kontuan ez hartzeak engainua edo emaitza kontraesankorrak ekar ditzake.

Deskribatu den bezala, espezie baten populazio-dinamika ulertzeko orduan, garrantzitsua da indibiduen tamaina-aldaketaren arrazoiak ulertzea, baina, horrez gain, funtsezkoa da zenbait faktorek (biotikoek eta abiotikoek) energiaren erabileran eta espezie bateko indibiduen

organoen osagai biokimikoen translokazioan eragindako aldaketak interpretatzen jakitea, bereziki antxoaren organoetan, eta hori da interesatzen zaigun kasua.

Fisiologia eta, beste konplexutasun-eskala batean, animalien ekologia ingurumen-baldintzekin lotzeko interesa dela eta, azken hamarkadetan handitu egin da indibiduoan oinarritutako eredu erabilera eta nonahikotasuna (DeAngelis & Grimm, 2014). Eredu horiek populazioen eta komunitateen portaerak simulatzen dituzte, denboran zehar alda daitezkeen banakoen atributuak kontuan hartuta. Goranzko ereduak dira, hau da, banakoaren mailatik hasi eta populazioraino egiten dute aurrera. Eredu horiek erabiltzen dira baldin eta populazio-mailako ekuazio diferentzialetan adierazten zailak edo ezinezkoak diren alderdi batzuk funtsezkoak badira aplikatutako problema bat ebazteko edo ikerketa-galdera bati erantzuteko, hala nola antxoaren moldaketa-portaerari dagokiona, zeinak barne hartzen baititu konposizio biokimikoen aldaketa eta energia-aurrekontuak. Tesi honetan erabilitako modelatze-teknika Bizkaiko Golkoko *Engraulis encrasicolus* antxoaren populazio-dinamikan oinarritutako balizko eredu baten maila oinarritzkoenera mugatu da.

Bibliografia

- Abaunza, P., A.C. Fariña & P. Carrera (1995). Geographic variations in sexual maturity of horse mackerel, *Trachurus trachurus*, in the Galician and Cantabrian shelf. *Scientia Marina*, **59(3-4)**: 211–222.
- Albaina, A. & X. Irigoien (2004). Relationships between frontal structures and zooplankton communities along a cross-shelf transect in the Bay of Biscay (1995 to 2003). *Marine Ecology Progress Series*, **284**: 65-75.
- Albaina, A. (2007). Relationships between mesoscale oceanographic structures and zooplankton communities in the Bay of Biscay. Tesis Doctoral. UPV/EHU & AZTI-Tecnalia (Pasaia).
- Albaina, A. & X. Irigoien (2007). Zooplankton communities and oceanographic structures in a high-resolution grid in the south-eastern corner of the Bay of Biscay. *Estruarine, Coastal and Shelf Science*, **75**: 433-446.
- Albo-Puigserver, M., A. Muñoz, J. Navarro, M. Coll, H. Pethybridge, S. Sánchez & I. Palomera (2017). Ecological energetics of forage fish from the Mediterranean Sea: Seasonal dynamics and interspecific differences. *Deep-Sea Research II*, **140**: 74–82.
- Aldanondo, N., U. Cotano, M. Tiepolo, G. Boyra & X. Irigoien, X. (2010). Growth and movement patterns of early juvenile European anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) in the Bay of Biscay based on otolith microstructure and chemistry. *Fisheries Oceanography*, **19**: 196–208.
- Aldanondo, N., U. Cotano, N. Goikoetxea, G. Boyra, L. Ibaibarriaga, & X. Irigoien (2016). Interannual differences in growth and hatch-date distributions of early juvenile European anchovy in the Bay of Biscay: implications for recruitment. *Fisheries Oceanography*, **25(2)**: 147–163.
- Allain, G., P. Petitgas & P. Lazure (2007). The influence of environment and spawning distribution on the survival of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) larvae in the Bay of Biscay (NE Atlantic) investigated by biophysical simulations. *Fisheries Oceanography*, **16(6)**: 506–514.

- Bailey, K.M., M.F. Canino, J.M. Napp, S.M. Spring & A.L. Brown (1995). Contrasting years of prey levels, feeding conditions and mortality of larval walleye Pollock *Theragra chalcogramma* in the western Gulf of Alaska. *Marine Ecology Progress Series*, **119**: 11-23.
- Basilone, G., C. Guisande, B. Patti, S. Mazzola, A. Cuttitta, A. Bonanno, A.R. Vergara & I. Maneiro (2006). Effect of habitat conditions on reproduction of the European anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in the Strait of Sicily. *Fisheries Oceanography*, **15(4)**: 271-280.
- Bellier, E., B. Planque & P. Petitgas (2007). Historical fluctuations in spawning location of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) and sardine (*Sardina pilchardus*) in the Bay of Biscay during 1967-73 and 2000-2004. *Fisheries Oceanography*, **16(1)**: 1-15.
- Berkeley, S.A., C. Chapman & S.M. Sogard (2004a). Maternal age as a determinant of larval growth and survival in a marine fish, *Sebastes melanops*. *Ecology*, **85**: 1258-1264
- Berkeley, S.A., M.A. Hixon, R.J. Larson & M.S. Love (2004b). Fisheries sustainability via protection of age structure and spatial distribution of fish populations. *Fisheries*, **29**: 23-32
- Birkeland, C. & P.K. Dayton (2005). The importance in fishery management of leaving the big ones. *TRENDS in Ecology and Evolution*, **20(7)**: 356-358.
- Bobko, S.J. and Berkeley, S.A. (2004) Maturity, ovarian cycle, fecundity, and age-specific parturition of black rockfish (*Sebastes melanops*). *Fishery Bulletin*, **102**: 418-429.
- Bonet, X., D. Bradshaw & R. Shine (1998). Capital versus income breeding: an ectothermic perspective. *Oikos*, **83(2)**: 333-342.
- Booth, D.J. & J.A. Keast (1986). Growth energy partitioning by juvenile bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus* Rafinesque. *Journal of Fish Biology*, **28**: 37-45.
- Borja, A., A. Fontan, J. Saenz & V. Valencia (2008). Climate, oceanography, and recruitment: the case of the Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus*). *Fisheries Oceanography*, **17**: 477-493.
- Boyra, G., M. Peña, U. Cotano, X. Irigoien, A. Rubio & E. Nogueira (2016). Spatial dynamics of juvenile anchovy in the Bay of Biscay. *Fisheries Oceanography*, **25(5)**: 1-15.
- Brown, R.W. & W.W. Taylor (1992). Effects of egg composition and prey density on the larval growth and survival of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis* Michill). *Journal of Fish Biology*, **40**: 381-394.
- Burns, C.M. & L.A. Fuiman (2019). Maternally derived nutrients influence fatty acid composition and predator evasion behavior of larval southern flounder, *Paralichthys lethostigma*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **514-515**: 41-47.
- Canino, M.F., K.M. Bailey & L.S. Incze (1991). Temporal and geographic differences in feeding and nutritional condition of walleye Pollock larvae *Theragra chalcogramma* in Shelikof Strait, Gulf of Alaska. *Marine Ecology Progress Series*, **79**: 27-35.
- Cejas, J.R., E. Almansa, S. Jerez, A. Bolaños, M. Samper & A. Lorenzo (2004). Lipid and fatty acid composition of muscle and liver from wild and captive mature female broodstocks of

- white sea bream, *Diplodus sargus*. *Comparative Biochemistry and Physiology - Part B*, **138**: 91–102.
- Chellappa, S., E.A. Huntingford, R.H.C. Strang, & R. Y. Thompson (1989). Annual variation in energy reserves in male three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. (Pisces, Gasterosteidae). *Journal of Fish Biology*, **35**: 275–286.
- Cone, R.S. (1989). The Need to Reconsider the Use of Condition indices in Fishery Science. *Transactions of the American Fisheries Society*, **118**: 510-514.
- Dąbrowski, K.R. (1982). Seasonal changes in the chemical composition of fish body and nutritional value of the muscle of the pollan (*Coregonus pollan*) from Lough Neagh, Northern Ireland. *Hydrobiologia*, **87**: 121–141.
- DeAngelis, D.L. & V. Grimm (2014). Individual-based models in ecology after four decades. *F1000 Prime Reports*, 6:39
- Díaz, E., J.M. Txurruka & F. Villate (2008). Biochemical composition and condition in anchovy larvae *Engraulis encrasicolus* during growth. *Marine Ecology Progress Series*, **361**: 227–238.
- Domínguez-Petit, R. & F. Saborido-Rey (2010). New bioenergetic perspective of European hake (*Merluccius merluccius* L.) reproductive ecology. *Fisheries Research*, **104**: 83–88.
- Doray, M., C. Hervy, M. Huret & P. Petitgas (2018). Spring habitats of small pelagic fish communities in the Bay of Biscay. *Progress in Oceanography*, **166**: 88-108.
- Drent, R.H. & S. Dean (1980). The Prudent Parent: Energetic Adjustments in Avian Breeding. *Ardea*, **55(1-2)**: 225-252.
- Erauskin-Extramiana, M., P. Alvarez, H. Arrizabalaga, L. Ibaibarriaga, A. Uriarte, U. Cotano, M. Santos, L. Ferrer, A. Cabré, X. Irigoien & G. Chust (2019). Historical trends and future distribution of anchovy spawning in the Bay of Biscay. *Deep-Sea Research, Part II*, **159**: 169-182.
- Escribano, A., N. Aldanondo, A. Urtizberea, G. Boyra & U. Cotano (2019). Size- and density-dependent overwinter mortality of anchovy juveniles in the Bay of Biscay. *Continental Shelf Research*, **189**: 28–37.
- Evans, R.P., C.C. Parrish, J.A. Brown & P.J. Davis (1996). Biochemical composition of eggs from repeat and first-time spawning captive Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*). *Aquaculture*, **139**: 139–149.
- Evans, J.P. & A.J. Geffen (1998). Male characteristics, sperm traits, and reproductive success in winter-spawning Celtic Sea Atlantic herring, *Clupea harengus*. *Marine Biology*, **132**: 179-186.
- Fernandes, J.A., X. Irigoien, N. Goikoetxea, J.A. Lozano, I. Inza, A. Pérez & A. Bode (2010). Fish recruitment prediction, using robust supervised classification methods. *Ecological Modelling*, **221**: 338–352.

- Folkvord, A. & J.R. Hunter (1986). Size-specific vulnerability of northern anchovy, *Engraulis mordax*, larvae to predation by fishes. *Fishery bulletin. United States Fish and Wildlife Service*, **84**: 859-869.
- Fulton, T.W. (1904). The rate of growth of fishes. *20th Annual Report of the Fishery Board for Scotland*, **3**: 141-241.
- Gatti, P., P. Petitgas & M. Huret (2017). Comparing biological traits of anchovy and sardine in the Bay of Biscay: a modelling approach with the Dynamic Energy Budget. *Ecological Modelling*, **348**: 93–109.
- Gatti, P., L. Cominassi, E. Duhamel, P. Grellier, H. Le Delliou, S. Le Mestre, P. Petitgas, M. Rabiller, J. Spitz, M. Huret (2018). Bioenergetic condition of anchovy and sardine in the Bay of Biscay and English Channel. *Progress in Oceanography*, **166**: 129–138.
- Giese, A.C. (1967). Some methods for the study of the biochemical constitutions of marine invertebrates. *Oceanography and Marine Biology - An Annual Review*, **5**: 159–186.
- Guevara Fletcher, C.E. (2011). Variación del tamaño de los huevos en la anchoa Europea (*Engraulis encrasicolus* Linnaeus, 1758) en el golfo de Vizcaya. Trabajo Fin de Master, UPV/EHU & AZTI-Tecnalia (Pasaia).
- Gutreuter, S.J. & R.O. Anderson (1985). Importance of body size to the recruitment process in largemouth bass populations. *Transactions of the American Fisheries Society*, **114**: 317–327.
- Henderson, P.A., H.A. Holmes & R.N. Bamber (1988). Size-selective overwintering mortality in the sand smelt, *Atherina boyeri* Risso, and its role in population regulation. *Journal of Fish Biology*, **33**: 221–233.
- Hjort, J. (1926). Fluctuations in the year classes of important food fishes. *Journal du Conseil / Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer*, **1**: 5–38.
- Huxley, T.H. (1884). Inaugural Address. *Fisheries Exhibition Literature*, **4**: 1–22.
- Irigoiien, X., Ø. Fiksen, U. Cotano, A. Uriarte, P. Álvarez, H. Arrizabalaga, G. Boyra, M. Santos, Y. Sagarminaga, P. Otheguy, E. Etxebeste, L. Zarauz, I. Artetxe & L. Motos (2007). Could Biscay Bay anchovy recruit through a spatial loophole? *Progress in Oceanography*, **74(2-3)**: 132-148.
- Jönsson, K.I. (1997). Capital and income breeding as alternative tactics of resource use in reproduction. *Oikos*, **78**: 57-66.
- Kawasaki, T. (1992). Mechanisms governing fluctuations in pelagic fish populations. *South African Journal of Marine Science*, **12**: 873–879.
- Kestemont, P. (1995) Influence of feed supply, temperature and body size on the growth of gold fish *Carassius auratus* larvae. *Aquaculture*, **136**: 341-349.
- Koops, M.A., J.A. Hutchings & T.M. McIntyre (2004). Testing hypotheses about fecundity, body size and maternal condition in fishes. *Fish and Fisheries*, **5**: 120–130.
- Lambert, T.C. (1987). Duration and intensity of spawning in herring as related to the age structure of the mature population. *Marine Ecology Progress Series*, **39**: 209–220.

- Lambert, Y. & J.-D. Dutil (1998). Energetic consequences of reproduction in Atlantic cod (*Gadus morhua*) in relation to spawning level of somatic energy reserves. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **57**: 815-825.
- Leggett, W.C. & E. Deblois (1994). Recruitment in marine fishes: is it regulated by starvation and predation in the egg and larval stages? *Netherlands Journal of Sea Research*, **32**: 119–134.
- Marteinsdottir, G. & A. Steinarsson (1998). Maternal influence on the size and viability of Iceland cod *Gadus morhua* eggs and larvae. *Journal of Fish Biology*, **52**: 1241-1258.
- Mehault, S., R. Domínguez-Petit, S. Cerviño & F. Saborido-Rey (2010). Variability in total egg production and implications of the southern stock of European hake. *Fisheries Research*, **104**: 11-122.
- Mion, M., A. Thorsen, F. Vitale, J. Dierking, J.P. Herrmann, B. Huwer, B. von Dewitz & M. Casini (2018). Effect of fish length and nutritional condition on the fecundity of distressed Atlantic cod *Gadus morhua* from the Baltic Sea. *Journal of Fish Biology*, **92**: 1016-1034.
- Motos, L., A. Uriarte & V. Valencia (1996). The spawning environment of the Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.). *Scientia Marina*, **60(2)**: 117–140.
- Nunes, C., A. Silva, V. Marques & K. Ganiyas (2011). Integrating fish size, condition, and population demography in the estimation of Atlantic sardine annual fecundity. *Ciencias Marinas*, **37(4B)**: 565–584.
- Oliver, J.D., G.F. Holeton & K.E. Chua (1979). Overwinter Mortality of Fingerling Smallmouth Bass in Relation to Size, Relative Energy Stores and Environmental Temperature. *Transactions of the American Fisheries Society*, **108**: 130–136.
- Palomera, I. (1992). Spawning of anchovy *Engraulis encrasicolus* in the Northwestern Mediterranean relative to hydrographic features in the region. *Marine Ecology Progress Series*, **79**: 215-223.
- Pauly, D. (2019). Female Fish Grow Bigger- Let's Deal with it. *Trends in Ecology & Evolution*, **34**: 181-182.
- Post, J.R. & E.A. Parkinson (2001). Energy allocation strategy in young fish: allometry and survival. *Ecology*, **82(4)**: 1040–1051.
- Riveiro, I., C. Guisande, I. Maneiro & A.R. Vergara (2004). Parental effects in the European sardine *Sardina pilchardus*. *Marine Ecology Progress Series*, **274**: 225-234.
- Sanz, A. & A. Uriarte (1989). Reproductive cycle and batch fecundity of the bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in 1987. *CalCOFI Report*, **30**: 127–135.
- Sanz, N., J.-L. García-Marín, J. Viñas, M. Roldán & C. Pla (2008). Spawning groups of European anchovy: population structure and management implications. *ICES Journal of Marine Science*, **65(9)**: 1635–1644.
- Sargent, J.R., R.D. Tocher & J.G. Bell (2002). The Lipids, Chapter 4, 181-257 pp. *In: Fish Nutrition*. pp. 824. J.E. Halver & R.W. Hardy (Eds.). Academic Press, California, USA.

- Shuter, B.J., J.A. MacLean, F.E.J. Fry & H.A. Reiger (1980). Stochastic simulation of temperature effects on first-year survival of smallmouth bass. *Transactions of the American Fisheries Society*, **109**: 1–34.
- Shuter, B.J. & J.R. Post (1990). Climate, population viability, and the zoogeography of temperate fishes. *Transactions of the American Fisheries Society*, **119**: 314–336.
- Steele, D.H., R. Andersen & J.M. Green (1992). The managed commercial annihilation of northern cod. *Newfoundland Studies*, **8(1)**: 34-68.
- Tocher, D.R. (2003). Metabolism and functions of lipids and fatty acids in teleost fish. *Reviews in Fisheries Science*, **11**: 107–184.
- Toneys, M.L. & D.W. Coble (1980). Mortality, Hematocrit, Osmolality, Electrolyte Regulation, and fat depletion of young-of-the-year freshwater fishes under simulated winter conditions. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **37(2)**: 225–232.
- Uriarte, A., P. Prouzet & B. Villamor (1996). Bay of Biscay and Ibero Atlantic anchovy populations and their fisheries. *Scientia Marina*, **60(2)**: 237-255.
- Uriarte, A., Y. Sagarminaga, C. Scalabrin, V. Valencia, P. Cermeño, E. de Miguel, J.A. Gomez Sanchez & M. Jimenez (2001). Ecology of anchovy juveniles in the Bay of Biscay 4 months after peak spawning: do they form part of the plankton. ICES CM 2001/W:20.
- Vaz, S. & P. Petitgas (2002). Study of the Bay of Biscay anchovy population dynamics using spatialised age-specific matrix models. ICES CM 20.
- Villamor, B., P. Abaunza, P. Petitgas, J. Massé & A. Uriarte (2007). Bay of Biscay anchovy: a resource in crisis. ICES Insight 9–10.
- Wiegand, M.D. (1996). Composition, accumulation and utilization of yolk lipids in teleost fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **6**: 259–286.

Páginas web

- <https://mathcs.clarku.edu/huxley/SM5/fish.html>
- http://tumi.lamolina.edu.pe/infopes/?post_type=product

0. Tesiaren egitura eta helburuak

Tesi hau 2 atal eta 4 kapitulutan dago banaturik. Lehenengo atala Material eta Metodo orokorrak dira, non tesi hau burutzeko erabilitako materialak eta metodoak deskribatzen diren.

Atal honen ondoren, elkarrekin zerikusia duten 4 kapitulu daude, metodo analitiko berberak erabili direlako. Hala ere, kapitulu independenteak dira, bakoitza helburu jakin bat betetzera bideratua. Bakoitzak sarrera, materiala eta metodoak, emaitzak, eztabaida, ondorioak eta bibliografia ditu.

Eskuizkribu honen azken atalean eztabaida orokorra idatzi da, tesi honetan azaldutako eztabaidak bateratzeko.

Helburu orokorra:

Tesiaren helburu nagusia Bizkaiko Golkoko antxoa europarraren (*Engraulis encrasicolus*) karakterizazio bioenergetiko bat egitea izango da, helduaroko ugalketa-prozesuarekin eta gaztaroko hazkuntza eta garapen prozesuei lotuta. Horrekin ulertu nahi da prozesu horiek, energiaren ikuspegitik ikusita, lagungarri izan daitezkeela antxoaren biziraupena eta erreklutamendua azaltzeko bere bizitzako lehen urtean, eta, antxoaren ugalketa-estrategia helduaroan, eta, beraz, populazioaren dinamika ezagutzen laguntzeko.

Helburu espezifikoak:

Zehazki, kapitulu bakoitzean helburu partzial batzuk betetzen saiatuko da.

1go Kapitulu: *“Bizkaiko Golkoko antxoa gazteen energia-esleipena, hazkuntza somatikoari eta erreserba-biltegitzeari”*

Helburua: Hazkuntza somatikoari eta antxoa gaztearen erreserben biltegitzeari modu alternatiboan nola esleitzen zaien energia aztertzea, hazkunderan zehar eta negua baino lehenagoko fasean indarrean dagoen estrategia fisiologikoa zein den jakiteko.

2. Kapitulu: *“Antxoa helduaren konposizio proximalaren desberdintasunak genitalaren garapenean eta udaberriko ugalketan”*

Helburua: Bizkaiko Golkoko antxoa europarren konposizio biokimikoan errunaldirako prestakuntza-aldian izandako aldaketak deskribatzea.

3. Kapitulu: *“Bizkaiko Golkoko antxoaren populazioaren konposizio biokimikoaren negu aurreko urtez urteko aldakortasuna”*

1go Helburua: Gazteen ezaugarri biokimikoak aztertzea beren garapenean, eta ezaugarri horiek urtez urte aldatzen diren begiratzea.

2. Helburua: Helduen negu aurreko osagai biokimikoak kuantifikatzea eta eruen negu aurreko erreserbak metatzeko dinamika aztertzea.

3. Helburua: Negu aurreko konposizio biokimikoan urtetik urtera dauden desberdintasunek gazteen neguko hilkortasunean eraginik duten zehaztea.

4. Kapitulu: *“Udaberriko antxoaren energia-edukiaren urtetik urterako aldakortasuna Aturri eta Garonako errute-eremuetan”*

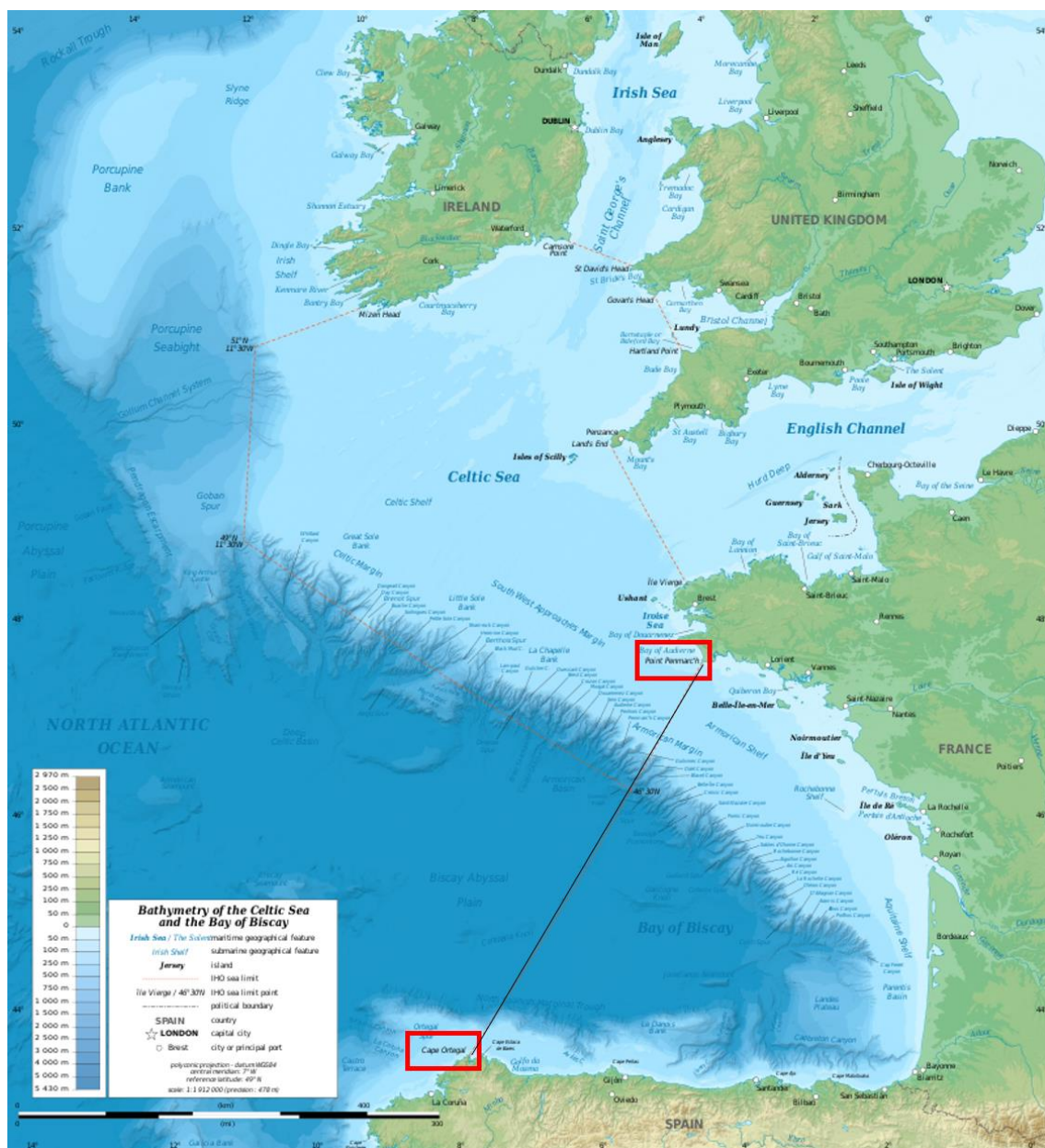
1g Helburua: urte-arteko aldakortasun energetikoa ezagutzea izan da, ugalketarekin lotutako energiaren translokazioa aztertzeke eta energia hori errute guneen arabera (bi garrantzitsuenak aztertu dira) edo antxoaren sexuaren arabera aldatzen den ikusteko.

2. Helburua hiru adin-klaseak (1 adina, 2 adina eta 3 adina) alderatzea izan da, erregistratutako energia-desberdintasunek ugalkortasunean eraginik duten jakiteko

Material eta Metodo orokorrak

Ikerketa-eremua: Bizkaiko Golkoa

Bizkaiko Golkoa (223000 km²) Ozeano Atlantikoaren ipar-ekialdeko golkoa da, Itsaso Zeltikoaren hegoaldean kokatua. Frantziako mendebaldeko kostan zehar hedatzen da, Penmarcheko puntatik Espainiako mendebaldeko kostaraino, Ortelgal lurmuturreraino (1go Irudia).



1go Irudia. Itsaso Zeltikoaren eta Bizkaiko Golkoaren mapa batimetrikoa. Itsasoen mugak, Nazioarteko Erakunde Hidrografikoak zehaztutakoaren arabekoak dira.

Bizkaiko Golkora itsasoratzen diren ibai garrantzitsuenak Loira, Dordoña eta Garona dira, Garonako estuarioa osatzen dutenak, eta Aturri, hegoalderago dagoena. Itsasoko goiko geruzetan, ibaien lumen eremuetan, gazitasun txikia dagoenez, azkar berotzen da itsasoaren azala udaberrian, eta horrek estratifikazio handia eta ur-zutabearen egonkortasuna eragiten ditu (Uriarte *et al.*, 1996).

Bizkaiko Golkoak bi plataforma kontinental ditu: kantauriarra (golkoko hegoaldeko isurialdea) eta frantsesa (Armorikako eta Akitaniako plataformek osatua) (golkoko ekialdeko isurialdea). Frantziako plataforma kontinentalak 160 km inguruko zabalera du Britainiako kostaldearen aurrean (Armorikako plataforma, tarte malkartsu eta harritsuekin), baina estutu egiten da latitudean behera joan ahala (Akitaniako plataforma kontinental) (65 km baino gutxiagora) (Lavin et al., 2004). Kantauriko plataformak 12 eta 40 km arteko zabalera du (plataforma malkartsua, labar, hondartza eta badia ugarirekin) (Sánchez *et al.*, 2014). Ezaugarri topografiko handien artean daude Jovellanosko gaina, Le Danoiseko Bankua, Santanderko muinoa eta itsaspeko arroila ugari (Khripounoff *et al.*, 2014; van den Beld *et al.*, 2017). Horietatik garrantzitsuenak Cap Ferrer (Ferrer *et al.*, 2008) eta Capbretonekoa (Bizkaiko Golkoaren hegoaldeko izkinan, Aturri ibaiaren aurrean, burualdea kosta-lerrotik 400 m-ra du eta 1000 m-ko isobata kostatik 3 km-ra baino ez du) (Gonthier *et al.*, 2006), eta Kantauriko plataforman Avilésko arroilen sistema (Avilésko arroilaren burualdea kostatik 12 km-ra dago, eta 40 km baino gutxiagora sakonera 128 m-tik 4766 metroraiko tartean aldatzen da; beraz, munduko sakonenetakoa da erliebe garbiari dagokionez) (Harris & Whiteway, 2011; Maestro *et al.*, 2015; Nomark & Carson, 2003). Ezponda kontinentaletik haratago, Bizkaiko lautada abisala dago, gutxi gorabehera 4550 m-ko sakonerarekin (gehienezko sakonera 4735 m-koa da), eta gutxi gorabehera Golkoko eremuaren erdia hartzen du. Halaber, Golkoko zati handi batek oso topografia laua du (britannica.com; IEO, 2014).

Urteko batez besteko temperatura 16 °C ingurukoa da, neguko iparraldeko 10 °C-etatik hegoaldeko udako >21 °C-etaraino (Koutsikopoulos *et al.*, 1998; Le Boyer *et al.*, 2013).

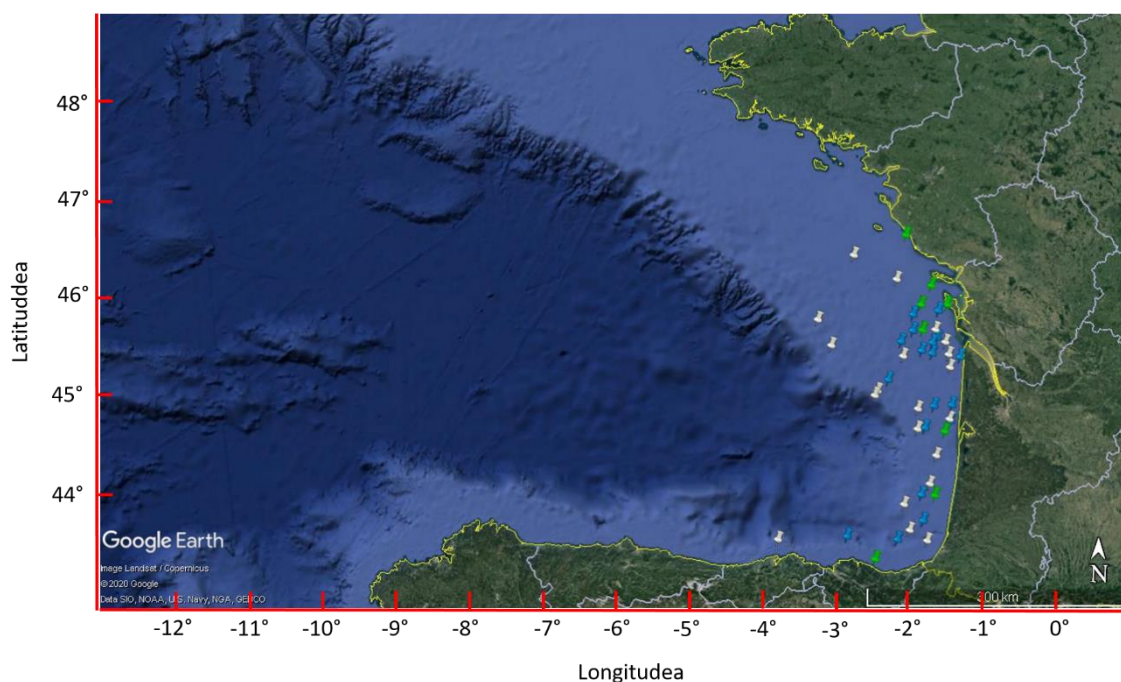
Bizkaiko Golkoko azaleko korronteak erlojuaren orratzen noranzkoan zirkulatzen duen Ipar Atlantikoko uraren eraginpean daude, eta horrek, aldi berean, erlojuaren noranzkoko ur-zirkulazioa eragiten du Golkoan. Horregatik Bizkaiko Golkoa itsaso asaldatu moduan da ezaguna, bereziki neguko hilabeteetan (britannica.com). urtaroko aldakortasunak eragina du prozesu ozeanografikoetan, eta mesoeskalako egitura ozeanografiko bereizgarrienak hauek dira udaberrian: 1) plataformaren gainean zabaltzen diren Aturri eta Garona ibaien lumak, plataformaren gainean hartzen duten hedadura euri eta haize nagusien arabera da; 2) Britainiako hegoaldeko (48-49 °N) Garonako estuarioaren latitudearaino hedatzen den ur hotzeko korrontea (12 °C-tik beherakoa), 100 m-ko sakoneran, nahiko homogeneoa den ur-masa bat da, eta urtetik urterako fluktuazio baxuak ditu ezaugarri (Vincent & Kurc, 1969); 3) bi plataforma kontinentaletako (Kantaurikoa, Armorikakoa eta Akitaniakoa) haize-erregimenaren arabera aldian behingo azalera-erregimenak; 4) Pingree & Le Cann-ek (1992) SWODDIES izenez deitutako zurrunbiloak; 5) Armonikako plataformako ezpondan zeharreko fronte itxurako korronteen agerpena, barne-olatuen eraginez (Bizkaiko Golkoko barne-mareak munduko marearik indartsuenen artean daude (Baines, 1982), plataforma kontinentalen topografiak sortuta.

Laginak lortu eta erabiltzea

Azterketa honetako antxoak inguraketa-arrantzaren bidez harrapatu ziren merkataritza-arrantzaren garaian, 2017ko martxoan, apirilean eta maiatzean, eta arraste-sareak zituzten ontzi ozeanografikoen bidez, Bizkaiko Golko osoan, BIOMANen kanpaina ozeanografikoetan (ICES, 2018), 2008ko, 2009ko eta 2016ko maiatzean, eta 2007ko, 2008ko, 2015eko eta 2016ko irailean egindako JUVENA kanpaina ozeanografikoetan (Boyra *et al.*, 2013).

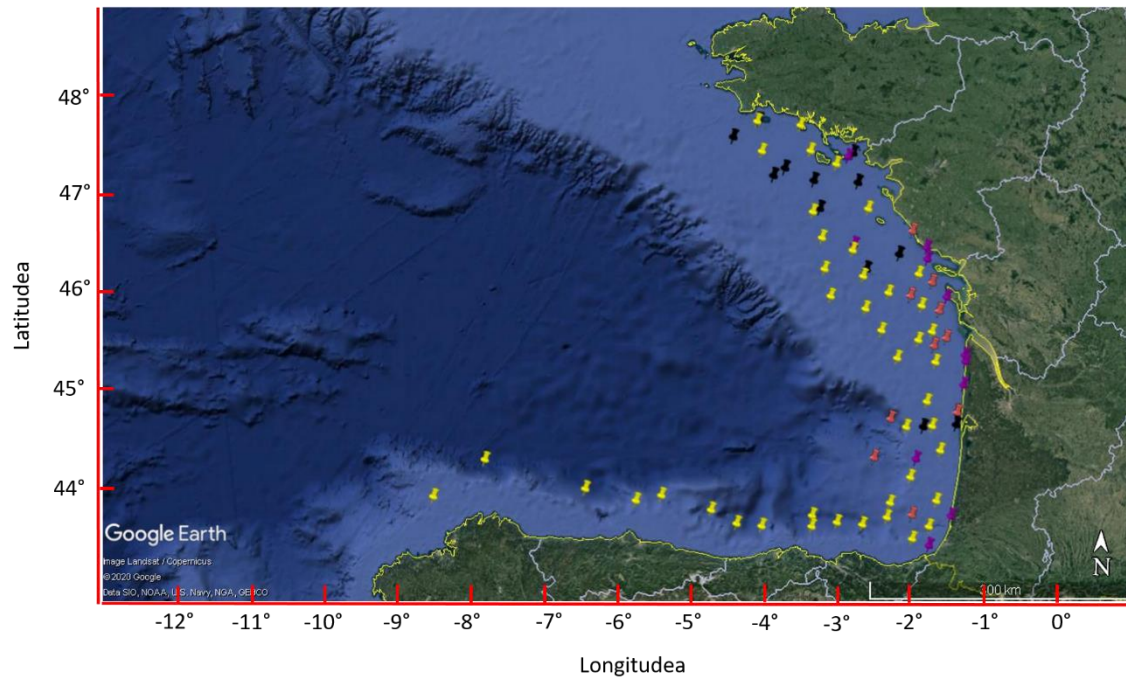
2017ko udaberrian harrapatutako antxoak 2. kapitulan erabili ziren, antxoan negu osteko egoeraren erreferentzia izateko eta ugalketa sasoiaren aurretiko heltze-prozesuan antxoa helduan izandako bilakaera energetikoa aztertzeke. Antxoa horiek batez ere Golkoko hegoaldean jaso ziren.

BIOMAN kanpainaren arrantzatik lortutako laginak 4. kapitulan erabili ziren, errute-garaiko antxoa helduak edukitzeko eta hiru organoetako osagai biokimikoen errute-eremuen eta urte desberdinen arteko aldagarritasunak konparatu ahal izateko.. Aztertutako antxoak kanpainan zehar arraste-sarearen bidez laginketa-puntu bakoitzean hartutako lagin baten 30 ale inguruko azpilagin bat zen. Arrantza horiek Bizkaiko Golkoko plataforma kontinentalen gainean egin ziren, Iparraldeko 46°-etaraino (ikus 2. Irudia), eta emeen ugalketa-parametroak kalkulatzeko erabili ziren. Era berean, antxoaren biomasa kalkulatzeko, arrautzen eguneroko ebaluazio-metodoa erabili zen (ingelesez DEPM siglekin ezagutzen dena) (erabilitako metodologia ICES-WGHANSA, adib. ICES, 2018, txostenean begira daiteke).



2. Irudia. Tesi honetan erabilitako BIOMAN kanpaina ozeanografikoetako maiatzeko laginketa-puntuen banaketa.

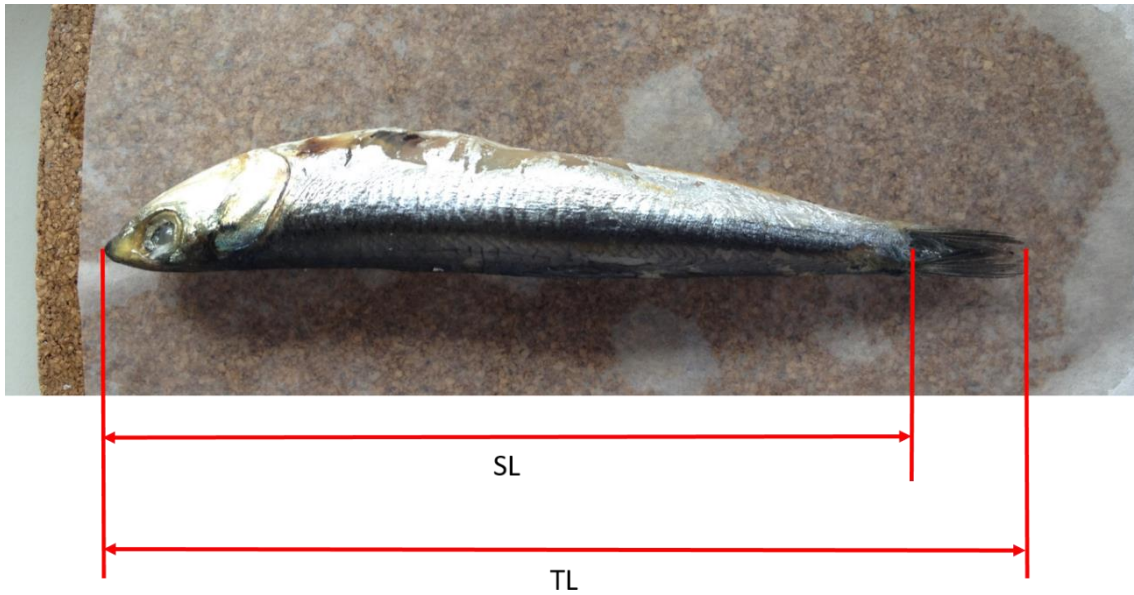
Era berean, JUVENA kanpainen bidez lortutako laginak 1go eta 3. kapituluetan erabili ziren: lehenengo kapitulan, antxoa gazteek hazkuntza somatikora eta erreserba energetikoen biltegitazera energia nola esleitzen duten aztertzeke; eta 3. kapitulan, osagai biokimikoen eta tamainaren artean urte desberdinetan dauden erlazioak konparatzeko. Aztertutako antxoak 30 ale inguruko azpilagin baten bidez lortu ziren. Azpilaginak laginketa-puntu bakoitzean jaso ziren, akustikaren eta arraste-sarearen metodoaren bidez. Harrapaketa horiek Bizkaiko Golkoko plataforma kontinentaletan egin ziren, Kantauriko plataforman zehar eta bereziki Frantziako plataforman, Iparraldeko 47°-etaraino (ikus 3. Irudia), eta gazteen biomasa kalkulatzeko erabili ziren (erabilitako metodologia Boyra *et al.*, 2013an, eta ICES-WGHANSAN-ren txostenean, adib. ICES 2017, begira daiteke).



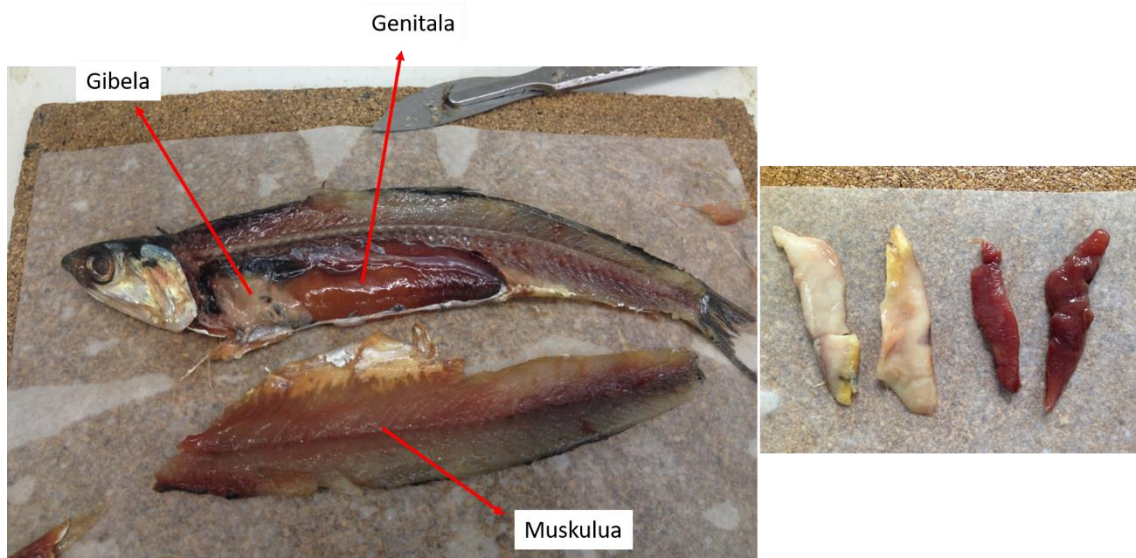
3. irudia. Tesi honetan erabilitako JUVENA kanpaina ozeanografikoetako iraileko laginketa-puntuen banaketa.

Laginak prozesatzea

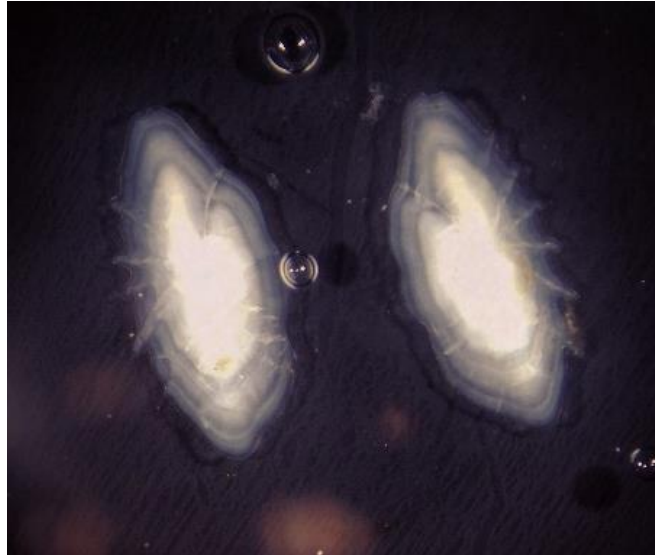
Antxoak harrapatu ondoren, arrain gazte zein helduen lagin guztiak $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ -an izoztu ziren arrantzatu eta berehala, eta horrela mantendu ziren disezioa egin ahal izateko desizoztu ziren arte. Laborategian, gauean hozkailuan $4\text{ }^{\circ}\text{C}$ -an desizoztu ondoren, antxoak pisatu (mg) egin ziren pisu biziak (PB) erregistratzeko, eta neurtu (cm) luzera osoa (TL) eta luzera estandarra (SL) ezagutzeko (4. Irudia). 3988 antxoa disezionatu ziren, 3 ehun bereizi (muskulua, gibela eta genitala) (5. Irudia) eta adina zehaztu zen. Adina AZTIko laborategietan zehaztu zen, eta antxoaren otolitoen urteko hazkunde-eredua ezagutzean oinarritzen da. Horretarako, bi otolito sagitalak atera ziren, eta uretan murgildutako ontzi beltzetan jarri ziren, ildo beherantz zutela, disezio-mikroskopia baten azpian aztertzeko, 10x handipenaz, argi islatuarekin. Xingola zeharrargien eraketa (ikus 6. Irudiko adibidea) ICESek (2009) ezarritako irizpideen arabera zehaztu zen (ikus, halaber, Uriarte *et al.*, 2016).



4. Irudia. Antxoaren luzera osoa (TL) eta luzera estandarra (SL) (Estitxu Txurruka Alberdiren argazkia).



5. Irudia. Ezkerra: Antxoaren luzetarako ebakidura, aztertutako organoak lortzeko: muskulua, gibela eta genitala (kasu honetan, emea). Eskuinean: antxoa ar baten (ezkerrean) eta antxoa eme baten (eskuinean) genitalen bereizketa (Estitxu Txurruka Alberdiren argazkiak).



6. Irudia: 3 urteko antxoa baten otolitoen adibidea (Estitxu Txurruka Alberdiren argazkia).

Analisi biokimikoa

3988 antxoetako ehunak liofilizatu, homogeneizatzeko hauts bihurtu eta 2322 antxoei dagozkien ehunen konposizio biokimikoa aztertu zen, metodo biokimiko estandarrak erabiliz.

Proteinak

Lowry *et al.*-en (1951) metodoa, jatorriz proteina hidrosolubleak kuantifikatzeko prest jarri zen. Baina, gure kasuan, funtsean disolbaezinak ziren proteina asko kuantifikatu behar zirenez, hala nola kolagenoa eta muskulu-zuntzen osagaiak, eta, gainera, liofilizazio bidezko lehortze-prozesua jasan zutenak, Lowry *et al.*-en (1951) jatorrizko metodoaren aldaera bati jarraitu zitzaion. Aldaera horren bidez, proteinak NaOH 0,8 N-etan disolbatu ziren 30 °C-an. Inkubazio horren ondoren, laginak 15 minutuz sonikatu ziren 450 W-eko ultrasoinu-bainuan, eta 7 ml H₂O distilatu gehitu ziren ingurunearen normaltasuna 0,1 N-ra jaisteko, horrela Lowry *et al.* (1951) metodoaren erreaktiboekin kolorea garatu ahal izateko. (Kontsultatu atal honen amaieran “Proteinak erauzteko eta baloratzeko protokoloa” protokoloa).

Lipidoak

Substantzia naturaletan, lipidoak elkarrekin edo gainerako osagai organikoekin lotuta daude hiru indar-motarekin: 1) van der Waals indarrak; 2) indar elektrostatikoak eta hidrogeno-loturak; eta 3) lotura kobalenteak.

1 motako loturen bidez lotutako lipidoak, hau da, lipido neutroak, disolbatzaile apolarren bidez erauzten dira. 2 motako loturen bidez lotutakoak, lipido polarrak, partzialki polarrak diren disolbatzaileen bidez erauzten dira. Azkenik, 3 motako loturen bidez lotutako lipidoak frakzio ez-lipidikoan mantendu ohi dira (Bergelson, 1980). Lipidoak mintzetatik ateratzeko eta lipoproteinetan dituzten loturetatik askatzeko, erauzgailu lipidiko ideal batek behar bezain polarra izan beharko luke (Entrectan, 1957). Aldi berean, lipido apolar sinpleak eta triazilgliceridoak (erreserbako lipidoetan gehiengo osatzen dutenak) erauzteko bezain

apolarra izan beharko luke (Christie, 1982). Jakina, erauzgailu ideal hori ez da existitzen, eta, beraz, zenbait erauzketa konbina daitezke ingurunearen polaritatea aldatuz, Mann & Gallagherrek adibidez (1984) egin zuten bezala.

Folch *et al.*-en (1957) metodoak Bligh & Dyer-en (1959) metodoak baino hobeto erauzten ditu lipidoak (Christie, 1982), baina badu desabantaila bat: substantzia ez-lipidiko gehiago ditu erauzkin kloroformikoan (Bergelson, 1980). Fase apolarrean substantzia ez-lipidikoak berekin eramaten badira, Marsh & Weinsteinen kuantifikazio kolorimetrikoan (1966) lipidoen gainestimazioa erregistra daiteke. Horregatik, lehenengo erauzketa Bligh & Dyer-en metodoa erabiliz (1959) egin zen (bi erauzketa-soluzioetatik polarrena, substantzia ez-lipidikoak eraginkortasun handiagoz kentzeko), eta, ondoren, bigarren erauzketa bat egin zen, Folch *et al.*-en (1957) metodoaren arabera lipidoak hobeto erauzteko (ikus atal honen amaieran dagoen "Lipidoak erauzteko eta balioesteko protokoloa").

Karbohidratoak

Azido trikloroazetiko (TKA) beroa animalia-ehunetatik karbohidratoak ateratzeko erabili izan den metodoetako bat izan da (Barnes & Heath, 1966; Giese, 1967; Perez Iglesias, 1986; Txurruka, 1992; Cotano, 2003; Iparraguirre-Bolaños, 2016).

TKA beroan disolbagarriak diren karbohidratoen kuantifikazioa (McClintock, 1989; McClintock *et al.*, 1990) Dubois *et al.*-en (1956) metodo kalorimetrikoaren bidez egin zen, zeinetan ia ez duen eraginik proteinen presentziak ("Karbohidratoak erauzteko eta balioesteko protokoloa" kontsultatu atal honen amaieran).

Errautsak

Errautsak 450 °C-ko mufla labean kiskalita lortu ziren; izan ere, 500 °C-tik aurrera, karbonatoak deskonposatzen hasten dira CO₂ askatuz, eta, ondorioz, ehunetako materia mineral edo ez-organiko kantitatearen azpiestimazio bat sortzen da.

Aztertutako organo bakoitzaren proteinak, lipidoak eta karbohidratoak (mg-tan) kuantifikatu ondoren, osagai bakoitzaren energia-baliokideak erabili ziren energia-unitate bihurtzeko (J): proteinetarako, 23,640 J/mg (Brody, 1945); lipidoetarako, 36,067 J/mg (Beukema & de Bruin, 1979); eta 17,155 J/mg karbohidratoak (Brody, 1945).

Analisi estatistikoa

Datuen normaltasuna Kolmogorov-Smirnov testaren eta Lilleforsen aldaketaren bidez probatu zen.

Erregresioen alometria hipotesi linealaren metodoa erabiliz aztertu zen:

1 Hipotesia H₀: b = 3,0

2 Hipotesia H₀: b = 1,0

Antxoaren bolumena eta, ondorioz, pisua, dentsitatea modu dramatikoan aldatzen ez dela suposatuz, lehenik eta behin kalkula daiteke dimentsio lineala kubora handituz, hau da, antxoaren luzera, eta, ondoren, emaitza parametro jakin batez biderkatuz (a), egoera bakoitzean espermentalki zenbatetsitako parametro batez. Kasu horretan, pisuaren eta luzeraren arteko erregresio logaritmiko bikoitz batean, malda (b) isometrikoaren balioa 3 ($b = 3$) da. Hau da, 1 Hipotesiak probatzen du ea luzerari dagokionez grabimetriaren edo pisuaren alometria isometrikoa denetz. Gainerako kasuetan, dimentsio-kopurua berdina denez mendeko aldagaiaren eta aldagai independentearen artean, kasu horietan guztietan, erlazio isometriko bat gertatzen da erregresio logaritmiko bikoitzaren maldak 1 balio duenean ($b = 1$). Beste era batera esanda, 2 Hipotesiak probatzen du ea Log – Log erlazio lineal sinplea isometrikoa denetz. Bestalde, alometria positiboa bada ($b > 3,0$ edo $b > 1$, kasuaren arabera) erlazio hiperalometrikoa izango da; alometria negatiboa bada ($b < 3,0$ edo $b < 1$, kasuaren arabera), ordea, hipoalometrikoa izango da. Hiperalometriari edo alometria positiboan, aztertzen ari den aldagaiaren (erregresio batean mendeko aldagaitzat har daitekeena) gehiegizko hazkundera gertatzen da; hau da, konparatu nahi deneko beste egitura baten hazkunderarekin (erregresio batean aldagai asketzat har daitekeena) alderatuta, jatorrizko proportzio erlatiboak mantenduko balira espero zitekeena baino gehiago hazten da delako egitura hori. Aldagai askearen balioa bikoizten denean, halako bi baino gehiago handitzen da mendeko aldagaiaren tamaina. Hipoalometriaren edo alometria negatiboaren kasuan, aztertzen ari den aldagaiaren (erregresio batean mendeko aldagaitzat har daitekeena) gutxiegi hazkundera gertatzen da.

Bibliografia

- Baines, P.G. (1982). On internal tide generation models. *Deep-Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, **29(3)**: 307-338
- Barnes, H. & J.R. Heath (1966). The extraction of glycogen from marine invertebrate tissues. *Helgoländer wiss meeresunters*, **13**: 115-117.
- Bergelson, L.D. (1980). Preparative extraction of lipids from natural sources, Chapter 1.1, pp. 1-13. *In: Lipid biochemical preparations*. 306 pp. Elsevier/North-Holland Biomedical Press, Amsterdam.
- Beukema, J.J. & W. de Bruin (1979). Calorific values of the soft parts of the telinid bivalve *Macoma balthica* (L.) as determined by two methods. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **37(1)**: 19-30.
- Bligh, E.G. & W.J. Dyer (1959). A rapid method of total lipid extraction and purification. *Canadian Journal of Biochemistry and Physiology*, **37(8)**: 911-917.
- Boyra, G., U. Martínez, U. Cotano, M. Santos, X. Irigoien & A. Uriarte (2013). Acoustic surveys for juvenile anchovy in the Bay of Biscay: abundance estimate as an indicator of the next year's recruitment and spatial distribution patterns. *ICES Journal of Marine Science*, **70(7)**: 1354-1378.
- Brody, S. (1945). Energetics, energy units and dietary-energy categories, Chapter 2, pp. 12-36. *In: Bioenergetics and growth*. 1023 pp. Reinhold, New York.

- Christie, W.W. (1982). The isolation of lipids from tissues, Chapter 2, pp. 17-23. *In: Lipid analysis. Isolation, separation, identification and structural analysis of lipids*, 2nd edition. 207 pp. Pergamon Press, Oxford, UK.
- Cotano Basabe, U. (2003). Variabilidad espacio-temporal de la concentración y composición bioquímica del seston y del material sedimentado en dos estuarios con diferente grado de alteración antrópica: Bilbao y Mundaka. Tesis Doctoral. UPV/EHU.
- Dubois, M., K.A. Gilles, J.K. Hamilton, P.A. Rebers & F. Smith (1956). Colorimetric method for determination of sugar and related substances. *Analytical Chemistry*, **28(3)**: 350-356.
- Entenman, C. (1957). General procedures for separating lipid components of tissue, pp. 299-317. *In: Methods in enzymology*, vol. 3, S.P. Colowick & N.O. Kaplan (Eds.) Academic Press, New York.
- Ferrer, O., E. Roca, B. Benjumea, J.A. Muñoz, N. Ellouz & the MARCONI Team (2008). The Deep seismic reflection MARCONI-3 profile: Role of extensional Mesozoic structure during the Pyrenean contractional deformation at the eastern part of the Bay of Biscay. *Marine Petroleum Geology*, **25(8)**: 714-730.
- Folch, J., M. Lees & G.H. Sloane Stanley (1957). A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues. *The Journal of Biological Chemistry*, **226(1)**: 497-509.
- Giese, A.C. (1967). Some methods for study of the biochemical constitution of marine invertebrates. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, **5**: 175-229.
- Gonthier, E., P. Cirac, J.-C. Fraugeres, M. Gaudin, M. Cremer & J.-F. Bourillet (2006). Instabilities and deformation in the sedimentary cover on the upper slope of the southern Aquitaine continental margin, north of the Capbreton canyon (Bay of Biscay). *Scientia Marina*, **70(Supl. 1)**: 89-100.
- Harris, P.T. & T. Whiteway (2011). Global distribution of large submarine canyons: geomorphic differences between active and passive continental margins. *Marine Geology*, **285**: 69-86.
- ICES (2009). Report of the Workshop on Age reading of European anchovy. ICES C.M. 2009/ACOM: 43. International Council for the Exploration of the Sea, Copenhagen.
- IEO (2014). Caracterización ecológica del área marina del sistema de cañones submarinos de Avilés. Informe final área LIFE+ INDEMARES (LIFE07/NAT/E/000732). Instituto Español de Oceanografía. Coordinación: Fundación Biodiversidad, Madrid, 243 pág.
- ICES (2017). Report of the Working Group on Southern Horse Mackerel, Anchovy and Sardine (WGHANSA). ICES CM 2017/ACOM:17. International Council for the Exploration of the Sea, Spain.
- ICES (2018). Report of the Working Group on Southern Horse Mackerel, Anchovy and Sardine (WGHANSA). ICES CM 2018/ACOM: 17. International Council for the Exploration of the Sea, Lisboa, Portugal.
- Iparraquirre Bolaños, E. (2016). Growth, reproduction and recruitment of *Eisenia andrei* in natural substrates: A functional approach. Tesis Doctoral. UPV/EHU.

- Khripounoff, A., J.-C. Caprais, J. Le Bruchec, P. Rodier, P. Noel & C. Cathalot (2014). Deep cold-water coral ecosystems in the Brittany submarine canyons (Northeast Atlantic): Hydrodynamics, particle supply, respiration, and carbon cycling. *Limnology and Oceanography*, **59**(1): 87-98.
- Koutsikopoulos, C., P. Beillois, C. Leroy & F. Tailleffer (1998). Temporal trends and spatial structures of the sea surface temperature in the Bay of Biscay. *Oceanologica Acta*, **21**(2): 335-344.
- Lavin, A., L. Valdés, F. Sanchez & P. Abaunza (2004). The Bay of Biscay: The Encountering of the Ocean and the Self (18b,E), Chapter 24, 933-1001 pp. *In: The Sea, Volume 14B: The Global Coastal Ocean*. pp. 810. A.R. Robinson & K.H. Brink (Eds.). Harvard University Press, USA.
- Le Boyer, A., G. Charria, B. Le Cann, P. Lazure & L. Marié (2013). Circulation on the shelf and the upper slope of the Bay of Biscay. *Continental Shelf Research*, **55**: 97-107.
- Lowry, O. H., N.J. Rosebrough, A.L. Farr & R.J. Randall (1951). Protein measurement with the Folin phenol reagent. *The Journal of Biological Chemistry*, **193**(1): 265-275.
- Maestro, A., F. Bohoyo, J. López-Martínez, J. Acosta, M. Gómez-Ballesteros, E. Llave, A. Muñoz, P.G. Terrinha, M. Dominguez & F. Fernández-Sáez (2015). Influencia de los procesos tectónicos y volcánicos en la morfología de los márgenes continentales ibéricos. *Boletín Geológico y Minero*, **126**(2-3): 427-482.
- Mann, R. & S.M. Gallagher (1984). Physiology of the wood boring mollusc *Martesia cuneiformis* Say. *Biological Bulletin*, **166**(1): 167-177.
- Marsh, J.B. & D.B. Weinstein (1966). Simple charring method for determination of lipids. *The Journal of the Lipid Research*, **7**(4): 574-576.
- McClintock, J.B. (1989). Energetic composition, reproductive output, and resource allocation of antarctic asteroids. *Polar Biology*, **9**(3): 147-153.
- McClintock, J.B., T. Hopkins, S.A. Watts & K. Marion (1990). The biochemical and energetic composition of somatic body components of echinoderms from the northern Gulf of Mexico. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, **95**(4): 529-532.
- Nomark, W.R. & P.R. Carson (2003). Giant submarine canyons: is size any clue to their importance in the rock record? *Geological Society of America Special Papers*, **370**: 151-173.
- Perez Iglesias, J.I. (1986). *Cerastoderma edule* (L.) (Bivalvia: Cardiidae): Hazkuntza eta Ugalkuntzaren energi oinarriak. Tesis Doctoral. UPV/EHU.
- Phillips, F. & O.S. Privett (1979). A simplified procedure for the quantitative extraction of lipids from brain tissue. *Lipids*, **14**(6): 590-595.
- Pingree, R.D. & B. Le Cann (1992). Three anticyclonic Slope Water Oceanic eDDIESS (SWODDIES) in the southern Bay of Biscay in 1990. *Deep-Sea Research*, **39**: 1147-1175.
- Sánchez, F., M. Gómez-Ballesteros, C. González-Pola & A. Punzón (2014). *Sistema de cañones submarinos de Avilés*. Proyecto LIFE +INDEMARES. Ed. Fundación Biodiversidad del Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente.

- Txurruka Argarate, J.M. (1992). Estudios sobre la nutrición de *Arion ater* (l): influencia de diferentes alimentos sintéticos sobre el crecimiento y la reproducción. Tesis Doctoral. UPV/EHU.
- Uriarte, A., P. Prouzet & B. Villamor (1996). Bay of Biscay and Ibero Atlantic anchovy populations and their fisheries. *Scientia Marina*, **60(Suppl. 2)**: 237-255.
- Uriarte, A., I. Rico, B. Villamor, E. Duhamel, C. Dueñas, N. Aldanondo & U. Cotano (2016). Validation of age determination using otoliths of the European anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) in the Bay of Biscay. *Marine and Freshwater Research*, **67**: 951-966.
- van den Beld, I.M.J., J.-F. Bourillet, S. Arnaud-Haond, L. de Chambure, J.S. Davies, B. Guillaumont, K. Olu & L. Menot (2017). Cold-Water Coral Habitats in Submarine Canyons of the Bay of Biscay. *Frontiers in Marine Science*, **4**: 118.
- Vincent, A. & G. Kurc (1969). Hidrologie variations saisonnieres de la situation thermique du Golfe de Gascogne en 1967. *Revue des travaux de l'Institut des pêches maritimes*, **33(1)**: 79-96.

Páginas web

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

PROTEINAK ERAUZTEKO ETA BALORATZEKO PROTOKOLOA

(LOWRY *et al.*, 1951)

- Saio-hodietan 5mg lagin pisatu
- 1 mL NaOH 0,8 N gehitu
- 15 segundoz irabiatu
- Inkubatu 30 °C-ko bainuan 15 minutuz.
- Sonikatu ultrasoinuen bainuan 15 min.
- 10 seg irabiatu
- 1 mL-ko 3 erreplika atera
- D erreaktiboaren 5 mL gehitu
- 15 minutuz giro tenperaturan utzi
- E erreaktiboaren 0,5 mL gehitu
- 30 min giro tenperaturan utzi
- Espektrofotometroan 750 nm-tan dentsitate optikoa irakurri.

Erreaktiboak

- A erreaktiboa: CO_3Na_2 % 2an
- B erreaktiboa: $\text{SO}_4\text{Cu} \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ % 0,5ean + % 1 Sodio Tartrato
- D erreaktiboa: A erreaktiboaren 50 mL B erreaktiboaren 1 mL-rekin nahastu. Egunero prestatu behar da.
- E erreaktiboa: Folin-Ciocalteu-ren 1 mL 1,5 mL ur distilaturekin nahastu. Egunero prestatu behar da.

Kalibrazio-kurba

- 8 mg Albumina (Bovina) pisatu
- 1 mL NaOH 0,8 N eta 7 mL ur distilatu gehitu
- Albumina erabat disolbatu arte irabiatu
- Hartu kontzentrazio desberdinetako 3 erreplika (0tik 1 mL-ra), eta urrats bakoitzean 0,2 mL handitu. Osatu bolumenak hodi guztietan 1 mL arte, NaOH 0.1 N gehituz (1 mL NaOH 0,8 N + 7 mL ur distilatu), erreaktiboak gehitu baino lehen.

LIPIDOAK ERAUZTEKO ETA BALIOESTEKO PROTOKOLOA

- Pirex hodietan 2-3 mg lagin pisatu.

AURRETIKO ERAUZKETA (Phillip & Privet, 1979)

- % 0,25eko kontzentrazioan dagoen azido azetikoaren 0,8 mL gehitu eta tapoia jarri.
- 85 °C-tan Maria bainuan inkubatu 30minutuz.

LEHEN ERAUZKETA. Bligh & Dyer (1959) metodoa, hidrofobotasun txikiagoko ingurune batean egina (2,8 mL disolbatzaile polar + 1 mL disolbatzaile apolar)

- Gehitu 2 mL metanola + 1 mL kloroformo eta jarri tapoia.
- Irabiatu 15 segundoz.
- Tapoiarekin ultrasoinu-bainuan 15 minutuz sonikatu.
- 1 mL kloroformo gehitu.
- Irabiatu 15 segundoz.
- % 0,25eko kontzentrazioan dagoen azido azetikoaren 1 mL gehitu eta tapoia jarri.
- Irabiatu 15 segundoz. Soluzioa bifasiko bihurtzen da.
- 4000 b/min-ko zentrifugatu 20 minutuz 4 °C-an.
- Goiko fase urtsua kendu eta fase kloroformikoa beste saioldi batera atera. Azken horiek izotz xehatuko ur bainuan eduki behar dira, kloroformoaren lurruntzea eta, beraz, lagineko lipidoen kontzentrazioa saihesteko.

BIGARREN ERAUZKETA. Folch *et al.*-en (1956) metodoa, aurrekoa baino hidrofobotasun handiagoko ingurunean egina (2 mL apolar + 1 mL polar)

- Gaineratu 2 mL kloroformo +1 mL metanol, eta jarri tapoia.
- Irabiatu 15 segundoz.
- Tapoiarekin ultrasoinu-bainuan 15 minutuz sonikatu.
- % 0,73ko kontzentrazioan dagoen ClNa-ren 1 mL gehitu.
- Irabiatu 15 segundoz. Soluzioa bifasiko bihurtzen da.
- 4000 b/min-ko zentrifugatu 20 minutuz 4 °C-an.
- Kendu goiko fase urtsua eta gehitu fase kloroformikoa lehenengo erauzketari. Arestian aipatutako arrazoiengatik, eragiketa horretan, lehenengo fase kloroformikoa duten hodiak izotzez estalitako uretan eduki behar dira.

KUANTIFIKAZIO KOLORIMETRIKOA (Marsh & Weinstein, 1966)

- Fase kloroformikotik 1 mL-ko 3 erreplika atera azetonarekin deslipidotutako hiru soio-hoditara.
- Utzi lehortzen berogailuan 50 °C-an hurrengo egunera arte.
- Hodi bakoitzari 2 mL SO₄H₂ kontzentratua gehitu (% 96-98).
- Sartu polietilenglikolezko bainuan 200 +/- 2 °C-an 15 minutuz. Polietilenglikolezko bainuak ke-kanpaian egon behar du, polietilenglikolaren lurrinak toxikoak baitira.
- Atera eta utzi airean hozten segundo batzuk.
- Giro-tenperaturan dagoen ur-bainuan hoztu ≈1 minutuz.
- Izotz xehatuarekin dagoen ur-bainuan hoztu 5 minutuz.
- 3 mL ur destilatu gehitu hodi bakoitzean.
- Irabiatu 15 segundoz.
- Izotzez beteriko ur-bainuan hoztu 10 minutuz.
- Irakurri berehala dentsitate optikoa 375 nm-ra.

Kalibrazio-kurba

- 1 mg tripalmitina eta 1 mg fosfatidilkolina pisatu eta 4 mL-ko kloroformotan disolbatu.
- Atera kontzentrazio desberdinetako 3 erreplika (0tik 0,6 mL bitarte), urrats bakoitzean 0,1 mL handituz. Osatu hodi bakoitzeko bolumenak 1 mL-raino errektiboak gehitu aurretik.

KARBOHIDRATOAK ERAUZTEKO ETA BALIOESTEKO **PROTOKOLOA**

- Pyrex hodietan 5-15 mg lagin pisatu.
- Gehitu 8 mL azido trikloroazetiko (TKA) % 5ean (pisu/bolumen). Ondo itxi tapoiak.
- Irabiatu 15 segundoz.
- 100 °C-an berotzen dira polietilenglikolezko bainuan 20 minutuz, TKA-tan disolbagarriak diren karbohidratoak erauzteko.
- Atera eta utzi airean hozten segundo batzuk.
- Giro-tenperaturan ur-bainuan hoztea ≈2 minutuz.
- Zentrifugatu 12 minutuz 4 °C-an eta 4000 b/min-an.
- Saio-hodietan ahalik eta gainjalkin kantitate handiena jarri.
- 1 mL-ko 3 erreplika atera.
- % 5eko (pisu/bolumen) kontzentrazioan dagoen fenol disoluzio baten 1 mL gehitu lagin bakoitzari, eta berehala gehitu 5 mL azido sulfuriko kontzentratu (%96-98), modu azkarrean eta zuzenean disoluzio fenolikoaren gainazalaren kontra, erreakzio-nahasketa ona eta ahalik eta exergonikoena izan dadin. Urrats honetan ez da inoiz saio-hodia eskuetan eutsi behar, asko berotzen baitira.
- Utzi 10 minutuz, giro-tenperaturan.
- Jarri bainu termostatikoan 35 °C-an 15 minutuz.
- Laginen dentsitate optikoa 490 nm-tan irakurri.

Kalibrazio-kurba

- 2,5 mg glikogeno pisatzea.
- Erauzketa-prozedurari jarraitu. 0, 0,2, 0,4, 0,6, 0,8 eta 1 mL-ko 3 erreplika atera. Beharrezkoa denean, osatu bolumenak 1 mL arte % ean dagoen TKArekin.
- Kolorimetria egin.

1go Kapituluua: Bizkaiko Golkoko antxoak gazteen energia-esleipena, hazkuntza somatikoari eta erreserba-biltegiatzeari

1.1 Sarrera

Sarrera orokorrean adierazi den bezala, bizitza laburreko arrain-espezieen, hala nola arrain pelagiko txikien, populazioaren dinamika, indibiduo berrien urteko erreklutamenduak baldintzatzen du. Itsas arrainen erreklutamendua, oro har (Leggett & DeBlois, 1994), eta espezie pelagikoena bereziki (Kawasaki, 1992), urtean zehar eta urte batetik bestera asko aldatzen da, eta eragina dute ingurumen-baldintzek (Borja *et al.*, 2008; Fernandes *et al.*, 2010) eta eme-efektuek, zeina garatzen ari diren larbei erresebak ematean gauzatzen baita, eta eme-fenotipoak ondorengotzaren fenotipoan duen eragin gisa defini daiteke. Oro har, erreklutamenduaren aldakortasuna garapenaren lehen faseei lotutako hilkortasun-aldaketa txikiek baldintzatzen dutela jotzen da.

Eskuarki onartzen da itsasoko arrainen garapenaren lehen etapetan (arrautzetatik hasi eta postlarba egoeraraino) gertatzen den hilkortasuna dela ugaritasunaren aldaketa naturalaren arrazoi nagusietako bat (Hjort, 1926; Houde, 2008; Houde & Schekter, 1980). Historikoki iradoki izan da hasierako fase horietan gertatzen den hilkortasunaren gehien-gehiena selektiboa dela, tamainaren arabera (Anderson, 1988), eta asko aldatzen dela errunaldi batetik bestera. Izan ere, errute-garaiak aurrera egin ahala, amek larba bakoitzeko egiten duten inbertsioa beherantz doa, bai eme helduenetan, bai eta gazteenetan ere bai (Arnold *et al.*, 2018).

Heriotza-tasa hazkundearen eta tamainaren mendekoa dela dioen hipotesi horretan, populazio baten barruan azkarrago hazten diren indibiduoek harrapartzaren ondoriozko hilkortasun-arrisku txikiagoa dutela proposatzen da; izan ere, i) larba handiagoek txikiek baino igeri egiteko gaitasun handiagoa dute, eta, horri esker, batetik, elikagaiak eraginkortasun handiagokoz harrapa ditzakete, eta, bestetik, harrapariengandik ihes egiteko edota babesteko estrategiak hartzen ditzakete, esate baterako, sardak eratzen hastea, ii) hazkunde azkarreko larbek larba-fasearen iraupena laburragoa izaten dute, eta, hala, murriztu egiten zaie harraparien aurrean ahulen diren denbora-tartea. Mendekotasun horrek esan nahi du tamaina desberdineko adin-talde bateko kideek arrakasta-aukera desberdinak izango dituztela biziraupenari eta ugalketari dagokienez (Benoit *et al.*, 2000; DeAngelis *et al.*, 1993; Fisher *et al.*, 2007).

Hilkortasun handiko fase horiez gain, beste fase erabakigarri batzuk daude erreklutamenduan. Hala, neguko hilkortasuna da sistema oso urtarokoetan bizi diren arrain-espezieen erreklutamenduaren aldakortasunaren beste eragile nagusietako bat (Escribano *et al.*, 2019; Foy & Paul, 1999; Hurst & Conover, 1998; Paul & Paul, 1999; Schultz *et al.*, 1998; Sogard, 1997). Faserik goiztiarrenekin gertatzen zen bezala, zenbait ikerketak frogatu dute neguko biziraupenak lotura zuzena duela indibiduoaren tamainarekin (Escribano *et al.*, 2019, Henderson *et al.*, 1988; Oliver *et al.*, 1979; Toney & Coble, 1980), pisuaren metabolismo basal espezifiko handiagoa baita indibiduo txikienetan. Hala, tamaina txikiagoko indibiduoek azkarrago agortzen dituzte energia-erresebak neguan, beren tamaina txikietan sorburua duten eskari metaboliko handien ondorioz (Shuter *et al.*, 1980; Shuter & Post, 1990). Hau da, 0 urteko kohorte bateko kide handienek jaiotzetik txikienek baino aukera handiagoak dituzte lehen negutik bizirik irteteko (Gutreuter & Anderson, 1985; Henderson *et al.*, 1988). Kontuan hartu behar da, banakoan tamainaz gain, haien izaera; izan ere, autore batzuen arabera (Arnold *et al.*, 2018), emearen

efektua, hau da, emeak arrautzari gehituriko erreserba-kopurua, hein batean, emeak erruteko unean dituen ingurumen-baldintzen arabera izango dela (Arnold *et al.*, 2018).

Arrazoi horiek direla eta, energia guztia hazkunderan erabiltzen duten banakoek modu eraginkorragoan igeri egin dezakete, harraparitza saihesteko ahalmen handiagoa dute, harrapakinen espektro zabalagoa eskura dezakete eta energia-soberakin mugatu batengatik lehiatzen ari diren eskari fisiologikoei baldintza hobeetan erantzun diezaiakete, elikagai-kontsumoaren tasa handiagoa eta arnasketa-tasa txikiagoa eduki dezaketelako eta, ondorioz, gosez hiltzeko arrisku txikiagoa dutelako (Post & Parkinson, 2001). Hala ere, indibiduo horiek behar adina energia-erreserba biltzen ez badituzte, ezingo dute bizirik iraun baliabide-eskasia dagoenean, hala nola iparraldeko negu epelen baldintzetan. Izan ere, eremu epeletako arrain gehienek aldaketa fisiologikoak izaten dituzte, eta, ondorioz, energia-erreserba agortu egiten zaizkie (Cunjak, 1988). Hau da, banako horiek arrainen harrapariengandik ihes egiteko bezain azkar hazi behar dute, baita harrapakin handiagoak harrapatu ahal izateko adina ere; aldi berean, ordea, behar adina energia-erreserba metatu behar dituzte, negukoak bezalako eguraldi eta elikadura aldetik kaltegarriak diren garaiei aurre egiteko. Horregatik, garapenaren lehen etapetan dauden banakoek eskuraturiko energia bi ataza alternatiboren artean banatu behar dute: hazkunde somatiko eta energia-erreserben metaketa.

Bizkaiko Golkoko antxoa europarraren (*Engraulis encrasicolus*) kasu partikularrean, erreklutamenduari lotutako prozesu horiek guztiak oso garrantzitsuak dira, errekluten biomasa populazioaren biomasa osoaren % 70-80 baita urtero (Uriarte *et al.*, 1996; ICES, 2010). Hainbat lan egin dira bizitzako lehen hilabeteetan (Aldanondo *et al.*, 2010, 2011, 2016a, b; Cotano *et al.*, 2008) eta lehen neguan (Escribano *et al.*, 2019) izan den hazkunderarekin eta biziraupenarekin zerikusia duten alderdiak lantzeko, bai eta aztertua izan da beste espezie batzuetan negua bezalako garai zailetan nola esleitzen zaien energia hazkunde somatikoari eta energia-metaketari (Gardiner & Geddes, 1980; Henderson *et al.*, 1988; Martin *et al.*, 2017; Oliver *et al.*, 1979; Post & Parkinson, 2001; Sogard & Spencer, 2004). Dena den, Bizkaiko Golkoko antxoari dagokionez, ez dago gai horri buruzko azterketarik.

Hazkuntza somatikoari eta antxoa gaztearen erreserben biltegitzeari modu alternatiboan nola esleitzen zaien energia aztertzea da kapitulu honen helburua, hazkunderan zehar eta negua baino lehenagoko fasean indarrean dagoen estrategia fisiologikoa zein den jakiteko.

1.2 Material eta Metodoak

Laginak prozesatzea

Disekzioetan eta analisi biokimikoetan erabilitako materialak eta metodologia tesi honetako "Material eta metodo orokorrak" deritzon atalean zehaztu dira.

Europako 1346 antxoa (*Engraulis encrasicolus*) gazte (0 adinekoak) ikerketa-eremuan 2007, 2008, 2015 eta 2016. urteetako irailean harrapatu ziren JUVENA kanpaina ozeanografikoetan (ikus kanpainaren estrategia eta metodologia Boyra *et al.*-en artikuluan, 2013). Banako horiek pisatuak izan ziren pisu bizia lortzeko (PB) eta neurtuak luzera estandarra (SL) lortzeko. Ondoren, antxoak disekzionatuak izan ziren muskulua eta gibela bereizteko, zeintzuak pisatuak izan ziren liofilizatu aurretik eta ondoren, haien pisu hezea eta pisu lehorra ezagutzeko, hurrenez hurren. Azkenik, 464 antxoari zegozkien bi gorputz-atalak (muskulua eta gibela) metodo biokimikoen

bidez aztertu ziren. Guztizko pisu hezea (PH), guztizko pisu lehorra (PL), guztizko proteinen pisua (Prot), guztizko lipidoen pisua (Lip) eta guztizko karbohidratoen pisua (KH), aztertutako bi gorputzeko atal edo organoen datuak batuz lortu ziren. Era berean, lipidorik gabeko materia organikoa (LGMO) organo horien proteinak eta karbohidratoak batuta lortu zen, eta ur-edukia (H2O), berriz, pisu hezearen eta pisu lehorraren arteko kenketa gisa kalkulatu zen.

Analisi estatistikoa

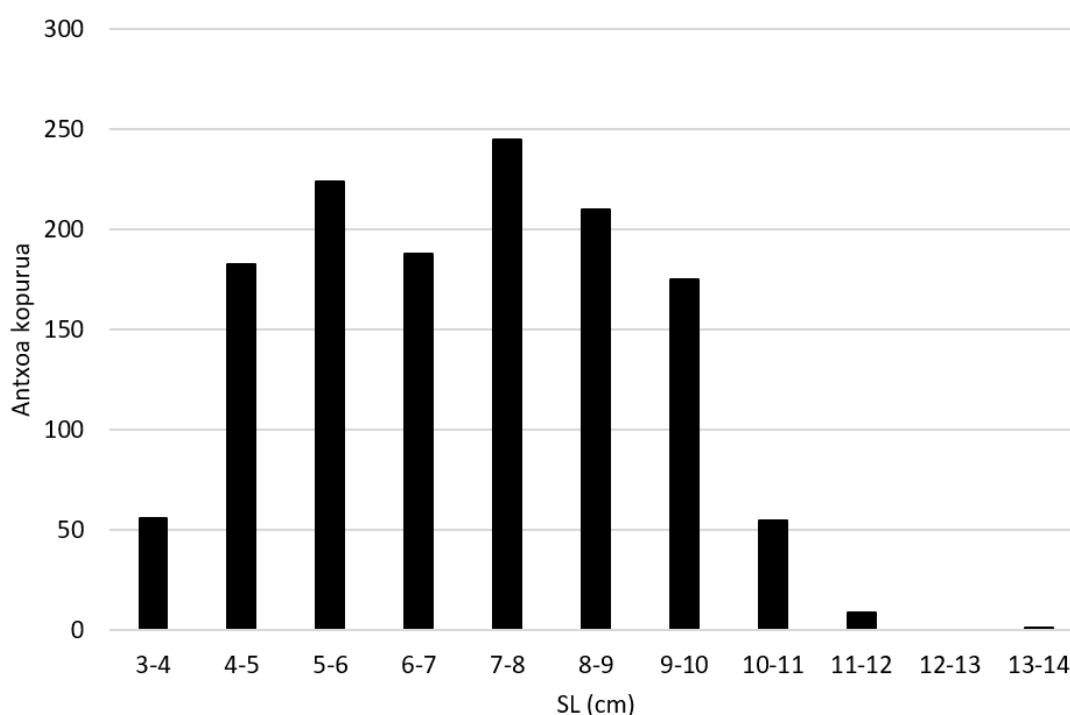
Antxo gazteen portaera fisiologikoa zehazteko, PL vs PH (PL/PH) erlazioaren alometria Loessen erregresio ez-parametrikoren metodoaren bidez (<http://r-statistics.co>) aztertu zen R software estatistikoan. Erregresio horren bidez, aztertutako erlazioaren inflexio puntua edo BREAK puntua lortu zen.

Puntu hori lortu ondoren, Piecewise-ren erregresio ez-lineal segmentatua aplikatu zen SYSTAT 13.2 programa estatistikoan aztertutako alometria guztietan (PL/PH, Lip/LGMO; PB, H2O, LGMO eta Lip vs SL; eta, Log PB, Log H2O, Log LGMO eta Log Lip SL-rekiko). Eredu horren bidez, irudikatutako alometrien segmentu bakoitzaren erregresioak lortu ziren. Piecewiseko erregresio ez-lineal segmentatuaren eredu hau izan zen:

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

non, Y masa edo masaren logaritmoa mg-tan (pisu bizia edo osagaietako bat), X luzera estandarra edo arrainaren luzera estandarren logaritmoa (cm-tan), b_0 lehenengo segmentuaren interzeptoa (mg), b_1 lehenengo segmentuaren malda, b_2 lehenengo eta bigarren segmentuen arteko maldaren diferentzia, eta BREAK (cm) inflexio-puntua diren. Bigarren segmentuaren malda $b_1 + b_2$ gisa kalkulatu da.

1.3 Emaitzak



1. Irudia. Azterlanean erabilitako antxoaren tamainaren araberako banaketa (SL= luzera estandarra).

Kapitulu honetan aztertutako antxoak gazteak 3 eta 15 cm artekoak izan ziren, eta luzera-tarte uga 7-8 cm-koak. (1. Irudia).

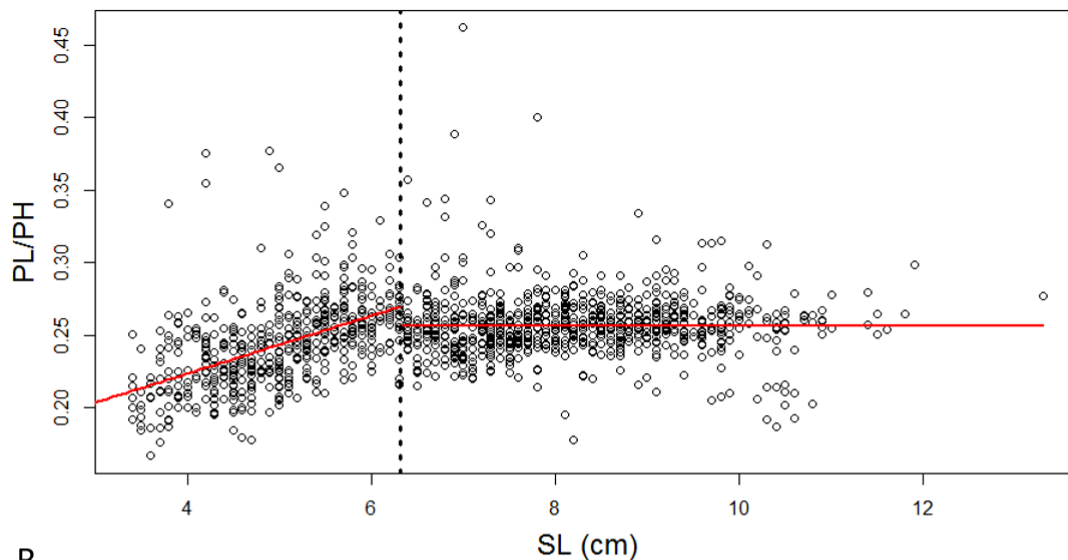
Las anchoas juveniles analizadas en este capítulo se situaron entre las tallas 3 y 14 cm, siendo las de talla 7-8 cm las más numerosas

Muskuluaren eta gibelaren datuei dagokienez, pisu lehorraren eta pisu hezearen arteko arrazoiaren balioa (PL/PH) SLarekin konparatzean, erregresio ez-parametrikokoaren analisiak adierazi zuen inflexio-puntu bat zegoela SLaren 6,3 cm-an (ikus 2. Irudia). Luzera horretaraino, PL/PH arrazoiaren balioa handituz joan zen antxoaren luzera handituz zihoan heinean; puntu horretatik aurrera, aldiz, PLaren eta PHaren arteko proportzioa aldatu gabe mantendu zen hazkundean zehar, eta, hortaz, puntu horretatik aurrera malda zero izatera pasatu zen (2 A Irudia). Aitzitik, Lip/LGMO arrazoiaren balioa gutxituz joan zen antxoak hazi ahala, baina antxoak txikiak (SL < 6,3 cm) jaitsiera hori antxoak handienetan (SL > 6,3 cm) baino nabarmen bizkorragoa izan zen (2B Irudia, 1. Taula).

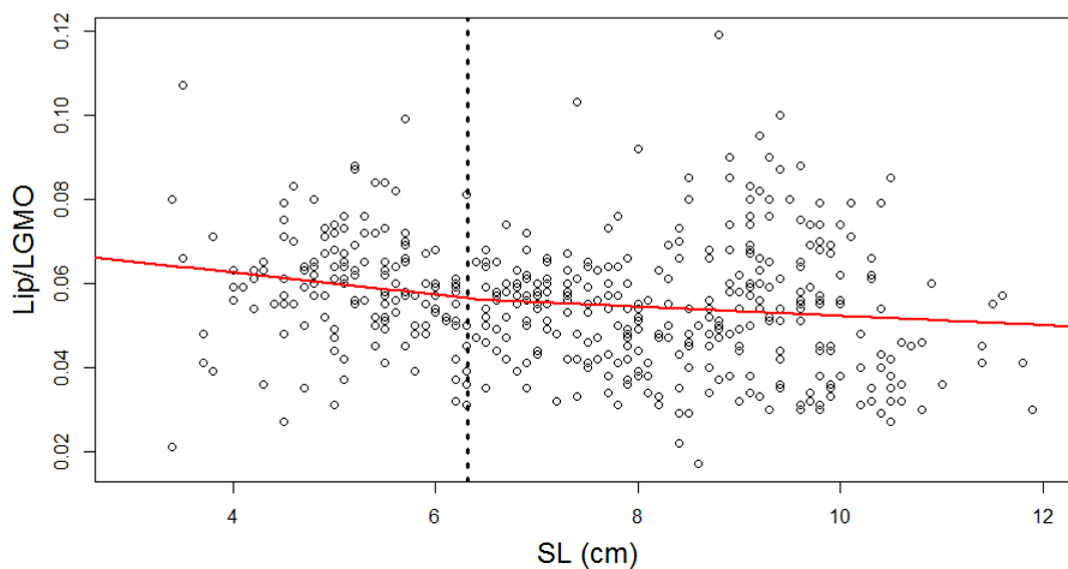
1. Taula: $y = a + bx$ (y vs x) ekuazioa. Pisu lehorraren eta hezearen (PS/PH) arteko erlazioak, eta lipidoen eta lipidorik gabeko materia organikoaren arrazoiaren (Lip/LGMO) arteko erlazioak luzera estandarrekiko (SL), bi tarteetan: 6,3 cm baino gutxiagoko luzeretakoak eta 6.3 cm baino gehiagoko luzeretakoak. Segmentu bakoitzeko erregresioak matematikoki eskuratu ziren Piecewise aplikazioaren bidez.

	SL < 6,3 cm			SL > 6,3 cm		
	a	b	r ²	a	b	r ²
PL/PH	0,144 ± 0,008	0,020 ± 0,002	0,253	0,257 ± 0,005	3,404*10 ⁻⁶ ± 0,001	3,505*10 ⁻⁸
Lip/LGMO	0,073 ± 0,008	-0,003 ± 0,002	0,018	0,063 ± -0,001	-0,001 ± 0,001	0,008

A



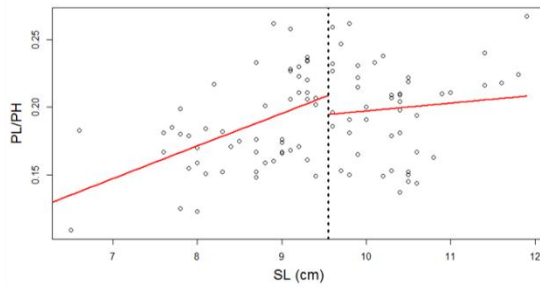
B



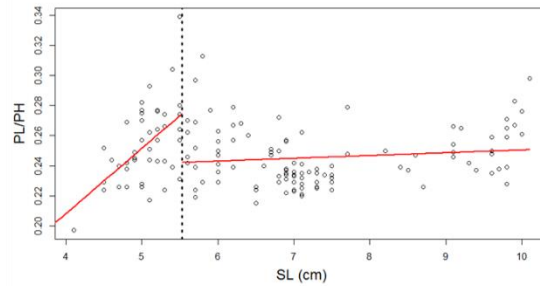
2. Irudia: A: Organo guztien pisu lehorraren eta hezearen (PL/PH) arteko arrazoiaren luzera estandarrarekiko (SL) erlazioa; eta B: lipido-eduki osoaren eta LGMOren arteko arrazoa (Lip/LGMO) luzera estandarrarekiko (SL) erlazioa, antxoia gazteetan. Ordenatuen ardatzarekiko paraleloa den lerro etenaren eta abzisa-ardatzaren elkarguneak inflexio-puntua markatzen du, 6,3 cm-ko Slan.

PL/PH arrazoiaren balioaren Slrekiko erlazioa urtearen arabera aztertzen badugu, erregresio ez-parametrikoren analisiak inflexio-puntua urtetik urtera aldatu egiten zela adierazi zuen, eta 2008ko inflexio-puntua luzerarik txikienean (5,5 cm) eman zela eta 2007koa, aldiz, luzerarik handienean (9,6 cm) (3. irudia).

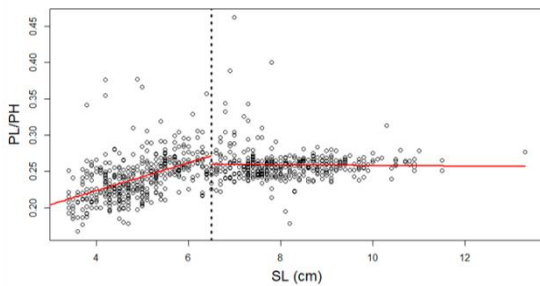
2007



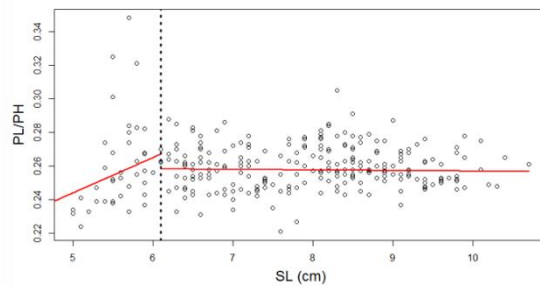
2008



2015



2016

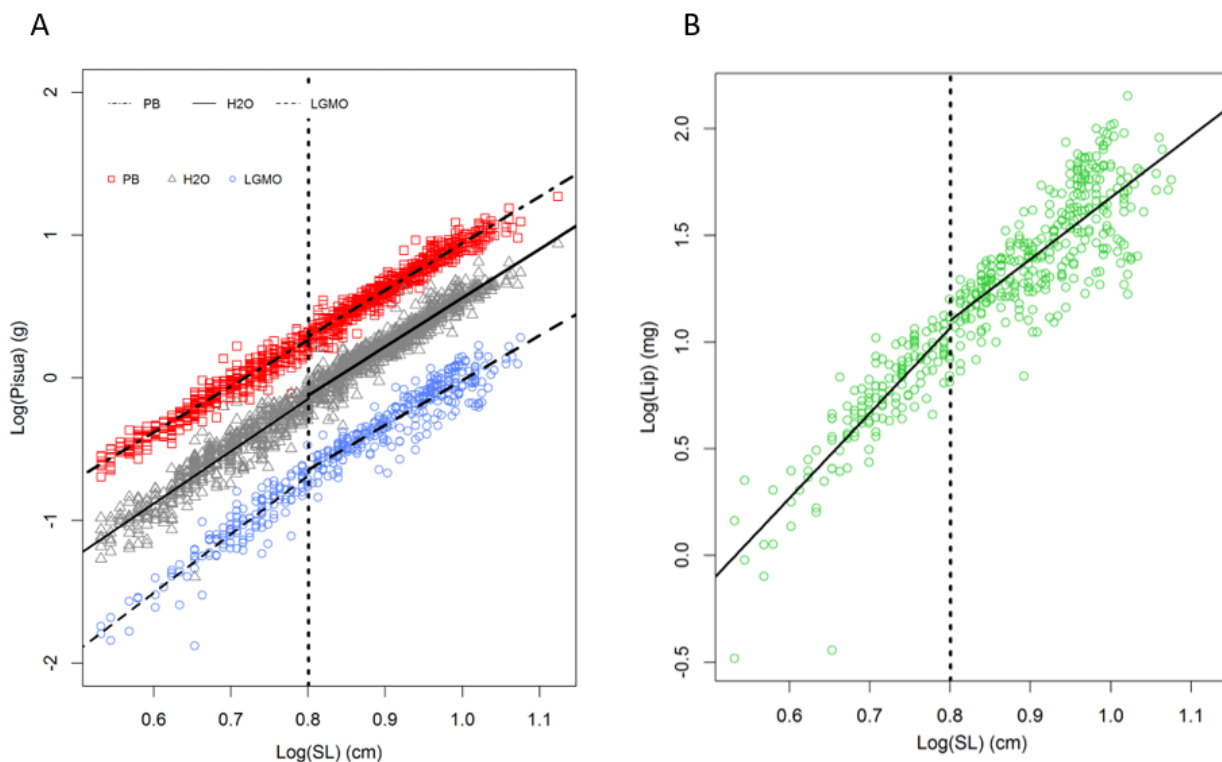


3. irudia. Organo guztien pisu lehorraren eta hezearen (PL/PH) arteko arrazoiaren luzera estandarrarekiko (SL) erlazioa, ikertutako urte bakoitzean.

Luzera estandarrak (SL) pisu biziarekin (PB), pisu hidrikoarekin (H2O), Lipidorik Gabeko Materia Organikoaren pisuarekin (LGMO) eta lipidoen pisuarekin (Lip) dituen erlazioak aztertzean, bi erlazio-mota hauteman ziren (4A eta 4B Irudiak, 2. eta 3. Taulak). 6,3 cm-rainoko antxoetan PBaren eta ur-edukiaren pisuaren SLarekiko aldaketak hiperalometrikoak izan ziren ($b > 3$, 3. Taula).

6,3 cm-ko luzeratik aurrera, bi kasuetan malda oso txikia izan zen. Aldiz, LGMOren pisuak eta lipidoen pisuak erlazio hiperalometriko nabarmena erakutsi zuten (malda (b) ≈ 4) 6,3 cm-raino; luzera horretatik aurrera, ordea, nabarmen jaitsi zen malda hori, eta zertxobait hiperalometrikoa izatera pasatu zen, LGMOren kasuan bezala, edota isometrikoa, lipidoen edukiaren kasuan bezala ($b = 3$) (3. Taula).

Bestalde, 6,3 cm-tik beherako antxoetan, luzeraren igoera, bai LGMOaren pisuarena bai lipido-edukiaren pisuarena, azkarrago gertatu zen uraren pisu-handitzea baino. Neurri horretatik aurrera, b -ren balioa jaitsierak osagai horiek SLarekiko zuten gehikuntza grabimetrikoaren tasa indibiduo txikienetan erregistratutakoa baino txikiagoa izan zela adierazi zuen; urarenak, berriz, ez zuen aldaketa esanguratsurik izan maldan; hala, azken hori izan zen atal honetan aztertutako lau elementuetatik hiperalometrikoena (b -ren baliorik handiena) (4A eta 4B Irudiak eta 2. Taula).



4. Irudia: A) pisu biziaren (PB), eduki hidrikoaren pisuaren (H2O) eta lipidorik gabeko materia organikoaren (LGMO) eta B) lipidoen pisuaren (Lip) eta luzera estandarren (SL) arteko erlazio logaritmikoa, antxo gazteetan. Abzisa etenak inflexio-puntua adierazten du 6.3 cm-ra.

2. Taula: $y = a + bx$ (y vs x) ekuazioa. Erlazio logaritmikoa pisu biziaren (PB), pisu hidrikoaren (H2O), lipidorik gabeko materia organikoaren (LGOM) pisuaren eta lipido totalen (Lip) pisuaren artean, luzera estandarrekiko (SL), bi eremuetarako: 6.3 cm baino gutxiagoko luzerak eta 6.3 cm baino gehiagoko luzerak. Erregresioak 3C eta 3D irudietan adierazitakoak dira.

	SL < 6,3 cm			SL > 6,3 cm		
	a	b	r ²	a	b	r ²
Log PB vs Log SL	-2,324 ± 0,026	3,236 ± 0,037	0,935	-2,328 ± 0,026	3,270 ± 0,029	0,940
Log H2O vs Log SL	-3,077 ± 0,043	3,660 ± 0,062	0,868	-2,855 ± 0,034	3,414 ± 0,037	0,911
Log LGMO vs Log SL	-3,971 ± 0,103	4,106 ± 0,145	0,847	-3,155 ± 0,078	3,137 ± 0,084	0,814
Log Lip vs Log SL	-2,124 ± 0,140	3,986 ± 0,196	0,738	-1,204 ± 0,140	2,880 ± 0,151	0,537

1.4. Eztatbaida

Bizkaiko Golkoan, *Engraulis encrasicolus* antxoaren gazteek irailean (Boyra *et al.*, 2013) 3 eta 15 cm arteko luzerak izan ohi dituzte, nahiz eta gehienetan ez diren 12-13 cm baino handiagoak izaten. Kapitulu honetan aztertutako laginen luzerak hein horren barruan daudenez, garai honetan ohikoak diren neurrien adierazgarritzat jotzen dira. Era berean, errunaldiaren gailurra maiatzetik ekainera bitartean gertatzen denez, aurkitutako neurriek erakusten dute espezie hori oso azkar hazten dela eremu geografiko horretan, zenbait autorek frogatu duten bezala (Aldanondo *et al.*, 2010, 2011, 2016, b; Cermeño *et al.*, 2008; Cotano *et al.*, 2008).

PL/PH arrazoiaren eta SLaren arteko aldaketa aztertzean, ikusi zen, ezen, antxoa 6,3 cm-ko SLra iritsi zenean, hazkunde-eredua aldatu egin zela, halako moldez non, luzera horretatik aurrera, pisu lehorraren (materia organikoa + minerala) eta eduki hidrikoaren gehikuntzen, arteko proportzioa aldatu gabe mantendu zela hazkundera zehar.

Animalia baten hazkuntza zelula kopurua handitze hutsagatik gertatzen denean, hau da, hiperplasia hutsagatik, pisu lehorraren/pisu hezearen (PL/PH) arrazoa konstante mantendu ohi da. Hiperplasia bidezko hazkundera eta hipertrofia bidezko energia-erreserben metaketa asinkronikoak direnean, ordea, erlazio hori aldatu egiten da. PL/PH arrazoiaren balioa handitzen denean, zelulak substantzia batekin “betetzen” direla adierazten du, eta, ondorioz, substantzia horrek ura desplazatzen du (Dubreuil & Petitgas, 1997). Animalia baten itxurazko “deshidratazio” horrek ez du zerikusirik osmoregulazioko akats batek eragindako ur-galerarekin (Conway *et al.*, 1998). Energia-erreserbak metatzen direnean, “betetzeko” substantzia materia organikoa izan ohi da: antxoan, batez ere, lipidoak eta proteinak (Díaz *et al.*, 2008).

Bestalde, antxoa txikiak (SL < 6,3 cm) beren lipido-edukia abiadura txikiagoan handitu zuten LGMOa baino. Hala, hasierako (eklosioaren ondoko) LGMOrekiko lipido-edukiaren % 7,3ko balio teorikotik, luzeran irabazitako cm bakoitzeko \approx % 0,3 jaitsi zela behatu zen; azkenean, antxoa 3 cm-tatik 6,3 cm-raino hazi zen bitartean, gutxi gorabehera % 1a jaitsi zen bere lipido-edukia, hasierako % 7,3ko balio hartatik LGMOrekiko lipidoen \approx % 6,3raino hain zuzen ere. Luzera horretatik aurrera, hau da, SLren 6,3 cm-tik gora, malda ez zen hain negatiboa izan, SLak irabazitako cm bakoitzeko lipidoen ehunekoa % 0,1 bakarrik murriztu baitzen. Lip/LGMO arrazoiaren hasierako balioa azkar gutxitzeak adierazten du, dirudenez, antxoek, lehenengo hazkunde-etapetan (SL < 6,3 cm), batez ere lipidoetan oinarritutako energia-erreserbak metatzeari baino, egitura funtzionalak egiteari ematen ziotela lehentasuna. Post & Parkinson-ek (2001) antzeko portaera biokimikoaren aldaketa bat ikusi zuen ortzadar amuarrain (*Oncorhynchus mykiss*) gazteen kasuan, 10 cm-ko luzeran gertatzen zena hain zuzen ere. Era berean, antxoa, luzera horretatik aurrera, energia-baliabideen zati bat erreserba-metaketa zuzentzen hasi zenez, eta ez hainbeste antxoaren luzera-hazkundera, antxoaren PBa gehiago handitu zen SLaren cm bakoitzeko, 6,3 cm-raino iritsi aurretik egiten zuena baino.

Hainbat espezieetan ikusi da hazkuntzak lehentasuna duela bizitzako lehen etapetan eta, batez ere, kohorte bereko tamaina txikiagoko indibiduoetan. Adibidez, izokin arruntean (*Salmo salar*) (Gardiner & Geddes, 1980), antxoa japoniarrean (*Engraulis japonicus*) (Takasuka *et al.*, 2003), abixoi txikian (*Atherina boyeri*) (Henderson *et al.*, 1988), amuarrain arruntean (*Salmo trutta*) (Jonsson & Jonsson, 1998), aho txikiko lupian (*Micropterus dolomieu*) (Oliver *et al.*, 1979), iturburuko amuarrainean (*Salvelinus fontinalis*) (Hunt, 1969), perka horian (*Salvelinus fontinalis*) (Post & Evans, 1989), atlantikoko sardinan (*Menidia menidia*) (Schultz & Conover, 1999) eta antxoa europarrean (*Engraulis encrasicolus*) (Aldanondo *et al.*, 2016; Díaz *et al.*, 2008; Huret *et al.*, 2018). Arrainen hilkortasun-eragile nagusia harraparitza denez, tamaina azkar handitzeak, banakoarentzat zaurgarriak diren harraparienganako denbora eta espektroa murrizteaz gain, handitu egiten ditu igeriketa-gaitasuna eta defentsa-estrategien garapena. Antxoaren kasuan, hazkunde azkarrak antzeman izan dira lehen garapen-faseetan; hala, eguneko 0,5 mm-ko hazkundera lehenengo bizi-asteetan, edota eguneko 1 mm-ko hazkundera lehen hilabetea igaro ondoren (Aldanondo *et al.*, 2011, Cotano *et al.*, 2008). Era berean, defentsa-estrategiak ere hauteman dira, hala nola larba- eta gazte-sardak eratzea, bizitzako lehen asteetatik bertatik (Cotano *et al.*, 2008).

Tamaina azkar handitzeak garrantzi handia duen arren, populazioaren edozein banakok, batez ere iparraldeko neguari lehen aldiz aurre egin behar dion gaztea bada, bere soberako

baliabideak esleitzeko eredu bizi-zikloko zein unetan aldatu behar duen erabaki behar du, eta erreserba-metaketari lehentasuna ematen hasiko da, ordura arteko luzera nabarmenki emendatzearen kontura. Hazkunde-estrategiaren aldaketa ezin da sinkronikoa izan populazio osoan; izan ere, a) emeen ugalketa-estrategia dela eta, asinkronia izan da arrautzen eklosioan, emeek saldotan errun baitituzte arrautzak; b) eme-eraginak aukera eman du saldo, jakin batzuetako indibiduoak azkarrago hazteko; c) hazkunde egokia edo zooplankton "orban" bat aurkitzeko zortea handiagoa edo txikiagoa izan da, eta d), fotoperiodoak hazkunde-estrategia erreserbetara aldatzeko beharra adierazi baino lehen hazkuntza-aldia nahikoa luzatu ahal izan da neurri nabarmena lortu ahal izateko. Horrek guztiak aldaketa fisiologiko hori zein tamainatan ematen den aldatzea eragiten du. Hala, nahiz eta gure datu-basearen neurri orokorra erabiliz, aldaketaren neurria 6,3 cm izan, xeheago aztertuz gero, PL/PH arrazoia urtez urte aztertuz gero, ikus daiteke 2007an aldaketa hori 9,6 cm-ko luzeran eman zela, 2008an 5,5 cm-koan, 2015ean 6,5 cm-koan eta 2016an 6,1 cm-koan.

Huret *et al.*-ek (2018) *Engraulis encrasicolus* antxoa europarraren eredu bioenergetiko latitudinala garatu zuten. Eredu horren arabera, Europako ipar-ekialdeko uretan antxoaren hazkunderan behatutako aldaketa fenotipikoak zerikusi handiagoa zuen elikadurarekin uraren tenperaturarekin baino. Hain zuzen, modelatutako hazkunde-plastikotasun fenotipikoak lotura handiagoa zuen janariarekin tenperaturarekin baino. Iparraldeko ingurune horietan aurrera egin ahal izateko, populazio desberdinen egokitzapen genetikoa, tenperaturarekin zerikusia duen parametro baten bidez egin ordez, janariarekin lotutako parametro baten bidez gerta zatekeen, baliteke asimilazio-tasa maximoa aldatuta (Huret *et al.*, 2018).

Hala, Nimii & Beamish (1974) ohartu ziren tenperaturaren eta elikaduraren mende zegoela lipido-kantitatearen eta pisu biziaren arteko erlazioa, tenperaturaren beherakadak lipidoen jalkipena areagotzen baitu (Love, 1970). Era berean, Escribano *et al.*-ek (2019) berriki egindako azterlan batean frogatu zuten neguko hilkortasuna ez zela antxoa europarraren tamainaren araberkoa soilik, pilatutako erreserba-kopuruaren araberkoa ere baitzen. Hala, elikadura-egoera onenetan zeuden antxoek neguko heriotza-tasa txikiagoa jasan zuten.

Hala eta guztiz ere, arestian aipatu den moduan, azterketa honetan ikusi da ezen, ohiko gastu metabolikoa ordaindu ondoren, antxoa gazteek soberako energiaren zatirik handiena luzera emendatzera esleitzen zutela SLren 6,3 cm-raino iritsi arte, eta, hala, lehentasuna ematen ziotela tamaina azkar handitzeari, lipido moduan energia-erreserba metatzeari baino (Sogar & Spencer 2004). Luzera horretatik aurrera, antxoek aldaketa fisiologikoa izan zuten, eta baliabide horietako batzuk (batez ere lipidoak) energia-erreserba gisa gordetzen hasi ziren, lehen neguari aurre egiteko. Emaizta horrek adieraziko luke tamaina horretatik aurrera, eta antxoak bere osotasunean hartuta (hau da, aztertutako egitura anatomiko biei dagokienez), ziur aski, eboluzioan zehar optimizatutako konposizio biokimikora hurbiltzen ari zirela. Konposizio horrek ingurumen-egoera jakin batzuetan lor litekeen ahalik eta arrakasta biologiko handiena bermatuko lioke antxoari. Arrakasta horrek adieraziko luke gurasoen biziraupenaren interes indibidualen eta progeniaren interesen arteko konpromisorik onenera iritsi dela; interes horiek, nolana ere, babestu egin beharko lirakeke espezieak bizirik iraungo badu, izan ere banakoak bizirik iraun behar du, gutxienez, lehen ugalketa gauzatu arte. Horrek esan nahi du lehenengo negua gainditu arte behintzat bizirik irauten saiatu behar duela; izan ere, urtaro horren aurretik, genitalen konpartimentuko energia hutsala da (Huret *et al.*, 2018).

Azkenik, Henderson *et al.* (1988) ohartu ziren ekainaren erdialdetik aurrera jaiotako abixoi txikiko (*Atherina boyeri*) gazteek ez zutela lehen negua gainditzea lortzen, ez baitzuten harrapariengandik ihes egiteko gutxieneko tamaina lortzen, ezta klimaren eta elikagaien

aldetiko zoritxarreko garaiari, neguari, aurre egiteko haina erreserbarik metatzen. Beraz, ondorioztatzen da gutxieneko neurria guztiz beharrezkoa dela. Aldanondo *et al.*-en argitalpena kontuan hartuta (2011) antxoa gazteak 6 cm inguru izaten dute jaio eta 50-80 egunera. Hau da, hazkunde moteleko antxoak, abuztuaren erdialdetik aurrera sortuak, ez dira irailaren amaierarako gutxieneko 6,3 cm horietara iritsiko, eta lehenengo neguari aurre egiteko energia-arazoak izan ditzakete. Neurri horretatik behera, indibiduo horiek hautespen-presio handien mende egongo dira, batetik, organismo handiagoen harrapakin errazagoak izango baitira (Díaz et al., 2011; Garrido et al., 2015; Newsome & Leduc, 1975; Oliver et al., 1979), eta, bestetik, ez dutelako nahikoa erreserba izango neguak eskatzen dituen energia-eskaerei aurre egiteko, nahiz eta hori ere ingurumen-baldintzen mende egongo den. 6,3 cm-tik gora energia-erreserbak metatzeari lehentasuna emateak ez du esan nahi neurri hori bizirik irauteko hainakoa denik. Seguruenik, neguaren hasieran 6,3 cm-rekin iristen diren gazteak oso egoera kritikoan egongo dira, eta neguaren ostean bizirik irauten badute, berehala elikatu beharko dira. Aitzitik, udako lehen hilabeteetan luzera horretara azkar iristen diren gazteek denbora nahikoa izango dute hazten jarraitzeko eta energia-erreserbak emendatzeko, neguan egoera onean bizirauteko. Aldanondo *et al.*-ek (2016) ikusi zuten errunaldiaren gailurrean (maiatza-ekaina) jaiotako antxoek hazkuntza optimiza zezaketela udan, neurri handiak azkar hartuz. Hemen lortutako emaitzak ikusita, energia-erreserbak pilatzeko adina denbora izango lukete. Halaber, Shulman & Lovek (1999) Azov itsasoan aurkitu zuten, erreserba energetiko gisa gordetzeko behar beste lipido metatzen ez zituzten antxoak, lipido-urritasunagatik neguan hiltzen zirela.

Huret *et al.*-ek (2018) egiaztatu zuten ezen, beren eredu bioenergetikoaren arabera, banako batek leku jakin batean metatu zezakeen energia maximoaren frakzioa, eta benetan metatzen zuena (autore horiek *erreserba-dentsitate eskalatua* (scaled reserve density) deitu zioten horri), gutxituz zihoala udak aurrera egin ahala. Hala, Ipar Itsasoko eta Bizkaiko Golkoko antxoak ia bere erreserba-dentsitate maximoa lor zezakeela lehen urtean (0,96 eta 0,95, hau da, metatu daitekeen energia maximoaren % 96 eta % 95 bitartean, hurrenez hurren); Egeo itsasoan, berriz, antxoak 0,74ra baino ez ziren iristen. Indize hori adierazle ona litzateke indibiduoek lehen negua baino lehen duten egoera adierazteko. Hazkunde-denboraldia igaro ahala, benetan metatutako erreserben murrizketa motela zen eskualde guztietan uztaile arte jaiotako banakoentzat, baina irailean jaiotako banakoentzat, erreserba-dentsitate eskalatua 0,5 izatera baino ez zen iristen Bizkaiko Golkoan, eta urrian ez zen inoiz 0,25era iristen, inongo eskualdetan. Urte gehienetan, berandu jaiotzea denbora laburrean gauzatuko den hiltzeko zigor batekin jaiotzearen parekoa dela esan liteke.

Gaur egun, JUVENA kanpainak (Boyra *et al.*, 2013) Bizkaiko Golkoko gazteen biomasa kalkulatzeko du uda-amaieran. Biomasa hori espeziearen ebaluazioan eta kudeaketan aholku zientifikoak emateko erabiltzen da. Neguan aldatzen diren ingurumen-baldintzak kontuan hartu behar diren arren, neguan bizirik irauteko beharrezkoa den tamaina eta erreserba-maila lor ditzakeen antxoa gazteen biomasaren azterketa batek, neguan biziraun lezaketan eta hurrengo udaberrian helduekin batera erruten hasiko liratekeen gazteen biomasari buruzko irudi zehatzagoa eman lezake; hala, kanpaina horren iragarpen-ahalmena eta espeziearen kudeaketa hobetuko lirateke.

1.5. Ondorioak

- SLaren 6,3 cm-raino, antxoa gazteen luzeraren hazkundera hiperplasia bidez gertatzen da batez ere, hau da, zelula-biderketagatik.

- Antxoa gazteek, SLaren 6,3 cm-raino, materia organikoa ura ordeztuz metatzen dute zeluletan, baina luzera horretatik aurrera, inflexio-puntu an alegia, aldatu egiten da hazkunde-eredua, eta, hala, hidratazio-maila konstante mantentzen da.
- **Inflexio-puntu** hori aldatu egin daiteke urte batetik bestera, aurrerratu egin daiteke (adibidez, 2008an 5,5 cm-an eman zen) edo atzeratu (adibidez, 2007an, 9,6 cm-an gertatu zen).
- Hazkuntzaren lehen etapetan, SL=6,3 cm-raino, antxoa gazteek zelula-ugalketaren bidezko hazkuntza somatikoa lehenesten dute, eta batez ere, disolbagarritasun txikiko zuntz-proteinak metatuz.
- Neurri horretatik aurrera, antxoa energia-erreserben metaketa nagusitzen has liteke, batez ere lipidoen metaketan oinarrituta.
- Badirudi biomolekulen metatze-ereduaren aldaketa horrek zerikusia duela garapen-ereduekin eta urtarokotasunarekin. Bizi-zikloaren lehen faseetan, egokiagoa litzateke epe laburreko biziraupena erraztuko duen egitura somatikoa garatzea, etorkizunean beharrezkoak izan daitezkeen lipido-erreserbak metatzea baino. Hala ere, badirudi hurrengo faseetan garrantzi handiagoa hartzen dutela, uneren batetan energia-balantze negatiboari aurre egin beharko baitzaio.

1.6. Bibliografia

- Aldanondo, N., U. Cotano, M. Tiepolo, G. Boyra & X. Irigoien (2010). Growth and movement patterns of early juvenile European anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) in the Bay of Biscay based on otolith microstructure and chemistry. *Fisheries Oceanography*, **19**(3): 196–208.
- Aldanondo, N., U. Cotano & E. Etxebeste (2011). Growth of Young-of-the-year European anchovy (*Engraulis encrasicolus*, L.) in the Bay of Biscay. *Scientia Marina*, **75**(2): 227-235.
- Aldanondo, N., U. Cotano, N. Goikoetxea, G. Boyra, L. Ibaibarriaga, & X. Irigoien (2016a). Interannual differences in growth and hatch-date distributions of early juvenile European anchovy in the Bay of Biscay: implications for recruitment. *Fisheries Oceanography*, **25**(2): 147–163.
- Aldanondo, N., U. Cotano, P. Álvarez & A. Uriarte (2016b). Validation of the first annual increment deposition in the otoliths of European anchovy in the Bay of Biscay based on otolith microstructure analysis. *Marine and Fisheries Research*, **67**: 943–950.
- Anderson, J.T. (1988). A review of size dependent survival during prerecruit stages of fishes in relation to recruitment. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, **8**: 55–66.
- Arnold, L.M., W.D. Smith, P.D. Spencer, A.N. Evans, S.A. Heppell & S.S. Heppell (2018). The role of maternal age and context-dependent maternal effects in the offspring provisioning of a long-lived marine teleost. *Royal Society open science*, **3**: 170966.
- Benoît, H.P., P. Pepin & J.A. Brown (2000). Patterns of metamorphic age and length in marine fishes, from individuals to taxa. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **57**: 856–869.

- Borja, A., A. Fontan, J. Saenz & V. Valencia (2008). Climate, oceanography, and recruitment: the case of the Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus*). *Fisheries Oceanography*, **17**: 477–493.
- Boyra, G., U. Martinez, U. Cotano, M. Santos, X. Irigoien & A. Uriarte (2013). Acoustic surveys for juvenile anchovy in the Bay of Biscay: abundance estimate as an indicator of the next year's recruitment and spatial distribution patterns. *ICES Journal of Marine Science*, **70(7)**: 1354–1368.
- Cermeño, P., A. Uriarte, B. Morales Nin, U. Cotano & P. Alvarez (2008). Setting up interpretation criteria for ageing juvenile European anchovy otoliths. *Scientia Marina*, **72(4)**: 733–742.
- Conway, D.V.P., S.H. Coombs & C. Smith (1998). Feeding of anchovy *Engraulis encrasicolus* larvae in the northwestern Adriatic Sea in response to changing hydrobiological conditions. *Marine Ecology Progress Series*, **175**: 35–49.
- Cotano, U., X. Irigoien, E. Etxebeste, P. Álvarez, L. Zarauz, J. Mader & L. Ferrer (2008). Distribution, growth and survival of anchovy larvae (*Engraulis encrasicolus* L.) in relation to hydrodynamic and trophic environment in the Bay of Biscay. *Journal of Plankton Research*, **30**: 467–481.
- Cunjak, R.A. (1988). Physiological consequences of overwintering in streams: the cost of acclimatization? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **45**: 443–452.
- DeAngelis, D.I., K.A. Rose, L.B. Crowder, E.A. Marschall & D. Lika (1993). Fish cohort dynamics: application of complementary modeling approaches. *The American Naturalist*, **142(4)**: 604–622.
- Díaz, E., J.M. Txurruka & F. Villate (2008). Biochemical composition and condition in anchovy larvae *Engraulis encrasicolus* during growth. *Marine Ecology Progress Series*, **361**: 227–238.
- Díaz, E., J.M. Txurruka & F. Villate (2009). Biochemical composition and somatic growth of pelagic larvae of three fish species from the Bay of Biscay. *Marine Ecology Progress Series*, **382**: 173–183.
- Díaz, E., J.M. Txurruka & F. Villate (2011). Growth maximization in early sardine larvae: a metabolic approach. *Marine Biology*, **158**: 1135–1148.
- Dubreuil, J. & P. Petitgas (1997). Energy density of anchovy *Engraulis encrasicolus* in the Bay of Biscay. *Journal of Fish Biology*, **74**: 521–534.
- Escribano, A., N. Aldanondo, A. Urtizberea, G. Boyra & U. Cotano (2019). Size- and density-dependent overwinter mortality of anchovy juveniles in the Bay of Biscay. *Continental Shelf Research*, **189**: 28–37.
- Fernandes, J.A., X. Irigoien, N. Goikoetxea, J.A. Lozano, I. Inza, A. Pérez & A. Bode (2010). Fish recruitment prediction, using robust supervised classification methods. *Ecological Modelling*, **221**: 338–352.
- Fisher, R., S.M. Sogard & S.A. Berkeley (2007) Trade-offs between size and energy reserves reflect alternative strategies for optimizing larval survival potential in rockfish. *Marine Ecology Progress Series*, **344**: 257–270

- Foy, R.J. & A.J. Paul (1999). Winter feeding and changes in somatic energy content of age-0 pacific herring in Prince William Sound, Alaska. *Transactions of the American Fisheries Society*, **128**: 1193–1200.
- Gardiner, W.R. & P. Geddes (1979). The influence of body composition on the survival of juvenile salmon. *Hydrobiologia*, **69(1-2)**: 67–72.
- Garrido, S., R. Ben-Hamadou, A.M.P. Santos, S. Ferreira, M.A. Teodósio, U. Cotano, X. Irigoien, M.A. Peck, E. Saiz & P. Ré (2015). Born small, die young: Intrinsic, size-selective mortality in marine larval fish. *Scientific Reports*, **5**: 17065.
- Gutreuter, S.J. & R.O. Anderson (1985). Importance of body size to the recruitment process in largemouth bass populations. *Transactions of the American Fisheries Society*, **114**: 317–327.
- Henderson, P.A., H.A. Holmes & R.N. Bamber (1988). Size-selective overwintering mortality in the sand smelt, *Atherina boyeri* Risso, and its role in population regulation. *Journal of Fish Biology*, **33**: 221–233.
- Hjort, J. (1926). Fluctuations in the year classes of important food fishes. *Journal du Conseil / Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer*, **1**: 5–38.
- Houde, E.D. & R.C. Schekter (1980). Feeding by marine fish larvae: developmental and functional responses. *Environmental Biology of Fishes*, **5**: 315–334.
- Houde, E.D. (2008). Emerging from Hjort's Shadow. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, **41**: 53–70.
- Hunt, R.L. (1969). Overwinter survival of wild fingerling brook trout in Lawrence Creek, Wisconsin. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **26(6)**: 1473–1483.
- Huret, M., K. Tsiaras, U. Daewel, M.D. Skogen, P. Gatti, P. Petitgas & S. Somarakis (2018). Variation in life-history traits of European anchovy along a latitudinal gradient: a bioenergetics modelling approach. *Marine Ecology Progress Series*, **617**: 95–112.
- Hurst, T.P. & D.O. Conover (1998). Winter mortality of young-of-the-year Hudson River striped bass (*Morone saxatilis*): size-dependent pattern and effects on recruitment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **55**: 1122–1130.
- ICES (2010). Report of the Working Group on Anchovy and Sardine (WGANSA), 24–28 June 2010, Lisbon, Portugal. ICES Document CM 2010/ACOM: 16. 290 pp.
- Jonsson, N. & B. Jonsson (1998). Body composition and energy allocation in life-history stages of brown trout. *Journal of Fish Biology*, **53**: 1306–1316.
- Kawasaki, T. (1992). Mechanisms governing fluctuations in pelagic fish populations. *South African Journal of Marine Science*, **12**: 873–879.
- Leggett, W.C. & E. Deblois (1994). Recruitment in marine fishes: is it regulated by starvation and predation in the egg and larval stages? *Netherlands Journal of Sea Research*, **32**: 119–134.

- Love, R.M. (1970). The influence of the environment, Chapter 4, pp. 169-221. *In: The chemical biology of fishes: With a key to the chemical literature.* 547 pp. Academic Press, New York, USA.
- Martin, B.T., R. Heintz, E.M. Danner & R.M. Nisbet (2017). Integrating lipid storage into general representations of fish energetics. *Journal of Animal Ecology*, **86**: 812–825.
- Newsome, G.E. & G. Leduc (1975). Seasonal Changes of Fat Content in the Yellow Perch (*Percaflavescens*) of Two Laurentian Lakes. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **32(11)**: 2214–2221.
- Niimi, A.J. & F.W. Beamish (1974). Bioenergetics and growth of largemouth bass (*Micropterus salmoides*) in relation to body weight and temperature. *Canadian Journal of Zoology*, **52(4)**: 447–56.
- Oliver, J.D., G.F. Holeton & K.E. Chua (1979). Overwinter Mortality of Fingerling Smallmouth Bass in Relation to Size, Relative Energy Stores and Environmental Temperature. *Transactions of the American Fisheries Society*, **108**: 130–136.
- Paul, A.J. & J.M. Paul (1999). Interannual and regional variations in body length, weight and energy content of age-0 Pacific herring from Prince William Sound, Alaska. *Journal of Fish Biology*, **54**: 996–1001.
- Post, J.R. & D.O. Evans (1989). Size-dependent overwinter mortality of young-of-the-year yellow perch (*Perca flavescens*): Laboratory, in situ enclosure, and field experiments. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **46(11)**: 1958–1968.
- Post, J.R. & E.A. Parkinson (2001). Energy allocation strategy in young fish: allometry and survival. *Ecology*, **82(4)**: 1040–1051.
- Schultz, E.T., D.O. Conover & A. Ehtisham (1998). The dead of winter: sizedependent variation and genetic differences in seasonal mortality among Atlantic silverside (*Atherinidae: Menidia menidia*) from different latitudes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **55**: 1149–1157.
- Schultz, E.T. & D.O. Conover (1999). The allometry of energy reserve depletion: test of a mechanism for size-dependent winter mortality. *Oecologia*, **119**: 474–483.
- Shulman, G.E. & R.M. Love (1999). Dynamics of Abundance, Behaviour and Distribution Pattern, Chapter 4, pp. 123-138. *In: Advances in Marine Biology.* 361 pp. A.J. Southward, P.A. Tyler & C.M. Young (Eds.). Academic Press, San Diego, USA.
- Shuter, B.J., J.A. MacLean, F.E.J. Fry & H.A. Reiger (1980). Stochastic simulation of temperature effects on first-year survival of smallmouth bass. *Transactions of the American Fisheries Society*, **109**: 1–34.
- Shuter, B.J. & J.R. Post (1990). Climate, population viability, and the zoogeography of temperate fishes. *Transactions of the American Fisheries Society*, **119**: 314–336.
- Sogard, S.M. (1997). Size-selective mortality in the juvenile stage of teleost fishes: a review. *Bulletin of Marine Sciences*, **60**: 1129–1157.
- Sogard, S.M. & M.L. Spencer (2004). Energy allocation in juvenile sablefish: effects of temperature, ration and body size. *Journal of Fish Biology*, **64**: 726–738.

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

Toneys, M.L. & D.W. Coble (1980). Mortality, Hematocrit, Osmolality, Electrolyte Regulation, and fat depletion of young-of-the-year freshwater fishes under simulated winter conditions. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **37(2)**: 225–232.

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

Web orrialdeak

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

2. Kapitularia: [Antxoa helduaren konposizio proximalaren desberdintasunak genitalaren garapenean eta udaberriko ugalketan](#)

2.1 Sarrera

Arrainen egoeraren estimak neurri eta pisuko datuetatik eratortzen dira normalean (adibidez: Fulton, 1904); horrek esan nahi du luzera jakin baterako arrain astunenak egoera hobean daudela (Fitzhugh *et al.*, 2010; Lambert & Dutil, 1997a). Hala ere, gorputz-pisu osoan oinarritutako metodoek arrain askotan (Koops *et al.*, 2004; Kennedy *et al.*, 2009) beharrian fisiologikoen arabera ematen diren baliabide esleipenen (gorputzeko organo eta ehunei, adibidez, muskulua, gibela eta gonadak) zenbait urtaroaren araberrako eredu konplexu ezkuta ditzakete. Azken hamarkadetan, energia-baliabideen gaineko interesa handitu egin da eredu bioenergetikoak (esaterako, Gatti *et al.*, 2017; Kooijman, 2000; Pecquerie, 2007) gero eta gehiago erabiltzen direlako. Eredu horiek animalien fisiologia eta oinarritzko portaera ingurumen-baldintzekin lotzen dituzte, eta arrain-ekologiari eta arrantza-baliabideen kudeaketari buruzko azterketetan erabiltzen dira (Brandt & Hartman, 1993; Hartman & Brandt, 1995).

Arrainen konposizio biokimikoaren edo proximalaren azterketa zientifiko zorrotza, funtsean, arrain osoaren edo bere organoetako uraren, proteinen, lipidoen, karbohidratoen eta errausen edukia kuantifikatzea da (Elliott, 1976). Lipidoak dira arrainetan energia metatzeko konposatu nagusia (McCue, 2010; Sabatés *et al.*, 2003), katabolizatzen den lehen makromolekula (Lloret *et al.*, 2014) eta energia-erreserben aldakortasunaren eragile nagusia (Cejas *et al.*, 2003, 2004; Ferrer-Maza *et al.*, 2016; Hardy & Keay, 1972; Post & Parkinson, 2001; Rosa *et al.*, 2010; Spitz *et al.*, 2010); proteinak, berriz, gorputz-egituraren osagai nagusia dira (Gatti *et al.*, 2018), eta karbohidratoekin batera, espezie gehienek nahiko konstante mantentzen dituzte.

Arrainek beren prozesu fisiologiko nagusiei, hazkundeari, energia-metaketari, gonaden garapenari eta metabolismoari (Calow, 1985; Hendry *et al.*, 2001; Kaspari *et al.*, 2000) esleitzen diete energia asimilatua, zenbait faktoreen arabera, hala nola harrapakinen eskuragarritasuna (Cushing, 1975; Foltz & Norden, 1977; Kelso, 1973; MacKinnon, 1972; Medford & MacKay, 1978; Tyler & Dunn, 1976), sexua (Craig, 1977; Diana & McKay, 1979; Newsome & Leduc, 1975), ontogenia (Arrhenius, 1998; Paul *et al.*, 1998a), temperatura (Bulow *et al.*, 1978; Potapova & Titova, 1977), urtaroa (Kelso, 1973; MacKinnon, 1972) eta banaketa geografikoa (Ciannelli *et al.*, 2002; Paul *et al.*, 1998b; Paul & Paul, 1999). Zenbait ikerketak erakutsi dutenez, arrainen eduki kaloriko eta biokimikoan urtaroaren araberrako ezberdintasunak daude (Arim *et al.*, 2007; Berg & Bremset, 1998; Pandian & Vivekanandan, 1985; Pedersen & Hislop, 2001), eta nabariagoak izaten dira indibidua handitu ahala, sexu-heldutasunera iristen denean eta ugalketan inplikatzten denean (Soofiani & Hawkins, 1985).

Garapenaren lehen etapetan dauden indibiduoek energia-soberakina non inbertitu erabaki behar dute (hazkunde somatikoan, harrapariengandik ihes egiteko, edo energia-erreserbak metatzen, energia-balantze negatiboko aldiak gainditzeko, adibidez, neguan). Garapen-etapak gainditu ahala, animaliek energia-eskakizun oso handiak eragingo dizkieten zeregin berrietan parte hartu beharko dute, hala nola ugalketan, Arrain handietan, sexualki helduak direnetan, oso gatazka desberdinak hauteman dira ugalketari energia esleitzearen inguruan, bertan erabiliko den energia, neurri handi batean, hazkunde somatikoaren edota energia biltegitratzearen kontura izango baita (Booth & Keast, 1986; Chellappa *et al.*, 1989; Meffe &

Snelson, 1993; Jonsson & Jonsson, 1997). Bistan denez, oso aberatsa izango da kasuistika, ugalketa-estrategiak askotarikoak baitira: semelparitatea (behin bakarrik ugaltzen dira bizitza osoan) eta iteroparitatea (behin baino gehiagotan ugaltzen dira bizitzan zehar) eta, azken kasu horretan, ugaltze motaren arabera aurrezkien arabera ugaltzailea (*capital breeders*) (energia metatua ugaltzeko erabiltzen du) edo irabazien arabera ugaltzailea (*income breeders*) (aldez aurretik metatutako energiaren ordez, errute-aldian bertan hartutako energia erabiliko du ugalketarako). Gure azterketa-espezia den antxoa, irabazien arabera ugaltzen den espezie iteroparoa da.

Frogatuta geratu da arrain-espezia askotan zeinen garrantzitsua den energia-erreserbei eustea edo energia metatzea baraualdian genitalen garapena eta errunaldia ahalbidetzeko. (Craig, 1977; Dutil, 1986; Lambert & Dodson, 1990; Lambert & Dutil, 1997b; MacKinnon, 1972). Zenbait ikerketak iradokitzen dutenez, energia gutxiago daukatenean eskuragarri, arrain ugaltzaileek zenbait estrategia erabil ditzakete egoera horri aurre egiteko. Ugalketa-inbertsioa egoera somatikoaren kontura mantendu ahal izango litzateke, baina, kasu horretan, energia-erreserbak agortzearen ondoriozko heriotza-arriskua handituko litzateke. Gainera, egoera somatikoaren galera mugatzeko, ugalketa-inbertsioa murriztu egin daiteke ugalkortasuna gutxituz,. Eta, azkenik, arrainek ahal den neurrian atzeratu dezakete ugalketa (Rijnsdorp, 1990; Roff, 1982; Tyler & Dunn, 1976), edo, muturreko egoeretan, besterik gabe, ugalketa-sasoia ugaltze gabe igaro (Skjæraasen *et al.*, 2012).

Bestalde, ugaltze-aldaketak askotan lotu izan dira ehun somatikoaren eta ugalketa-organoen arteko osagai proximal batzuen translokazioarekin (Dąbrowski, 1982; Giese, 1967; Merayo, 1996). Lipidoak batez ere arrainen giblean eta muskuluan gordetzen dira, eta proteinekin batera eramaten dira obarioetara, emeen gonada heltzen denean (Cejas *et al.*, 2004). Era berean, arren urtaroko ugalketari bideratutako energia gehiena gonadei bakarrik esleitzen ez bazaie ere (Danylchuk & Fox, 1994), ar-efektuak (hau da, genetikoak) ere garrantzitsuak dira larben tamaina zehazteko; adibidez, eragin nabarmena dute sardinazarraren atlantiarraren (*Clupea harengus*) larben luzeran eta bitelo-zakuaren bolumenean (Garrido *et al.*, 2015).

Ikuspegi horretatik, urteko ugalketa-zikloak zehaztean, kontuan hartzen dira gonaden garapena eta heltze-etapetan konposizio biokimikoan edo proximalean gertatzen diren aldaketak, bai animalia osoaren gorputz osoa kontuan hartuz, bai eta organo-sistemak bakarka hartuz. Jakina, azken hurbilketa horrek askoz ere informazio gehiago ematen du banakoen ugalketarako baliabideen mobilizazio- eta translokazio-dinamikari buruz (Pradhan *et al.*, 2015). Era berean, gonadak garatzeko behar den energia-kantitatea nabarmen alda daiteke sexuen eta tamainen edo adin-taldearen artean, eta eragina izan dezake indibiduoak energia erabiltzeko dituen ereduetan (Diana & Mackay, 1979; Hirshfield, 1980; Jonsson *et al.*, 1991). Errunaldiaren ostean egoera txarrean geratu diren arrain ugaltzaileen heriotza-arriskua handiagoa izan daiteke (Lambert & Dutil, 2000; Skjæraasen *et al.*, 2012).

Kapitulu honen helburua da Bizkaiko Golkoko antxoa europarren konposizio biokimikoan errunaldirako prestakuntza-aldian izandako aldaketak deskribatzea.

2.2 Material eta Metodoak

Laginak prozesatzea

Azterketa honetan erabilitako antxoa-sorta 2017. urteko martxoan, apirilean eta maiatzean Bizkaiko Golkoko inguraketa-flota komertzialeko arrantzaleek harrapatutako 843 indibiduok osatu zuten guztira. Indibiduo horiek adinaren arabera (1 eta 2 urteko antxoak (ez zen antxoa zaharragorik izan)) eta sexuaren arabera (arrak, emeak eta zehaztugabeak), pisatuak eta neurtuak izan ziren, guztiak tamainaren arabera orokorrean eta hilabeteka banatzeko. Harrapatutako antxoa guztietatik, 430 disezionatu ziren 3 organo ateratzeko: muskulua, gibela eta genitala. Organo bakoitza pisatu eta liofilizatu ondoren (organo bakoitzaren pisu hezea eta pisu lehorra lortzeko), 220 antxoaren hiru organo horiek biokimikoki aztertu ziren.

Disekzioko eta analisi biokimikoetarako erabilitako materiala eta metodologia tesi honetako "Material eta metodo orokorrak" atalean zehaztu dira.

Analisi estatistikoa

Sexuen, adinen eta hilabeteen arteko desberdintasunak kobariantzaren (ANCOVA) eta Student-en "t" testaren edo t-testaren bidez aztertu ziren.

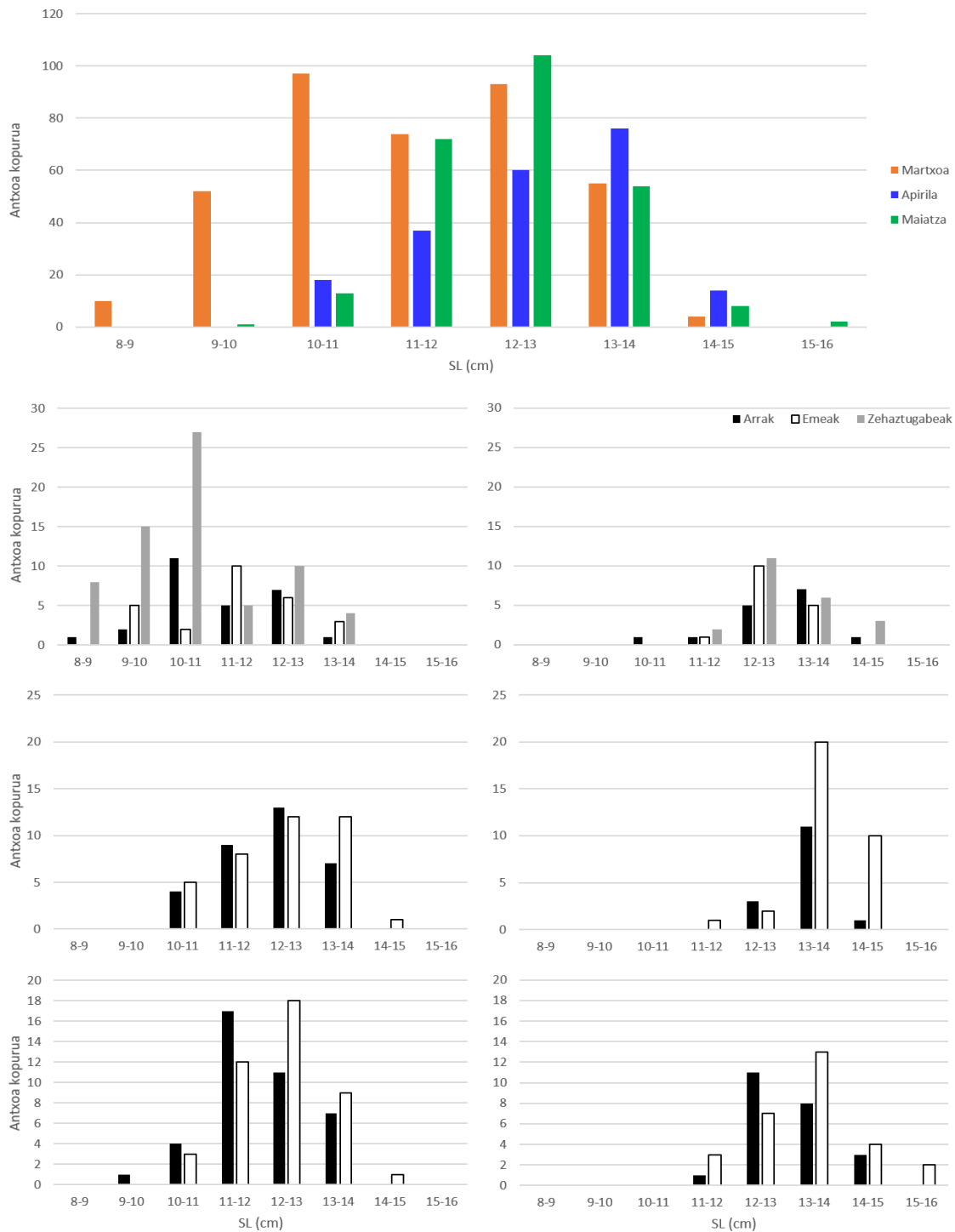
Antxoen hazkundea eta haien konposizio biokimikoaren edo proximalaren ikerketa, aztertutako aldagaien arteko Log – Log erregresioen alometria aztertuz egin zen.

Organo bakoitzaren energia osoa kalkulatzeko, osagai bakoitzaren energia (proteinak, lipidoak eta karbohidratoak) batu zen, tesi honetako M&M atalean deskribatutako osagai biokimiko bakoitzaren energia-baliokideak erabiliz. Azkenik, organo bakoitzaren energia-dentsitatea kalkulatzeko, organo horren energia osoa organo horrek duen materia organikoarekin zatitu zen; esaterako, muskulua energia-dentsitatea, muskulua energia totalaren zati muskulua materia organikoa da.

Ondoren agertzen diren emaitzen informazio osagarri gisa, neurketei dagozkien laginketa bakoitzaren batz besteko $SL \pm Sd$ erabiliz 5 antxoaren ezaugarriak modelatu ziren, gehi laginketa bakoitzaren maximo eta minimo esperimentalak, 1. eta 2. Tauletako erregresioen parametroak erabiliz. Emaitza horiek 2.1. eranskinean ageri dira 1 adineko antxoentzat, eta 2.2. eranskinetan, 2 adinekoentzat. Era berean, modelo guztien parametroak laginetan hartutako antxoen batez besteko pisuari dagokion $SL = 12,4$ cm-ko antxoa baten kasu partikularrari aplikatu zitzaizkion.

2.3. Emaitzak

Neurriak hilabeteka banatzean, martxoko antxoak txikiak zirela ikusi zen. Halaber, ikusi zen zehaztugabeko sexuko indibiduok martxoan baino ez zeudela, batez ere 1 urteko antxoetan, eta maiatzean 2 urteko emeak arrak baino handiagoak zirela (1go Irudia).



1go Irudia. Azterlanean erabilitako antxoan (A), eta arren, emeen eta zehaztu gabeen banaketa, tamaina-tarteen arabera (SL = luzera estandarra), adinaren eta hilabetearen arabera. 1 (B) eta 2 (C) urteko antxoak martxoan, 1 (D) eta 2 (E) urtekoak apirilean eta 1 (F) eta 2 (G) urtekoak maiatzean.

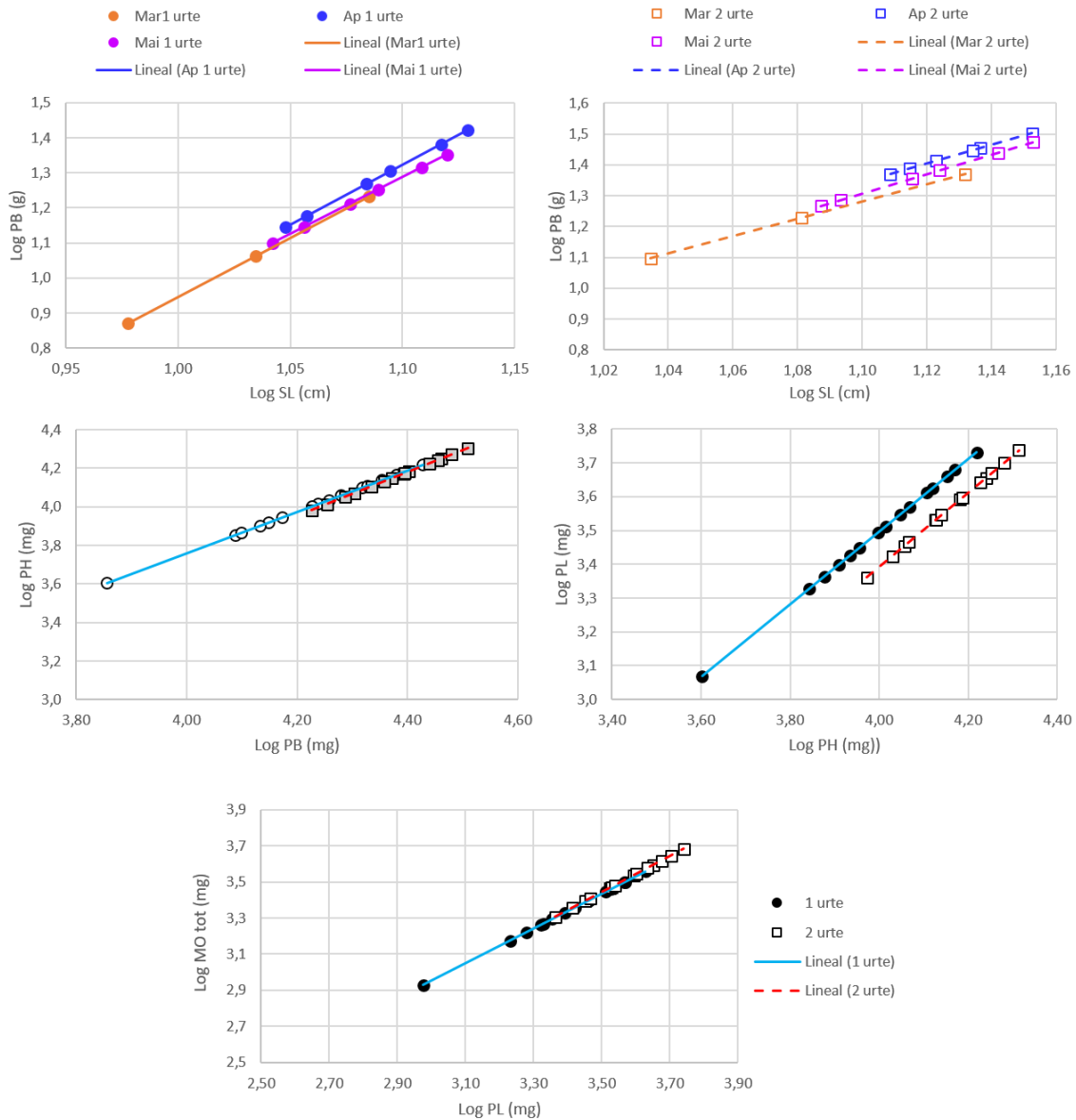
2.3.1 Gorputzaren hazkundera eta organoen garapena

2.3.1.1 Gorputz-hazkundera

Luzeraren eta aldagai grabimetrikoen arteko erlazioak 2-7 irudietan eta 1-5 tauletan ageri dira, adinaren arabera (1 eta 2 urteko antxoak) berezita, erregresio linealen parametroen balioak nabarmen desberdinak izan baitziren adinen arabera ($p < 0,05$). Salbuespen bakarra UA-MO eta

UA-KH erregresio logaritmiko bikoitzetan aurkitu zen, biak MO totalarekiko. Bestalde, erregresioen parametroek hilabete edo sexuen arteko alde esanguratsuak izan zituztenean, emaitzak bereizita erakutsiko dira, hilabetearen edo sexuaren arabera. Martxoan, ez zen alde nabarmenik izan aztertutako aldagaien parametro bakar batean ere ez ugal-aparatua garatzen dagoeneko hasita zeuden antxoetan (sexua bereiz zitekeen) ez eta ugal-organo hasiberriak zituzten antxoetan; beraz, hilabete horretan arrantzatutako antxoak sexuaren aldagaia kontuan hartu gabe tratatu ziren.

2. Irudian eta 1go Taulan ikus daiteke PBa hiperalometrikoki aldatu zela luzera estandarrarekiko ($b > 3$), salbu 2 urteko apirileko antxoetan, non erlazioa isometrikoa izan baitzen ($b = 3$) eta 2 urteko martxokoetan, non erlazioa zertxobait hipoalometrikoa izan baitzen ($b < 3$). Era berean, PHaren eta PBaren eta, PLaren eta PHaren arteko erregresio logaritmiko bikoitzek, erlazio ez-isometrikoak erakutsi zituzten kasu guztietan, 1 baino malda handiagoarekin (hiperalometrikoak). Hau da, aztertutako 3 organoetan, PHa PBa baino gehiago handitu zen proportzionalki eta PLa PHa baino gehiago, antxoak haztean. 3 organoen MOaren eta dagokion PLaren arteko erlazioa ez zen isometrikoa izan 1 adineko antxoetan, kasu honetan alometria negatiboa edo hipoalometrikoa izan zen, erregresioaren malda 1 baino txikiagoa izan baitzen. Aitzitik, erlazio hori bera isometrikoa izan zen 2 urteko antxoetan. Hau da, antxoak haztean, urte bateko antxoetan materia organikoaren hazkundera proportzionalki txikiagoa izan zen 3 organoen pisu lehorraren gehikuntza baino; 2 urteko antxoetan, aldiz, materia organikoaren gehikuntza pisu lehorraren igoeraren proportzio berean gertatu zen. 2 urte zituzten antxoaren erregresioaren malda urte betekoena baino handiagoa denez, ondoriozta daiteke ezen, luzera berdina handitzean, 2 urteko antxoek proportzioan materia organiko gehiago metatu zutela gazteenek baino.



2. Irudia. Luzera estandarraren (SL), pisu biziaren (PB), pisu hezearen (PH), pisu lehorraren (PL) eta materia organiko totalaren (MO) arteko erlazio logaritmikoak 1 eta 2 urteko antxoetan, hilabeteka. Erregresioen ekuazioak 1go Taulan ageri dira. Grafikak egiteko erabili diren aldagai askeen balioak aldagai bakoitzaren martxoko, apirilko eta maiatzeko batezbestekoei eta desbiderapen estandarrei dagozkie, sexu biak kontuan hartuta.

1go Taula: Luzera estandarren (SL), pisu biziaren (PB), pisu hezearen (PH), pisu lehorraren (PL) eta materia organiko totalaren (MO tot) arteko erlazioak 1 eta 2 urteko antxoetan, hilabete eta sexuaren arabera. n: aztertutako banakoen kopurua. a eta b: 2. irudiko $y = a + bx$ (y vs x) ekuazioko gaiak. r²: korrelazio-koefizientea. p: adierazgarritasun-maila. Gelaxka grisa: erlazio lineal hipoalometrikoa.

Antxoak 1 urte	Hilabetea	n	a	b	r ²	p	Isometria (p)
Log PB (g) vs Log SL (cm)	Martxoa	122	-2,425 ± 0,044	3,371 ± 0,042	0,981	<0,0001	Ez (<0,0001)
	Apirila	71	-2,428 ± 0,016	3,410 ± 0,107	0,937	<0,0001	Ez (<0,0001)
	Maiatza	83	-2,268 ± 0,125	3,232 ± 0,115	0,907	<0,0001	Ez (<0,05)
Log PH (mg) vs Log PB (mg)	Denak	276	-0,536 ± 0,031	1,074 ± 0,007	0,983	<0,0001	Ez (<0,0001)
Log PL (mg) vs Log PH (mg)	Denak	276	-0,800 ± 0,017	1,050 ± 0,004	0,995	<0,0001	Ez (<0,0001)
Log MO tot (mg) vs Log PL (mg)	Denak	129	0,053 ± 0,034	0,966 ± 0,010	0,986	<0,0001	Ez (<0,0001)
Antxoak 2 urte							
Log PB (g) vs Log SL (cm)	Martxoa	50	-1.802 ± 0.187	2.803 ± 0.170	0.851	<0.0001	Ez (<0,0001)
	Apirila	46	-1.993 ± 0.336	3.033 ± 0.297	0.703	<0.0001	Bai (<0,0001)
	Maiatza	52	-2.156 ± 0.145	3.148 ± 0.129	0.922	<0.0001	Ez (<0,0001)
Log PH (mg) vs Log PB (mg)	Denak	148	-0.836 ± 0.094	1.140 ± 0.021	0.951	<0.0001	Ez (<0,0001)
Log PL (mg) vs Log PH (mg)	Denak	148	-1.017 ± 0.050	1.102 ± 0.012	0.983	<0.0001	Ez (<0,0001)
Log MO tot (mg) vs Log PL (mg)	Denak	85	-0.051 ± 0.030	0.998 ± 0.008	0.994	<0.0001	Bai (0,2264)

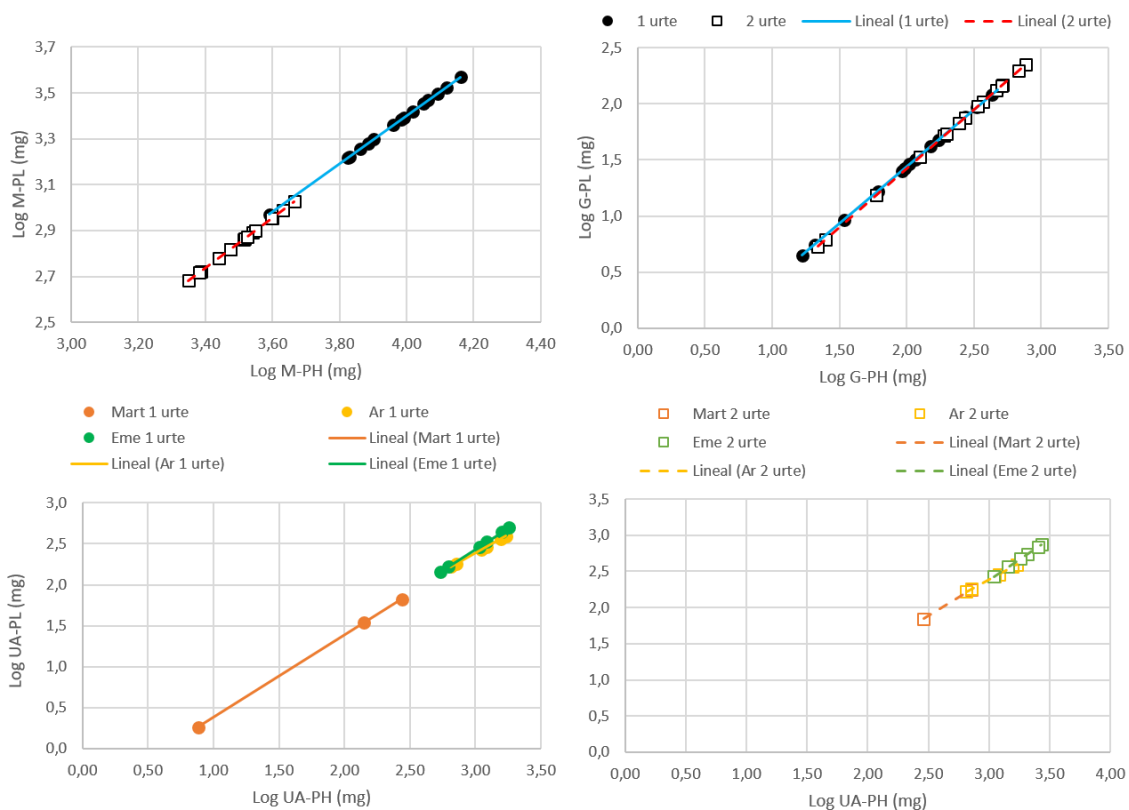
2.3.1.2 Organoen garapena

Muskuluaren eta gibelaren PLaren eta PHaren arteko erlazioak hiperalometrikoak izan ziren, eta ez zuten desberdintasunik izan sexuen eta hilabeteen artean; hala ere, genitalenak bai, desberdintasunak izan zituzten (3. Irudia eta 2. Taula). Azken horiek ez zuten eredu argirik jarraitu: martxoko bi adinen eta 1 urteko antxoa emeen isometrikoetatik, 1 urteko arren hipoalometria eta 2 urteko emeen hiperalometrietarainoko aldagarritasuna erakutsi zuten.

Muskulan, M-PLaren eta M-PHaren arteko erregresio logaritmiko bikoitzek (3. Irudia eta 2. Taula) erlazio hiperalometrikoak adierazi zituzten ($b > 1$) bi adinetako antxoetan. Hau da, bietan antxoa handienen miozitoetan materia lehorraren proportzioa antxoa txikienetan baino handiagoa izan zen. Horren ondorioz, antxoa handien muskuluaren hidratazio-portzentajea antxoa txikiena baino txikiagoa izan zen.

Gibelean, muskuluko miozitoetan bezala, pisu hezearen eta pisu lehorraren arteko erlazioetan behatutako hiperalometriek (3. Irudia eta 2. Taula) adierazi zuten antxoa handietako hepatozitoetan materia lehorraren proportzioa handiagoa zela antxoa txikietako hepatozitoetan baino.

Aldiz, ugal-aparatuaren kasuan, erregresioak (3. Irudia eta 2. Taula) erakutsi zuen 1 urteko arrentzat erlazioa hipoalmetrikoa zela. Horrek adierazi zuen indibiduoak zenbat eta handiagoa izan, ugal-aparatuaren pisu lehorrak organo horren PHaren frakzio gero eta txikiagoa azaldu zuela. Martxoko antxoetan eta emeen kasuan, aldiz, erregresioa isometrikoa izan zen. 2 urteko antxoetan kasuan, erlazioa martxoan isometrikoa izatetik hiperalometrikoa izatera pasatu zen gainerako hilabeteetan, bai arretan bai emeetan.



3. Irudia. 1 eta 2 adineko antxoen pisu hezearen (PH) eta pisu lehorraren (PL) arteko logaritmo bikoitzezko erlazioak, muskuluan (M), gibelean (G) eta ugal-aparatuan (UA), hilabeteka eta sexuka. Erregresio linealen ekuazioak 2. taulan ageri dira. Grafikak egiteko erabili diren aldagai askeen balioak aldagai bakoitzaren martxoko, apirilko eta maiatzeko batezbestekoei eta desbiderapen estandarrei dagozkie, sexu biak kontuan hartuta.

2. Taula: 1 eta 2 urteko antxoen pisu hezearen (PH) eta pisu lehorraren (PL) arteko erlazioak muskuluan (M), gibelean (G) eta ugal-aparatuan (UA), hilabete eta sexuaren arabera. n: aztertutako banakoen kopurua. a eta b: 3. irudiko $y = a + bx$ (y vs x) ekuazioko gaiak. r²: korrelazio-koefizientea. p: adierazgarritasun-maila. Gelaxka grisa: erlazio lineal hipotalometrikoa.

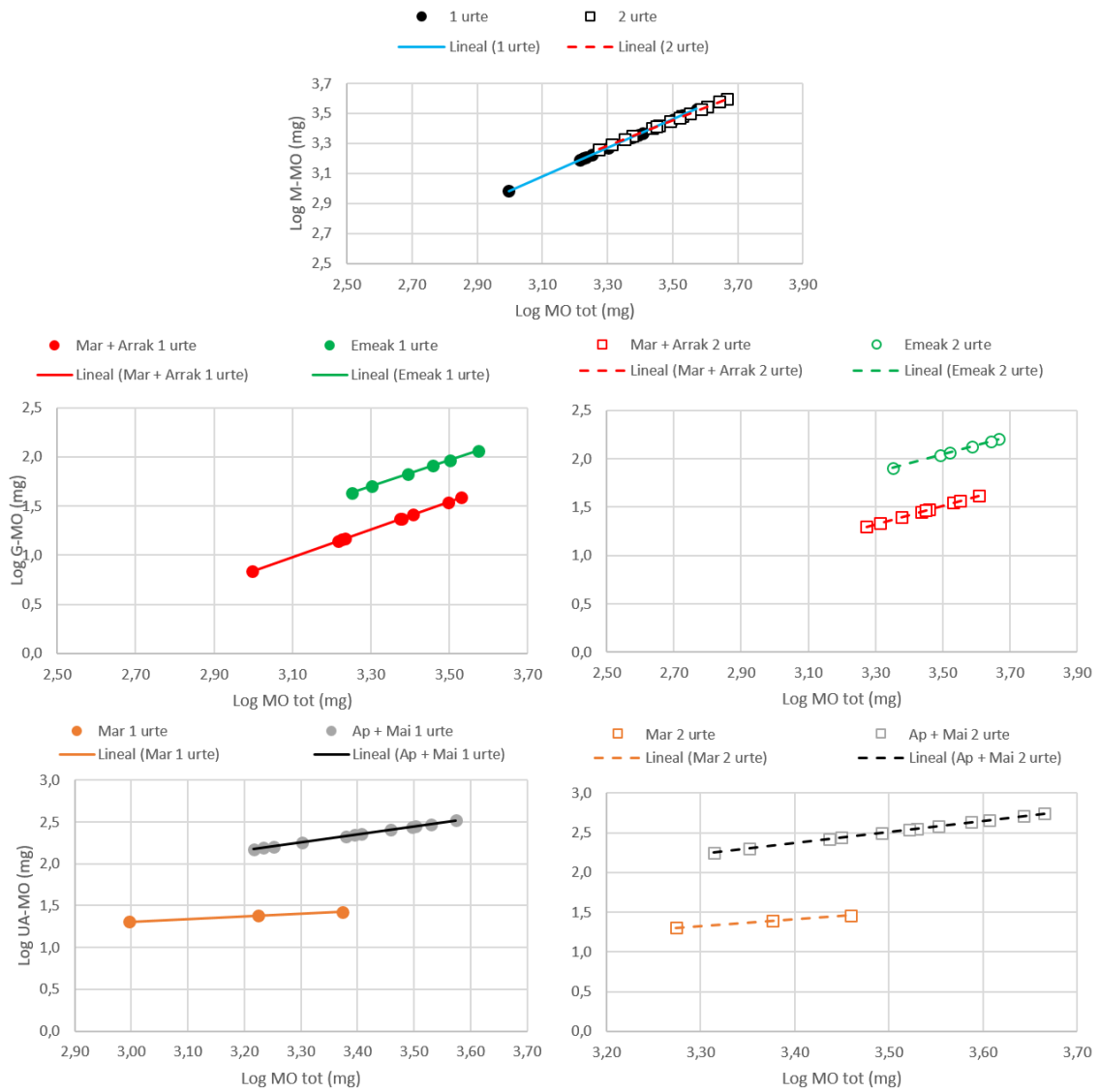
Antxoak 1 urte		Hilabete/Sexu	n	a	b	r ²	P	Isometria (p)
Log M-PL (mg) vs Log M-PH (mg)		Denak	276	-0,796 ± 0,019	1,049 ± 0,005	0,997	<0,0001	Ez (<0,0001)
Log G-PL (mg) vs Log G-PH (mg)		Denak	276	-0,593 ± 0,013	1,016 ± 0,006	0,994	<0,0001	Ez (<0,0001)
Log UA-PL (mg) vs Log UA-PH (mg)		Martxoa	122	-0,626 ± 0,015	1,005 ± 0,008	0,997	<0,0001	Bai (0,4715)
		Arrak	71	-0,325 ± 0,039	0,904 ± 0,013	0,993	<0,0001	Ez (<0,0001)
		Emeak	83	-0,660 ± 0,056	1,032 ± 0,019	0,987	<0,0001	Bai (0,0905)
Antxoak 2 urte								
Log M-PL (mg) vs Log M-PH (mg)		Denak	148	-0,980 ± 0,056	1,093 ± 0,014	0,988	<0,0001	Ez (<0,0001)
Log G-PL (mg) vs Log G-PH (mg)		Denak	148	-0,675 ± 0,018	1,049 ± 0,008	0,996	<0,0001	Ez (<0,0001)
Log UA-PL (mg) vs Log UA-PH (mg)		Martxoa	50	-0,653 ± 0,033	1,015 ± 0,015	0,995	<0,0001	Bai (0,3293)
		Arrak	19	-0,979 ± 0,196	1,126 ± 0,060	0,943	<0,0001	Ez (<0,05)
		Emeak	28	-0,999 ± 0,120	1,128 ± 0,037	0,974	<0,0001	Ez (<0,0001)

4. Irudian eta 3. Taulan ikus daitekeenez, muskuluan M-MO ez zen isometrikoki aldatu MO totalarekiko, erlazio hipotalometrikoa izan zen bi adinetako antxoetan. Horrek esan nahi zuen proportzioan M-MOren pisu-igoera MO totalaren igoera grabimetrikoa baino txikiagoa izan zela

proporzioan. Hipoalometria hori nabarmenagoa izan zen 2 urteko antxoetan 1 urteko antxoetan baino.

Gibelari dagokionez, G-MOren eta antxoaren MO totalaren arteko erlazioa aldatu egin zen harrapatutako hilabetearen eta banakoaren sexuaren arabera (4. Irudia eta 3. Taula). 1 urteko antxoetan, erlazioa beti izan zen hiperalometrikoa ($b=1,3$). Martxoko erlazio hiperalometrikoa, bi sexuetako ugaltza aparatu oraindik oinarritzko garapen-egoeran zegoenean, arretan aldatu gabe mantendu zen. Hala, martxoko banako guztiek eta apirileko eta maiatzeko arrek osatutako multzoan, $b = 1,410 \pm 0,141$ balioa hartu zuen G-MOaren eta MoO totalaren arteko erregresio logaritmiko bikoitzaren maldak. Emeetan, ordea, malda pixka bat jaitsi zen, $b = 1,325 \pm 0,155$ baliora iritsi arte eta balio horretan iraun zuen apirilean eta maiatzean. Bi urteko antxoetan, martxoko banako guztiek eta apirileko eta maiatzeko arrek malda berdina zuten ($0,956 \pm 0,284$), eta malda pixka bat txikiagoa apirileko eta maiatzeko emeek ($b = 0,938 \pm 0,202$), baina kasu horretan, erlazioak isometrikoak izan ziren.

Ugaltza aparatuan alde nabarmenak hauteman ziren martxoaren eta beste hilabete bien artean, baita sexu bien artean ere (4. Irudia eta 3. Taula). Martxoan, UA-MO eta MO totala hipoalometrikoki aldatu ziren 1 urteko antxoetan, baina erlazioa isometriko bihurtu zen apirilean eta maiatzean. 2 urteko antxoetan, ordea, UA-MOren eta MO totalaren arteko erlazioa isometrikoa izaten hasi zen martxoan, baina apirilean eta maiatzean oso hiperalometrikoa izatera pasatu zen, $b=1,4$ maldarekin.



4. Irudia. Muskuluko (M), gibeiko (G) eta ugal-aparatuko (UA) materia organikoaren (MO) eta materia organiko totalaren (MO tot) arteko logaritmo bikoitzezko erlazioak 1 eta 2 adineko antxoetan, hilabete eta sexuaren arabera. 3. taulan ageri dira erregresio linealen ekuazioak. Grafikak egiteko erabili diren aldagai askeen balioak aldagai bakoitzaren martxoko, apirilko eta maiatzeko batezbestekoei eta desbiderapen estandarrei dagozkie, sexu biak kontuan hartuta.

3. Taula: 1 eta 2 adineko antxoen materia organikoaren (MO), muskuluko (M), gibelesko (G) eta ugal-aparatuko (UA) materia organikoaren (MO) eta materia organiko totalaren (MO tot) arteko logaritmo bikoitzezko erlazioak, hilabeteka eta sexuka. n: aztertutako banakoen kopurua. a eta b: 4. irudiko $y = a + bx$ (y vs x) ekuazioko gaiak. r^2 : korrelazio-koefizientea. p: adierazgarritasun-maila. Gelaxka grisa: erlazio lineal hipotalometrika.

Antxoak 1 urte	Hilabete/Sexu	n	a	b	r²	P	Isometria (p)
Log M-MO (mg) vs Log MO tot (mg)	Denak	129	0,158 ± 0,036	0,943 ± 0,011	0,984	<0,0001	Ez (<0,0001)
Log G-MO (mg) vs Log MO tot (mg)	Martxoa + Arrak	74	-3,391 ± 0,461	1,410 ± 0,141	0,580	<0,0001	Ez (<0,05)
	Emeak	35	-2,673 ± 0,528	1,325 ± 0,155	0,689	<0,0001	Ez (<0,05)
Log UA-MO (mg) vs Log MO tot (mg)	Martxoa	34	0,361 ± 1,130	0,315 ± 0,352	0,024	0,3774	Ez (0,057)
	Apirila + Maiatza	61	-0,918 ± 0,349	0,961 ± 0,103	0,598	<0,0001	Bai (0,7066)
Antxoak 2 urte							
Log M-MO (mg) vs Log MO tot (mg)	Denak	85	0,469 ± 0,069	0,853 ± 0,020	0,957	<0,0001	Ez (<0,0001)
Log G-MO (mg) vs Log MO tot (mg)	Martxoa + Arrak	46	-1,831 ± 0,971	0,956 ± 0,284	0,204	<0,001	Bai (0,066)
	Emeak	28	-1,237 ± 0,716	0,938 ± 0,202	0,455	<0,0001	Bai (0,0959)
Log UA-MO (mg) vs Log MO tot (mg)	Martxoa	23	-1,486 ± 2,780	0,852 ± 0,826	0,048	0,3142	Bai (0,5987)
	Apirila + Maiatza	47	-2,400 ± 0,412	1,403 ± 0,117	0,763	<0,0001	Ez (<0,0001)

2.3.2 Errute aurreko konposizio proximala

Muskulua

Muskuluaren osagai biokimikoek M-MOrekiko dituzten erlazioak aztertuz (5. Irudia eta 4. Taula), 1 urteko antxoaren muskuluko karbohidratoak (M-KH) bakarrik aldatu ziren muskuluetako materia organikoen proportzio berean (isometrikoki).

Bi adinetako antxoaren muskuluko proteinen hipoalometria argia muskuluaren bigarren osagai ugarienak, lipidoek, konpentsatu zuen. 2 urteko emeen kasuan, lipidoek karbohidratoen hipoalometria ere konpentsatu zuten.

Gibela

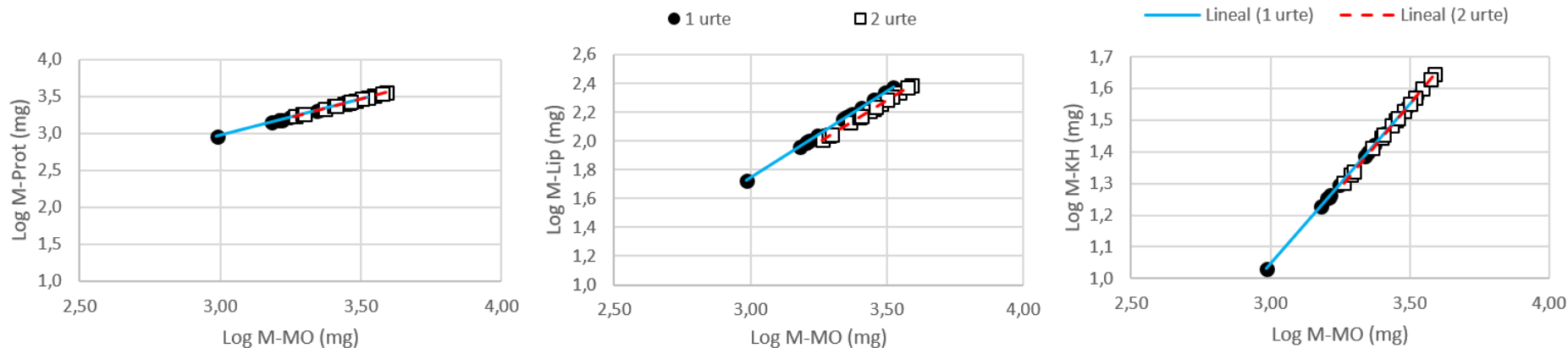
Gibelaren osagai biokimikoen edukiaren eta G-MOaren arteko erlazioa hipoalometrikoa izan zen lipidoetarako, eta hiperalometrikoa beste bi osagaietarako (6. Irudia eta 5. Taula). Osagai biokimiko bakoitzaren edukiaren proportzionaltasun-aldaketa, G-MO edukiarekiko, osagaiaren izaera kimikoaren mende zegoela zirudien ia eskusiboki, eta antxoaren sexuarekiko eta harrapaketa-unearekiko independente, nahiz eta proportzionaltasun hori zertxobait desberdina izan antxoaren adinaren arabera.

Hala, bi adin horietako antxoaren gibleko lipidoen edukia nabarmen hipoalometrikoa izan bazen ere G-MOrekiko, 2 urtekoetan nabarmenagoa izan zen. Proteinaren eta karbohidratoen edukiek erlazio zertxobait hiperalometrikoak izan zituzten, antxoaren adinarekiko mendekotasun eredu argirik gabe.

Genitala

7. Irudian eta 6. Taulan ikus daitekeenez, genitaletakiko erlazio isometriko bakarra 1 urteko antxoaren karbohidratoen kasuan gertatu zen. Proteinaren kasuan, beren maldaren ondorioz, antxoa handienak gainerako osagaiak baino gehiago aberasten zirela proteinatan ikusi zen. Hiperalometria horiek orekatu egin ziren lipidoekin ($b = 0.705 \pm 0.021$ eta $b = 0.793 \pm 0.023$, hurrenez hurren, 1 eta 2 urteko antxoetan).

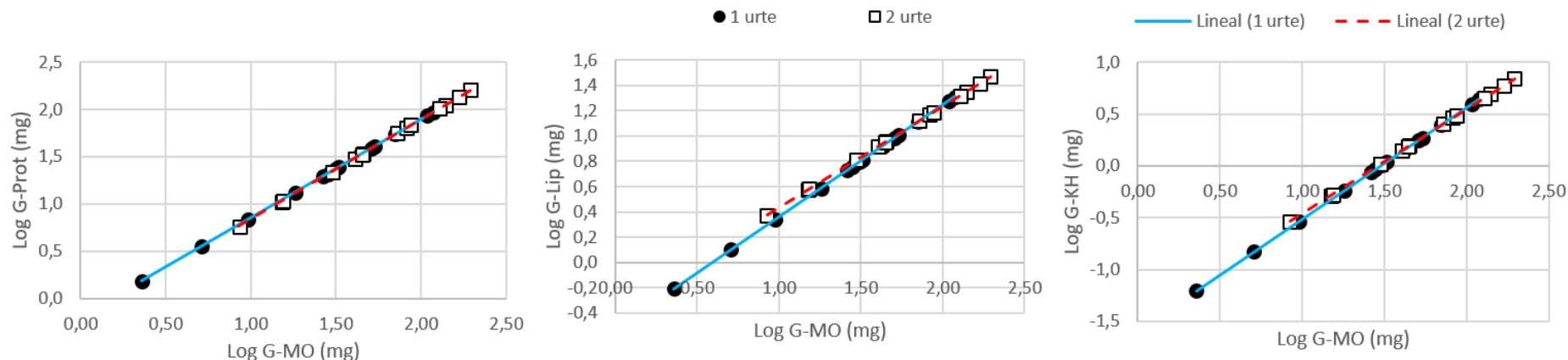
Esan behar da genitalean proteinatan aberastea, hein batean edo erabat, lipido-edukiaren pobretzearekin konpentsatu zela. Karbohidratoen, genitalaren osagai biokimiko minoritarioa, eta haien UA-MOaren arteko erlazioak ez zuen eredu argirik izan, 1 urteko antxoetan isometrikoki aldatu baitziren, bai arretan, bai apirileko eta maiatzeko emeetan, eta 2 urteko antxoetan hiperalometrikoak.



5. Irudia. Muskuluaren materia organikoaren (M-MO) eta haren osagai biokimikoen arteko erlazio logaritmikoak, 1 eta 2 adineko antxoetan. Prot: proteinak; Lip: lipidoak; KH: karbohidratoak. Erregresio linealen ekuazioak 4. taulan ageri dira. Grafikak egiteko erabili diren aldagai askeen balioak aldagai bakoitzaren martxoko, apirilko eta maiatzeko batezbestekoei eta desbiderapen estandarrei dagozkie, sexu biak kontuan hartuta..

4. Taula: Osagai biokimikoen eta materia organikoaren arteko logaritmo bikoitzezko erlazioa antxoaren muskuluan (1 eta 2 urte), hilabete eta sexuaren arabera. M-MO: Muskuluaren materia organikoa; Prot: proteinak; Lip: lipidoak; KH: karbohidratoak. n: aztertutako banakoen kopurua. a eta b: 5. irudiko $y = a + bx$ (y vs x) ekuazioko gaiak; r²: korrelazio-koefizientea. p: adierazgarritasun-maila. Gelaxka grisa: erlazio lineal hipoalometrikoa.

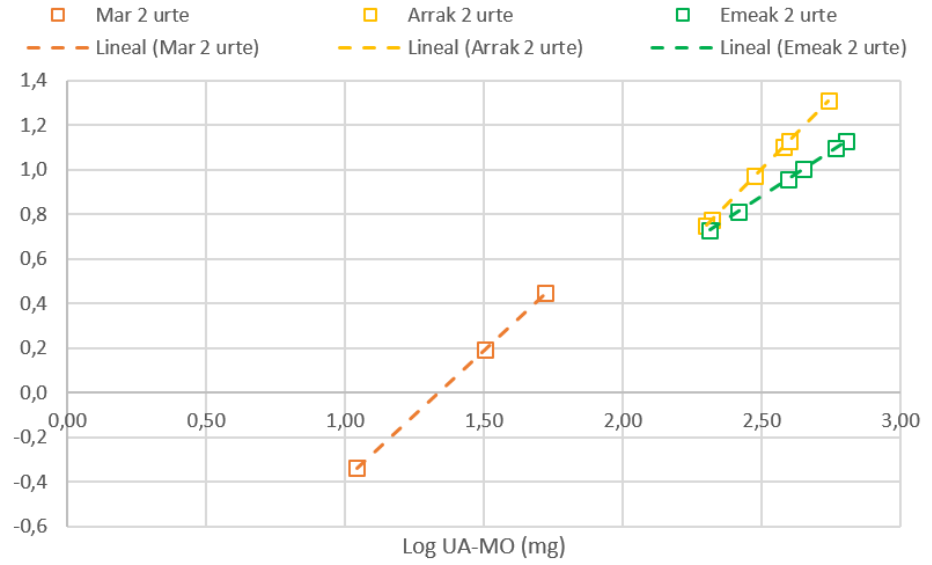
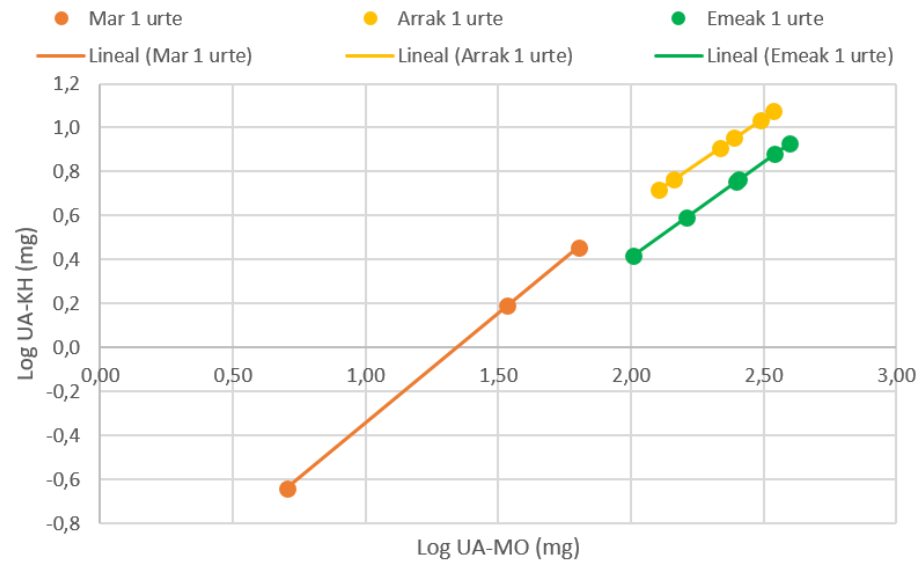
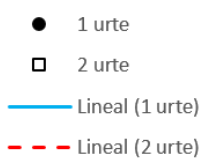
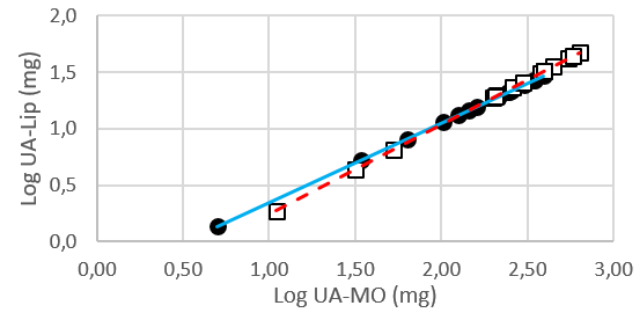
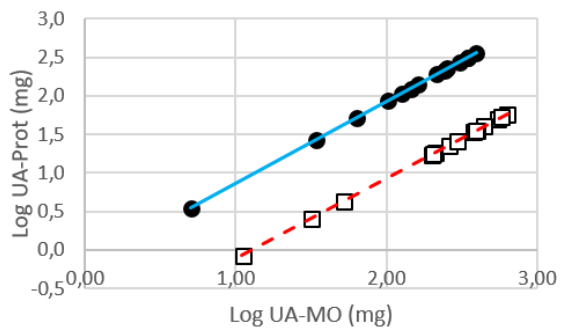
Antxoak 1 urte	Hilabetea/Sexua	n	a	b	r ²	p	Isometria (p)
Log M-Prot (mg) vs Log M-MO (mg)	Denak	129	0,014 ± 0,012	0,985 ± 0,004	0,998	<0,0001	Ez (<0,0001)
Log M-Lip (mg) vs Log M-MO (mg)	Denak	129	-1,884 ± 0,166	1,208 ± 0,051	0,817	<0,0001	Ez (<0,0001)
Log M-KH (mg) vs Log M-MO (mg)	Denak	129	-1,998 ± 0,178	1,014 ± 0,054	0,733	<0,0001	Bai (0,7987)
Antxoak 2 urte							
Log M-Prot (mg) vs Log M-MO (mg)	Denak	85	0,019 ± 0,022	0,984 ± 0,006	0,997	<0,0001	Bai (0,3755)
Log M-Lip (mg) vs Log M-MO (mg)	Denak	85	-1,816 ± 0,204	1,171 ± 0,059	0,826	<0,0001	Ez (<0,0001)
Log M-KH (mg) vs Log M-MO (mg)	Denak	85	-2,118 ± 0,421	1,048 ± 0,123	0,467	<0,0001	Bai (<0,0001)



6. Irudia. Gibleko materia organikoaren (G-MO) eta haren osagai biokimikoen arteko logaritmo bikoitzezko erlazioak, 1 eta 2 adineko antxoetan. Prot: proteinak; Lip: lipidoak; KH: karbohidratoak. Erregresio linealen ekuazioak 5. taulan ageri dira. Grafikak egiteko erabili diren aldagai askeen balioak aldagai bakoitzaren martxoko, apirileko eta maiatzeko batezbestekoei eta desbiderapen estandarrei dagozkie, sexu biak kontuan hartuta.

5. Taula: Osagai biokimikoen eta materia organikoaren arteko logaritmo bikoitzezko erlazioa antxoan gibelean (1 eta 2 urte), hilabete eta sexuaren arabera. G-MO: Gibelaren materia organikoa; Prot: proteinak; Lip: lipidoak; KH: karbohidratoak. n: aztertutako indibiduen kopurua. a eta b: 5. irudiko $y = a + bx$ (y vs x) ekuazioko gaiak; r²: korrelazio-koefizientea. p: adierazgarritasun-maila. Gelaxka grisa: erlazio lineal hipotalometrikoa.

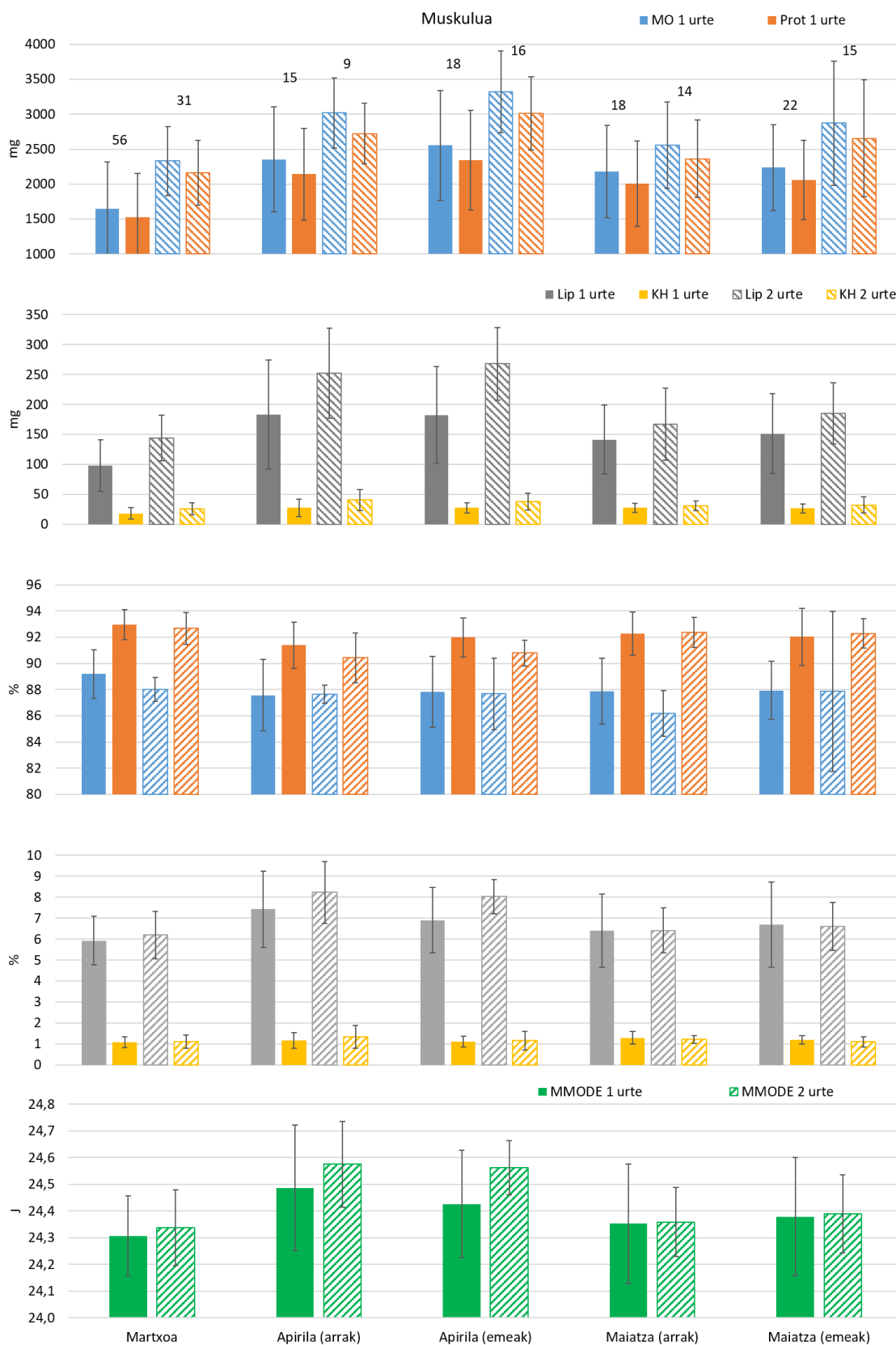
Antxoak 1 urte	Hilabetea/Sexua	N	a	b	r ²	p	Isometria (p)
Log G-Prot (mg) vs Log G-MO (mg)	Denak	109	-0,188 ± 0,016	1,041 ± 0,011	0,988	<0,0001	Ez (<0,0001)
Log G-Lip (mg) vs Log G-MO (mg)	Denak	109	-0,525 ± 0,045	0,886 ± 0,031	0,886	<0,0001	Ez (<0,0001)
Log G-KH (mg) vs Log G-MO	Denak	109	-1,589 ± 0,036	1,075 ± 0,025	0,946	<0,0001	Ez (<0,05)
Antxoak 2 urte							
Log G-Prot (mg) vs Log G-MO (mg)	Denak	74	-0,219 ± 0,023	1,057 ± 0,013	0,968	<0,0001	Ez (<0,0001)
Log G-Lip (mg) vs Log G-MO (mg)	Denak	74	-0,367 ± 0,073	0,801 ± 0,042	0,832	<0,0001	Ez (<0,0001)
Log G-KH (mg) vs Log G-MO	Denak	74	-1,470 ± 0,072	1,009 ± 0,042	0,890	<0,0001	Bai (<0,0001)



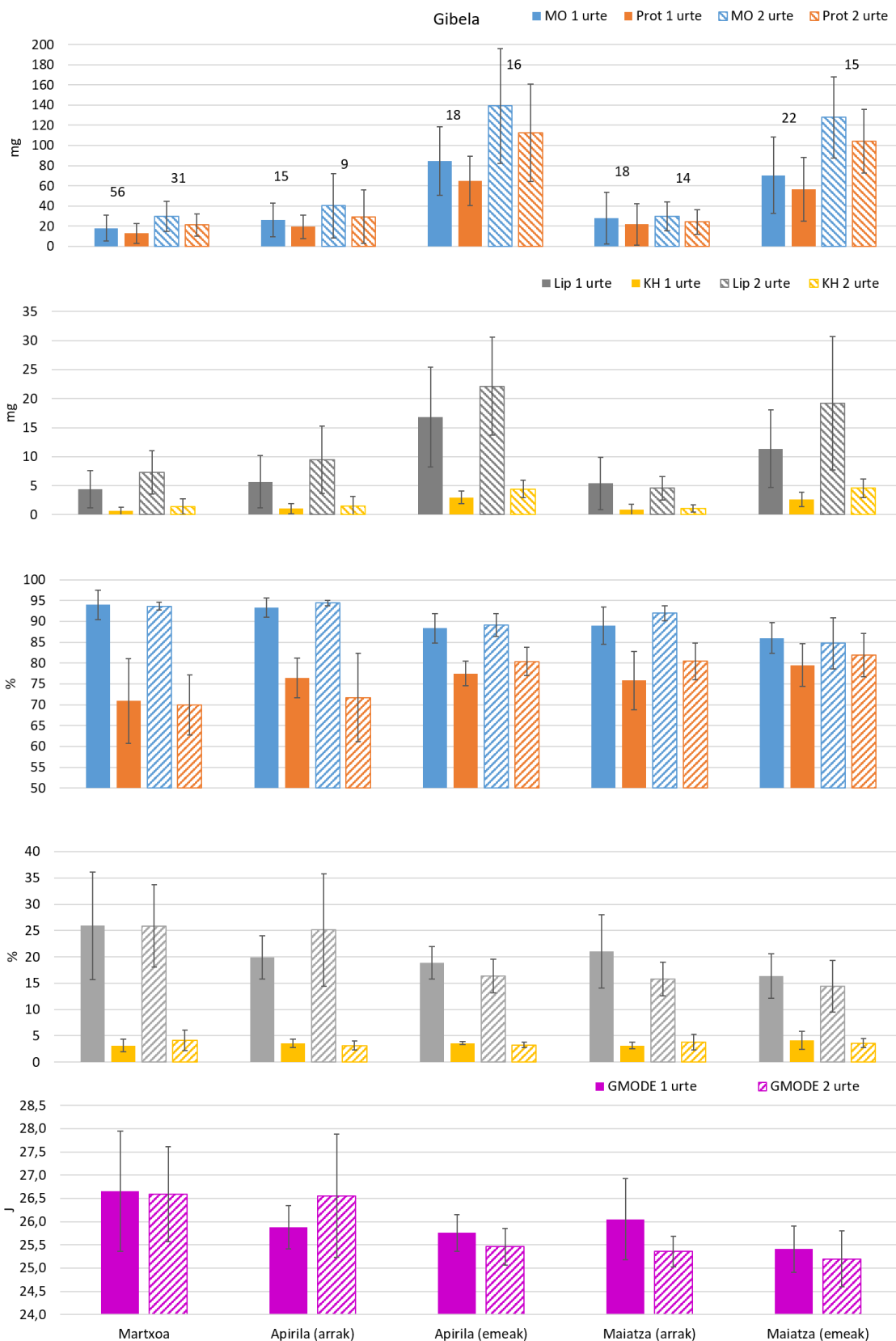
7. Irudia. Ugal-aparatuaren materia organikoaren (UA-MO) eta haren osagai biokimikoen arteko logaritmo bikoitzeko erlazioak, 1 eta 2 adineko antxoetan. Prot: proteinak; Lip: lipidoak; KH: karbohidratoak. Erregresio linealen ekuazioak 6. taulan ageri dira. Grafikak egiteko erabili diren aldagai askeen balioak aldagai bakoitzaren martxoan, apirilko eta maiatzeko batezbestekoei eta desbiderapen estandarrei dagozkie, sexu biak kontuan hartuta.

6. Taula: Osagai biokimikoen eta materia organikoaren arteko logaritmo bikoitzezko erlazioa antxoen ugai-apatuan (1 eta 2 urte), hilabete eta sexuaren arabera. UA-MO: Ugai-apatuaren materia organikoa; Prot: proteinak; Lip: lipidoak; KH: karbohidratoak. n: aztertutako indibiduen kopurua. a eta b: 5. irudiko $y = a + bx$ (y vs x) ekuazioko gaiak; r²: korrelazio-koefizientea. p: adierazgarritasun-maila. Gelaxka grisa: erlazio lineal hipotalometrika.

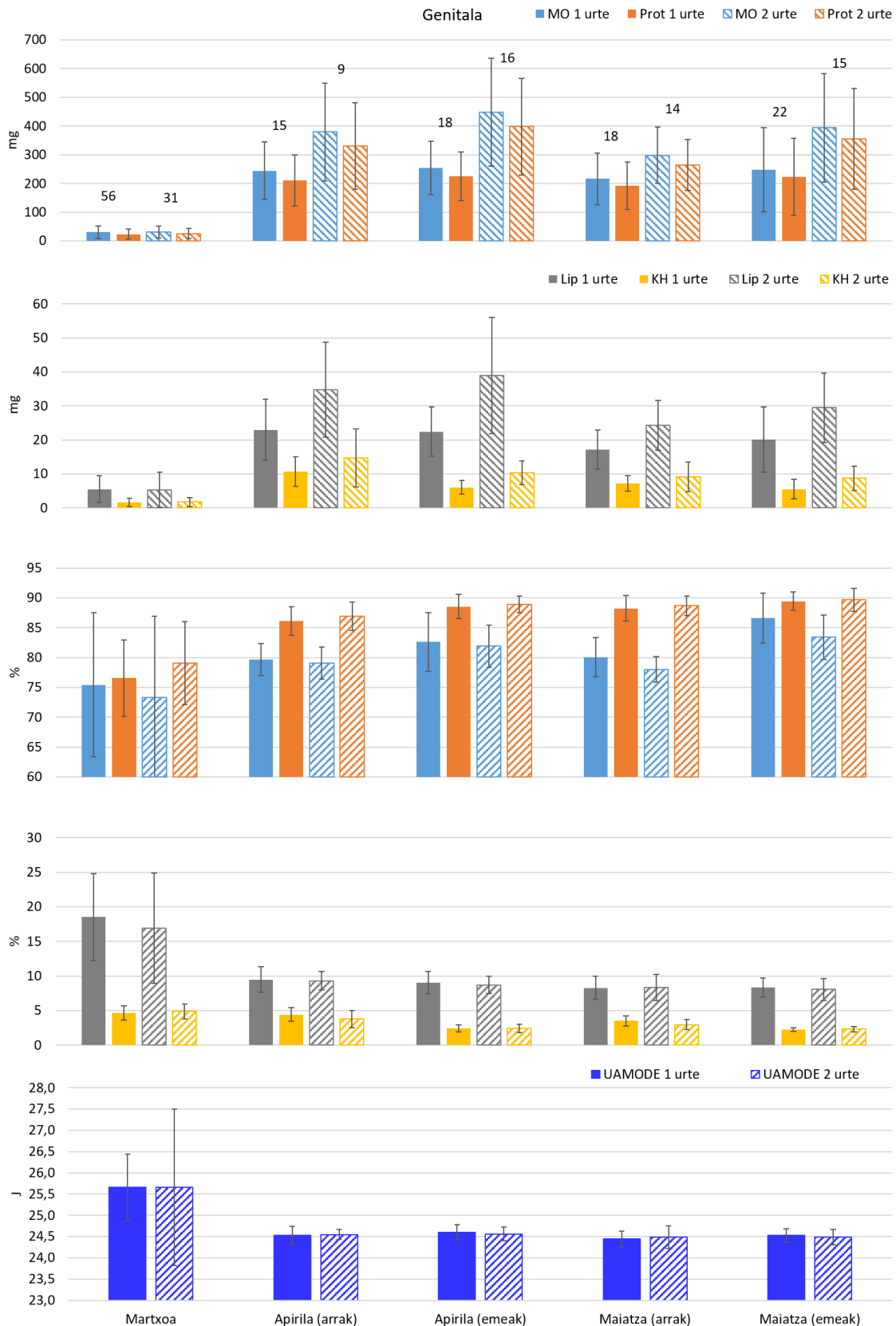
Antxoak 1 urte	Hilabetea/Sexua	n	a	b	r²	p	Isometria (p)
Log UA-Prot (mg) vs Log UA-MO (mg)	Denak	96	-0,199 ± 0,010	1,061 ± 0,005	0,995	<0,0001	Ez (<0,0001)
Log UA-Lip (mg) vs Log UA-MO (mg)	Denak	96	-0,361 ± 0,043	0,705 ± 0,021	0,923	<0,0001	Ez (<0,0001)
Log UA-KH (mg) vs Log UA-MO (mg)	Martxoa	35	-1,337 ± 0,060	0,995 ± 0,041	0,946	<0,0001	Bai (0,2221)
	Arrak	27	-1,011 ± 0,284	0,822 ± 0,122	0,646	<0,0001	Bai (0,1561)
	Emeak	34	-1,327 ± 0,159	0,869 ± 0,067	0,842	<0,0001	Bai (0,0609)
Antxoak 2 urte							
Log UA-Prot (mg) vs Log UA-MO (mg)	Denak	70	-0,162 ± 0,009	1,043 ± 0,004	0,999	<0,0001	Ez (<0,0001)
Log UA-Lip (mg) vs Log UA-MO (mg)	Denak	70	-0,550 ± 0,052	0,793 ± 0,023	0,945	<0,0001	Ez (<0,0001)
Log UA-KH (mg) vs Log UA-MO (mg)	Martxoa	23	-1,539 ± 0,071	1,153 ± 0,050	0,963	<0,0001	Ez (<0,0001)
	Arrak	19	-2,175 ± 0,438	1,272 ± 0,175	0,756	<0,0001	Ez (<0,0001)
	Emeak	28	-1,132 ± 0,186	0,806 ± 0,072	0,830	<0,0001	Ez (<0,0001)



8. Irudia: Materia organikoaren (MO), proteinen (Prot), lipidoen (Lip), karbohidratoen (CH) eta muskuluko materia organikoarekiko dentsitate energetikoaren (MMODE) batezbestekoak, desbiderapen estandarrak eta ehunekoak, 1 eta 2 urteko antxoetan, hilabete eta sexu bakoitzeko. MOaren ehunekoa MO totalarekiko da, baina Prot-en, Lip-en eta CH-en ehunekoa organo bakoitzari dagokion MOarekiko da. Zutabeen gainean erakutsitako zenbakiak aztertutako antxoan kopurua adierazten dute.



9. Irudia: Materia organikoaren (MO), proteinen (Prot), lipidoen (Lip), karbohidratoen (CH) eta gibekeko materia organikoarekiko dentsitate energetikoaren (GMODE) batezbestekoak, desbiderapen estandarrak eta ehunekoak, 1 eta 2 urteko antxoetan, hilabete eta sexu bakoitzeko. MOaren ehunekoa MO totalarekiko da, baina Prot-en, Lip-en eta CH-en ehunekoa organo bakoitzari dagokion MOarekiko da. Zutabeen gainean erakutsitako zenbakiak aztertutako antxoan kopurua adierazten dute.



10. Irudia: Materia organikoaren (MO), proteinen (Prot), lipidoen (Lip), karbohidratoen (CH) eta ugal-aparatuko materia organikoarekiko dentsitate energetikoaren (UAMODE) batezbestekoak, desbiderapen estandarrak eta ehunekoak, 1 eta 2 urteko antxoetan, hilabete eta sexu bakoitzeko. MOaren ehunekoa MO MO totalarekiko da, baina Prot-en, Lip-en eta CH-en ehunekoa organo bakoitzari dagokion MOarekiko da. Zutabeen gainean erakutsitako zenbakiak aztertutako antxoaren kopurua adierazten dute.

2.3.4 Adinari eta sexuari lotutako konposizio proximalaren denboran zeharreko aldaketa

Muskulua

8. Irudian ikus daitekeenez, martxoan ez zen alderik izan bi adinen artean osagai biokimikoen ehunekoetan. MO totalaren % 98 muskuluan aurkitu zen. Era berean, organo horren MOaren % 93 proteinak izan ziren, % 6 lipidoak eta % 1 KH. Apirilean eta maiatzean, ehuneko horiek aldatu egin ziren sexuaren eta adinaren arabera, eta muskuluan MO osoaren % 86-92,5 arretan, eta % 88-92 emeetan. Bi hilabete horietan, proteinen ekarpena % 90 eta % 92 artekoa izan zen bi sexuetan, % 6,4 eta % 8,2 artekoa arretan eta % 6,6 eta % 8 artekoa emeetan, eta KHa % 1,2 eta % 1,3 artekoa arretan eta % 1,1 eta % 1,2 artekoa emeetan. Hala, M-Prot-en ekarpena pixka bat jaitsi zen martxotik apirilera, eta berriro igo zen maiatzean bi adinetan eta sexuetan; M-Lip-enak, berriz, kontrako joera erakutsi zuen (martxotik apirilera igo zen, eta maiatzean jaitsi), eta M-KHrena, berriz, egonkor mantendu zen (8. Irudia).

Azkenik, aipatzekoa da MMODEaren balio altuenak apirilean izan zirela, eta arrena emeena baino handiagoa izan zela. Era berean, ez zen alderik izan bi adinen artean, apirilean izan ezik; izan ere, 2 urteko antxoek 1 urtekoek baino energia-dentsitate handiagoa izan zuten (8. Irudia).

Gibela

Bi sexuetakoa antxoek MO totalaren % 1 inguru izan zen G-MO martxoan, eta antzeko ehunekoak izan zituen bi adinetako artean; emeen kasuan, ordea, proportzio hori aldatu egin zen adinarekin. 1 urteko antxoetan, G-MOaren MO osoaren % 3 baino zertxobait gutxiago azaldu zuten; 2 urteko antxoetan, berriz, % 3,5a baino gehiago. Hala ere, azpimarragarriena da urte bateko emeen gibelen MO 2,5-2,8 aldiz handiagoa izan zela hilabete berean harrapatutako arren MOarekin alderatuta; 2 urteko emeen kasuan, berriz, aldea 3,5 eta 4 aldiz handitu zen maiatzean, adin bereko arren gibeekin alderatuta (9. Irudia). Izan ere, indize hepatosomatikoa (IHS) (gibelaren pisu hezea x 100/pisu bizia) 1,431 izan zen urte bateko emeentzat eta 0,538 adin bereko arrentzat, eta 2,103 eta 0,605, hurrenez hurren, 2 urteko antxoentzat. Lehenengo kasuan, emeen IHS 2,7 aldiz handiagoa izan zen arrena baino, eta 2 urteko antxoetan 3,5 aldiz handiagoa.

Osagai biokimikoei dagokienez, gibelesko proteinen hazkunde hiperalometrikoaren ondorioz ($b = 1,041 \pm 0,011$ urte bateko antxoetan eta $b = 1,057 \pm 0,013$ 2 urteko antxoetan) (5. Taula), antxoek gibelak proteinetan aberastu ziren, segur aski bitelogeninaz nagusiki, martxotik maiatzera bitartean, eta % 71tik % 82ra igaro zen 1 urteko antxoetan eta % 70etik % 82ra 2 urtekoetan. Bestalde, gibelesko lipidoen portzentajea nabarmen jaitsi zen udaberriak aurrera egin ahala, G-MOaren % 26a izatetik martxoan maiatzean % 14a izatera. Gibelesko karbohidratoei dagokienez, emaitza garbia hau izan zen: gibelesko azukreen ehunekoak ez zen ia aldatu harrapatutako hilabetearekin, ez sexuarekin, ez antxoaren adinarekin; G-MOaren % 3,1etik % 4,1era bitarteko gorabeherak izanik (9. Irudia).

GMODEren balio maximoak martxoan aurkitu ziren bi adinetan, eta apirileko 2 urteko arretan. Halaber, emeek artean baino energia-dentsitate txikiagoa izan zuten, eta alde hori nabarmenagoa izan zen maiatzean (9. Irudia).

Genitala

Martxoan, negua igaro ondoren, ikusi zen genitalaren garapena oraindik hasiberria zela, eta indize gonadalaren balioa ($100 \cdot \text{UA-MO} / \text{MO total}$) ia % 2ra iristen zela. Baina 1 urteko antxoek ugal-aparatua oso azkar hazi zen martxotik apirilera, eta UA-MOren batez besteko pisua 7 aldiz handitu zen; hala, batez beste 34 mg pisatsetik 245 mg pisatzera igaro zen arren kasuan (indize

gonadala % 9,4) edo 255 mg emeen kasuan (% 9ko indize gonadala). 2 urteko antxoetan, ugal aparatua hazkundera 1 urteko antxoaren eredu berari jarraitu zion, baina askoz ere esageratuago. Izan ere, 2 urteko antxoetan, martxoan, batez beste 32 mg inguruko pisua zuen UA-MOak, eta apirilean, berriz, 380 mg ingurukoa arretan (indizea gonadala % 10,7) edo 447 mg emeetan (indize gonadala % 11,1). Balioak nahiko konstante mantendu ziren apiriletik maiatzera. Nolanahi ere, balioak aldatu egin ziren indibiduen PBaren balioarekin; hala, indize gonadalak % 9 eta % 10 artean mugitu ziren urtebeteko antxoetan, eta % 10 eta % 11 artean 2 urteko antxoetan (10. Irudia).

Konposizio biokimikoari dagokionez (10. Irudia), bi sexuetan eta bi adinetan martxotik apirilera bitartean izan zen hazkundera, organo hori hurrengo ugalketa-ekitaldirako prestatzeko garatu zelako izan zen. Era berean, proteina eta karbohidratoen portzentajea ia ez zen aldatu apiriletik maiatzera, bi sexuetan (% 85-90 proteinetan eta % 5a karbohidratoetan). Bestalde, lipidoak bi adinen artean eta hilabeteen artean aldatu egin ziren. Balio absolutuetan, lipidoak handitu egin ziren martxotik apirilera, genitalen garapenaren ondorioz (10 mg-tik 20-40 mg-ra); hala ere, errunaldiaren ondorioz, jaitsi egin ziren ehunekotan bi hilabete horien artean (% 15-20), eta, ondoren, nahiko konstante mantendu zen bi adin eta sexuetan. Era berean, maila grabimetriko absolutuetan, bi adinek balio altuagoak izan zituzten apirilean maiatzean baino, eta emeen balioak arrenak baino handiagoak izan ziren bi hilabeteetan eta bi adinetan.

UAMODEa maximoa izan zen martxoan, apirilean jaitsi eta maiatza arte konstante mantentzeko. Bi sexuen eta adinen artean ez zen alderik egon, baina emeek arrek baino balio handixeagoak izan zituzten apirilean eta maiatzean.

2.4. Eztabaida

Antxoetako gorputzaren eta organoen garapenari dagokionez, 1 urteko antxoaren pisu-irabazirik handiena literaturan ikusitakoa da beste klupeido espezie batzuetarako, bereziki heltze-prozesuan (Abad & Giraldez, 1992; Lamber, 1987; Ware & Tanasichuk, 1989). Antxoaren errute garaia uraren tenperaturaren oso mende dago (Motos *et al.*, 1996), honela, uraren berotze azkarrak gutxieneko tenperatura-atalase bat gainditzea eragiten duenean, gertaera hori errunaldiaren hasieraren lagungarri izan daiteke. Baliteke uraren tenperatura igotzea beharrezko baldintza izatea, baina ez da nahikoa errutea eragiteko. Antxoek ere muga bioenergetiko jakin bat gainditi behar dute, hau da, gutxieneko erreserba energetikoak izan behar dituzte, arak espermatogenesisian eta emeak obogenesisian jartzen hasteko. Bestela, gonadak garatzeko behar adinako erreserbarik ez badago, atzeratu egingo da haren hazkundera, harik eta elikagai-energiaren ekarpena ugaltze-ziklo berri baterako konpromisoa hartzeko adinako izan arte (Maddock *et al.*, 1994). Testuinguru horretan, ez da ahaztu behar, halaber, fotoperiodoaren ekarpena; izan ere, egunaren luzera handitzeak ondorioak izango ditu fitoplanktonaren ugartasunaren handitzean, zooplankton-populazioen tamainan duen korolarioarekin eta elikagaiaren eskuragarritasunean eta antxoaren energia-irabazian dituen ondorio positiboekin.

Atalase termikoa eta atalase bioenergetikoa gainditzea sinkronikoak izan behar dira. Ondorioz, antxoa handienak eta zaharrenak, negua gainditi ondoren oraindik energia-soberakinik geratzen zaienak, izango dira erreserba horien proportzio handi bat erabiltzen has daitezkeenak gonaden garapenari eusteko, eta, ondorioz, antxoa horiek izango dira goiztiarrenak eta populazio osoaren urteko ugalketa-zikloaren hasieraren erantzuleak. Edonola ere, antxoa handi

horietan ere aurreko urteetako energia-erreserbetara egiten den nutrizio-ekarpena ebaluatuko da, eta, egokia bada, gonada-garapena eragingo da. Aitzitik, adierazle fisiologikoen nutrizio-egoera oro har txarra dela ohartarazten badute gametogenesiaren etapa kritiko batean, egoera horrek atzerapena eragin dezake, baita gonaden garapena etetea ere (Maddock *et al.*, 1994). Gerta liteke, bestalde, elikadura-denboraldi txarra denboran zehar nahiko luzatzea eta beraz urte horretako antxoa-kohorteak, edota aurreko urteetako antxoa txikiak, behar baino lehenago egin behar izatea gorputzaren egoera mantentzeko, batez ere erreserba lipidikoaren tamainatzat hartuta, gonada-garapena sakrifikatzeko dilemari, biziraupena bermatuko liekeen gutxieneko baten gainera. Elikagai-urritasun horren ondorioz, populazioaren zati batek urte horretan errutea alde batera utz lezake (ingelesezko terminoa “to skip” da), hau da, urte horretan ugalketatik “ihes egin” ahal izango luke, DRAEren definizioa “ihesi joan”: *Zeregin edo betebeharrak komun bat saihestea*, hau da, “errute-aldiari uko egiten dioten antxoak” (Skjæraasen *et al.*, 2012). Une jakin bateko “uko egite” hori ebolutiboki hautatu da; izan ere, energia-eskasia dagoenean, iteropilo txikiak ez ugaltzeko portaera hori erruz konpentsa daiteke etorkizunean, elikadura-onura handiagoa denean. Banakoaren biziraupena bermatzearen alde egingo litzateke, energia-higadura jasateko arriskuaren aurrean. Hala, *fitnessa* edo egokitzapen globala maximizatu egingo litzateke, “noizbehinka uko egiten duen” indibiduoaren bizi-aldi osoan zehar.

Gure kasuan, martxoan 1 urteko antxoa handiagoez oraindik ere hiperplasiaz hazten jarraitzen zuten bitartean, 2 urtekoak errute-garairako prestatzen hasi ziren. Beste era batera esanda, antxoa zaharrenek nahiko pisu somatiko gutxi irabazten zuten luzeraren hazkundearekin alderatuta, ugalketarako prestatzen hasi zirelako. 1 urteko antxoak somatikoki hazten jarraitzen zuten udaberriaren hasieran, ugalketa-garaia gaintzeko gutxieneko tamaina egokia lortzeko. Beraz, antxoa zaharrenek baino beranduago lortuko lukete heldutasun-sexuala, eta, ondorioz, harrapatu zirenean oraindik hasi gabeak ziren erruterako prestatzen.

Antxoa “goiztiar” horien ugalketa-jarduera maximoa udaberriaren erdialdean/amaieran gertatzen da (maiatza-ekaina) (Motos *et al.*, 1996; Sanz & Uriarte, 1989); antxoa txikiak, berriz, geroago iristen dira heldutasun-sexualera, eta ugalketa-etapa motzagoa dute, eta errute-gailurra udaberriaren amaieran eta udaren erdialdean izaten dute (Bacha *et al.*, 2010; Bas & Morales, 1954; Lucio & Uriarte, 1990; Millan, 1999).

Errute-denboraldia amaitzeak zerikusia izango du, segur aski, gazteek lehenengo neguan (Huret *et al.*, 2018) bizirik irauteko behar adina erreserba metatzeko duten gaitasunarekin, hurrengo belaunaldietan eboluzioaren ikuspegitik probatua.

Bi adinetan M-PLaren eta M-PHaren arteko erregresioak hiperalometrikoak izateak adierazten zuten muskulu-zelulak hipertrofiaz hazten ari zirela, eta, hazkundearen zehar, materia zelularraren ehunekoa handitzen ari zela, ur-edukia murriztuta. Zelulak “betetzen” ari ziren.

Muskuluan gertatzen zen bezala, hepatozitoen materia lehorraren hazkunde nabarmenenak (hazkunde hipertrofikoa) 1 urtekoekin alderatuta adierazten du hazkunde-dinamika hori nabarmenagoa dela antxoa zaharretan.

Genitalaren kasuan, hazkunde-dinamikak desberdinak izan ziren. Hala, 1 urteko arren kasuan, genitala hazi ahala, hura osatzen zuten zeluletan materia lehorraren edukia galtzen ari zen ehunekotan. Bestalde, bi urteetako martxoko antxoaren eta 1 urteko emeen kasuan, isometrikoa denez, ondoriozta daiteke ugalketa-aparatua hiperplasia bidez hazi zela, eta, beraz, hidratazio-portzentajea konstante mantendu zela. Aldiz, 2 urteko arren eta emeetan, genitalen hazkuntza hipertrofiaren ondorioz gertatu zen, hau da, ugalketa-aparatuan materia organikoa metatzearen ondorioz, muskuluan gertatu zen bezala.

Martxoan muskuluaren materia organikoaren eta energia-dentsitatearen gutxieneko balioak lortu ziren, hilabete hartan aurkitutako antxoak negutik bizirik atera zirenak zirelako. Ikerketa askok frogatu dute lipidoen garrantzia eta, arrainen ugaltze-fasearekin eta neguko denboraldian bizirik irautearekin duten erlazioa (Booth & Keast, 1986; Hay *et al.*, 1988; Henderson & Almatar, 1989; Svedäng, 1991; Thompson *et al.*, 1991). Wang & Houde-k (1994), adibidez, ikusi zuten *Anchoa mitchilli*-n organo somatikoko eta erraietako lipidoen ehunekorik handiena abenduan lortzen zela, negurako prestaketa gisa. Hala, abenduan antxoa horiek zuten energiaren % 35 inguru galdu zen otsailerako. Gure lanean martxoan behatu ziren muskuluaren materia organikoaren gutxieneko balioek adierazten zuten antxoa europarraren kasuan ere gauza bera gertatzen zela, eta neguaren biziraupenerako behar zen energiaren zati bat muskulutik zetorrela, neurri batean, proteina-aminoazidoen katabolismoaren ondorioz. Egingarriena da lipidoak energia-erreserba nagusia izatea eta, segur aski, proteinak katabolizatu aurretik erabiltzea, nahiz eta gun lipido-erreserbak proteinen katabolismoa hasi baino lehen agortzen direnaren informaziorik ez dugun (Maddock *et al.*, 1994).

Tesi honen emaitzen arabera, muskuluko osagai biokimiko nagusiak proteinak eta lipidoak izan ziren (muskuluaren MOaren % 98 baino gehiago). Hala ere, karbohidratoak (% 1 inguru Tesi honetan), bitaminak eta mineralak bezalako osagai biokimiko gutxituek zeregin garrantzitsua dute arrainen dinamika biokimikoan (Flath & Diana, 1985; Shulman, 1974; Thompson, 1966; Travis, 1966; Venugopal & Shahidi, 1996). Gonadaren garapenerako behar diren proteinak sintetizatzeke behar diren aminoazidoak jatorri mistoko aminoazidoen pool batetik erazuziko dira: exogenoa (elikagaietatik eratorriak) eta endogenoa (antxoaren proteinen katabolismotik datozenak, batez ere muskulutik datozenak). Hori dela eta, muskuluan proteina-edukia (eta, horrekin batera, organo horren energia-dentsitatea) murriztearen arrazoia izan daiteke organo horretatik genitalera transferitzen direla aminoazido-poolaren bidez, eta ez dela ahaztu behar arrainetan proteinak energia-iturri gisa erabiltzen direla maiz (Brett & Groves, 1979; Love, 1970), genitalaren hazkuntza eta heltzea energia-eskari handieneko prozesuetako bat baitira (Flath & Diana, 1985).

Jakina da arrainetako emeen gibelean proteinen sintesia egiten dela, batez ere arrautzaren gorringoaren, bitelogeninaren, aitzindari den proteina baten sintesia (Shulman & Love, 1999). Horrek azalduko luke G-Prot-en igoera urtebeteko antxoetan ($b = 1,041$) eta nabarmenagoa 2 urteko antxoetan ($b = 1,057$). Eboluzioaren teoriak ere aurreikusten du adin handieneko emeek gaur egungo ugalketa-aukeran gehiago inbertitzea espero dela, etorkizunean ugalketa-aukera gutxi izango baitituzte eme gazteenekin alderatuta. Izan ere, eme gazteenek ugalketa-arrakasta handitu dezakete bizitza osoan, hazkundean inbertituz eta haien biziraupena bermatuz (Skjæraasen *et al.*, 2012).

Bestalde, G-Lip-en G-MOren aurrean zuen alometria negatiboak erakutsi bezala, antxoa handiak proportzionalki txikiak baino lipido gutxiago metatzen ari ziren gibelean, zeren, ziurrenik, lipidoak esportatuko baitzituzten genitalera. Bi adinen hazkunde-dinamika edo -eredua berdina zen arren, gibelesko lipido-irabazi txikiagoa nabariagoa zen 2 urteko antxoetan 1 urteko antxoetan baino: 1 urteko antxoan kasuan malda $b = 0,89$ zen, eta 2 urtekoetan, berriz, $b = 0,80$. Hau da, badirudi 2 urteko antxoan gibela gaitasun metaboliko handiagoa zuela erreserba endogenoetatik edo elikagaitik eratorritako lipidoak prozesatzeko eta genitalera bideratzeko.

1 urteko antxoan kasuan, genitalaren lipidoen hipoalometria nabariak adieraziko luke bere genitala proportzionalki lipidoak beste osagai batzuk baino gehiago galtzen ari zela, gametoen produkzioaren eta askapenaren bidez, eta, beraz, iturri endogenoak, hau da, ehun somatikoen erreserbetatik inportatutako lipidoak, ez zirela aski genitalaren eskaera lipidikoak asetzeko.

Tamainagatik, muskuluak, seguru asko, eginkizun garrantzitsua izango zuen lipidoen iturri gisa, eta, azkenean, arrautzetan metatuko ziren, Garrido *et al.*-ek (2007) behatutakoaren antzeko emaitzak baita. Hala ere, gure emaitzek erakusten duten gibelego lipidoen hipoalometria argia ikusita, badirudi gibelak ere zeregin nabarmena izango lukeela genitalari lipidoak emateko orduan. Dena den, ez dirudi antxoek, lipido-iturri exogenoak erabiliz ere, elikagaietatik eratorritako gantzak gehituz gero, errunaldiaren ondoriozko lipido genitalen drainatzea konpentsatu dezaketenik. Hortik aitzitik aipatutako hipoalometria. Ideia hori bera babesten dute Garrido *et al.*-ek (2008), eta erakutsi zuten ezen, Mediterraneoko sardinen kasuan, dietaren bidez lortutako elikagaiak, metabolizatu ondoren, zuzenean genitalelara transferitzen zituztela, muskuluan metatu gabe. Baina iturri exogenoaren (elikagaiaren) ekarpena aldatu egingo da urtetik urtera baita urte barnean, une bakoitzeko baldintza trofikoaren arabera.

Bestalde, azterketa honetan ikusienez, genitalaren eraketa-garaian eta errunaldian, emeen gibela arrek dutena baino 3-4 aldiz handiagoa izan zen; errutearen aurreko garaian (martxoan), berriz, ez zen alde nabarmenik hauteman sexuaren arabera tamaina hepatikoetan, eta bi sexuetan MO totalaren % 1 inguru izan zen. Noguchi & Bito-k (1953), berriz, emeen eta arren tamaina hepatikoen arteko desadostasun hori bera hauteman zuten berdelaren kasuan, Takahashi *et al.*-ek (1991) *Sebastes taczanowski* arroka-arrainean, eta Brosset *et al.*-ek (2016 b) ere antzeko emaitzak izan zituzten Mediterraneoan (Leongo Golkoa) harrapatutako gure espezieko antxoetan. Emeen berezitasun anatomiko horretatik ondoriozta daiteke haien gibelak, nola edo hala, ez liratekeela arak bezalakoak izango, eta ugalketarekin zerikusia duten prozesu fisiologikoetan aktiboki parte hartzen dutela, bai genitala eratzean, bai ondoren arrautzak jartzean. Emeen gibelego bitelogenina-sintesiaren ondorioz, emeen indize hepatosomatikoak arak baino balio handiagoa hartzen du, eta, gainera, adinean aurrera egin ahala hazten da, emeak ugalketan gehiago inplikatzen direlako, gorago esan den bezala.

Frogatu da, *Carassius auratus* karpinaren kasuan behintzat, obulutegiak eme helduen hepatozitoei eragiten diela obulutegiko hormona baten bidez (Ishii & Yamamoto, 1970). Arren kasuan, ordea, ez zen erlaziorik hauteman gibelaren tamainaren eta genitalaren tamainaren artean, ez eta esperma-askapenarekin.

Itsas arrainen arrautzek mantentzeko askoko biteloa dute, enbrioi eta jaiotze berriak behar duten lipido (lipoproteinak, adibidez, eta espezie batzuetan lipido-tanta bat, adibidez) (Adams, 1999; Wiegand, 1996), proteina eta karbohidrato guztiez hornitzen dituenak, bakoitza bere aldetik elikatzen hasi aurretik (Sargent *et al.*, 1995). Itsasora botatutako gametoak eta, bereziki, emeek askatutako obuluak homogeenak izateko oso urrun daude bizirauteko aukeren ikuspuntutik. Longhurst-ek (2002) eta Berkeley *et al.*-ek (2004) iradoki zuten tamaina handiagoko helduek ekoiztutako larbek arrautzetatik heldu txikiagoengandik eratorritako larbek baino bizitasun handiagoa izango zutela, arrain handiek erreserba metaboliko gehiago izango zituztelako. Horrela, batetik, energia gehiago inberti dezakete gameto bakoitzean, eta, bestetik, gameto gehiago ekoitzi, errute-aldia luzatuz.

Bitelogenesirako erabiltzen diren osagai biokimikoak iturri desberdinetatik etor daitezke: elikaduratik zuzenean etor daitezke, edo egitura somatikoetan metatuta egon daitezke aldi baterako, hala nola gibelean edo muskuluan, ugalketan erabili aurretik (Garrido *et al.*, 2008; Mommsen & Korsgaard, 2008; Somarakis *et al.*, 2012). Materialen transferentzia ez da zuzenean egiten biltegi somatikoetatik arrautzetara, baizik eta nolabaiteko prozesamendu metabolikoa behar da (Kaitaranta & Ackman, 1981); prozesu horiek, ornodunen gibelaren gaitasun biokimikoak ikusita, organo horretan egin daitezke (Mommsen & Korsgaard, 2008; Tocher, 2003). Hori izan daiteke emeen gibelak arrenak baino handiagoa izan behar diren arrazoia. Pérez

et al.-ek (2007) joera bera ikusi zuten muxar arruntean (*Diplodus sargus*), non emeen gibelak gora egiten baitzuen, bai tamainari dagokionez, bai lipido-kopuruari dagokionez errute-garaian; arren giblean, berriz, ez zuen aldaketarik sumatzen. Bestalde, antxoan aurkitutako karbohidrato hepatikoen portzentaje urriak iradokitzen du gibelaren osagai glukidikoak funtsean egiturazko funtzioa duela espezie horretan. Hala ere, Takahashi *et al.*-ek (1991) ikusi zuten *Sebastes taczanowskii* (arrain bibiparo bat) arroka-arrainean gibleko glikogenoa nabarmen akitu zela ernaldiaren azken fasean.

Martxoko antxoaren genitalaren pisua apirileko eta maiatzeko antxoaren % 10 izan zen, eta ez zuen inongo korrelaziorik izan antxoaren tamainarekin. Hala ere, apirilean eta maiatzean, korrelazio ona lortu zen antxoaren eta haren genitalaren tamainaren artean: $r^2 = 0,6$ da 1 urteko antxoetan eta $r^2 = 0,76$ 2 urteko antxoetan. Gure emaitzak bat datoz Zastrow *et al.*-ek lortutakoekin (1991) *A. mitchilli* antxoarentzat, Chesapeake badian. Antxoa arrautza-lote askoren ekoizpen-estrategiari jarraituz erruten den espeziea da (Pecquerie *et al.*, 2009). Lote asko askatzea jatorrian *capital breeder* ugaltzeko modu gisa har daiteke, eta hori osatu egiten da *income breeder* estrategiarekin. Bestalde, lotekako banaketa “apustuak estaltzeko” modu bat da, eta errunaldi bakoitzak arrakasta izateko apustua egiten da. “Arrautza guztiak saski berean jartzearen” kontrako estrategia litzateke. “Apustuak estaltzea” diogunean, “balizko galerak minimizatuko dituen” ugalketa-portaera aukeratzeaz ari gara. Errunaldi osoa gal daiteke, gametoak leku edo leku desegokian askatzeagatik. Hainbat zatitan banatuz gero, hurrengo loteak zorte hobea izan dezake eta bukaerara heldu. Mezedjri *et al.*-ek (2013) antxoaren ugaltzetan lau fase iradokitzen dituzte: 1) genitalak poliki heltzea, martxotik ekainera bitartean; 2) sexu-jarduera bizia, hilabete beroenetan gertatzen dena (ekaina-iraila); 3) gainbehera-fasea, irailean hasten dena, non genitalak gutxitzen joaten diren; eta 4) atsedendia, arrainak sexualki ez-aktibo daude, eta hilabete hotzenekin bat dator (abendutik otsailera). Lan honetan lortutako datuak bat datoz Mezedjri *et al.*-ek (2013) aipatutako lehen fasearekin; izan ere, martxoan, genitalak oinarritzko garapena erakutsi zuen, eta haren tamaina txikiak ez zuen loturarik izan aztertutako bi adinetan antxoaren tamainarekin.

Bestalde, genitala handiagoa izan zen emeetan arren baino. Hala, apirilean emeen genitala arrena baino % 18 handiagoa izan zen, eta maiatzean % 32, baina desbideratze estandarra ere handiagoa zenez, ez zen desberdintasun estatistikoki esanguratsurik izan. Takahashi *et al.* (2001) erakutsi zuten *Engraulis japonicus* antxoa emeen genitalak arrak baino 14 aldiz handiagoak zirela. Emeek genital handiagoak dituztela ikusita, ikusten da gonadaren energia-inbertsioa handiagoa izan zela emeetan arretan baino. Energia-inbertsio hori bikoitzetik gertu dago, Berg & Finstand-en arabera (2008) (Birkeland & Dayton, 2005; Domínguez-Petit & Saborido-Rey, 2010; Espínola *et al.*, 2014; Flath & Diana, 1985; Kaçar & Başhan, 2015; Nunes *et al.*, 2011; Tirelli *et al.*, 2006).

Apirilean eta maiatzean, MO totalaren eta UA-MOren arteko erlazioa isometrikoa izan zen 1 urteko antxoetan, sexua kontuan hartu gabe, eta hiperalometrikoa 2 urteko antxoetan ($b = 1,403$). Horrek esan nahi du adin horretako antxoa handienak ugalketan gehiago parte hartu zutela. Seguruenik, malda horren balio handiari ere lagunduko lioke, antxoa txikienetan duten tamainagatik egokituko litzaiekeena baino ugaltze-efortzu txikiagoak, agian, oraindik ere garapen somatikoarekin parekatutako energiaren zati bat deribatu behar zutelako. Bi puntuak gorago aipatu dira eztabaida honetan bertan (Bromley, 2003; Flath & Diana, 1985; Kjesbu *et al.*, 1998; Kjesbu, 2009; Lambert & Dutil, 2000; Ramsay & Withames, 1996; Ware & Tanisichuk, 1989). Halaber, indibiduo txikienek energia-erreserba gutxiago dituzte, eta errazago hil daitezke adin bereko indibiduo handienak baino ugalketa-estres handiagoa dutelako (Adams *et al.*, 1982;

Albo-Puigserver *et al.*, 2017; Baali *et al.*, 2018; Flath & Diana, 1985; Lambert & Dutil, 2000; Oliver *et al.*, 1979; Saraux *et al.*, 2018); hau da, antxoa gazteenentzat ugalketa-garaia arrisku handiagoa da kohorte bereko antxoa zaharrenentzat edo handiagoentzat baino.

Falk-Peterson *et al.* (1986) eta Evans *et al.* (1996) ohartu ziren emeak errunaldian lehen aldiz ibiltzeak eragina zuela alibutaren arrautzen lipido-kopuruan (*Hippoglossus hippoglossus*). Hala, adinarekin, arrautzetan inbertitzen zuten lipidoen kopurua handitu egiten zen, hau da, alibut gazteenetan, lipidoen eta arrautzen arteko translokazioa zaharretan baino gutxiago gertatzen zen. Arrautzaren lipido-kantitatea eta haren kalitatea zuzenean korrelazionatuta daudenez, antxoan alibutean bezala gertatzen bada, ondoriozta daiteke eme zaharragoen errunaldietatik datozen arrautzak lehen aldiz ugaltzen diren antxoan errunaldietakoak baino kalitate handiagoak izango liritekeela (Brosset *et al.*, 2016a; Chambers & Leggett, 1996; Guevara Fletcher, 2011). Beraz, pentsa liteke, ingurumen-egoera baliokidean, eme helduenen arrautzen larba eklosionatuek biziraupen-tasa handiagoa izango luketela lehenengo aldiz ugaltzen diren antxoan arrautzetatik sortutako larbek baino (Adams, 1999; Barneche *et al.*, 2018; Birkeland & Dayton, 2005; Domínguez-Petit & Saborito-Rey, 2010; Nunes *et al.*, 2011).

2.5. Ondorioak

- Ugalketa-garaia hasieran, kohorte bereko antxoa txikienean, artean sexualki heldugabe dirautenak, baliabide gehiago erabiltzen dituzte hazkunde somatikorako; handienak, berriz, errute-garairako prestatzen hasita daude, eta energia bideratzen dute ugalketa-aparatuaren garapenera hazkuntza somatikoaren eta energia metatzearen kontura.
- Aldi horretan bertan, muskuluko proteinak eta gibeletako lipidoak esportatzen ari ziren, segur aski, ugalketa-aparatura, genitalaren hazkuntza eta heldutasun energia-erreserbetatik inportatutako lipidoak, ez eta elikaduratik eskuratutakoa ez direla aski organo horren eskaera lipidikoak asetzeko.
- 1 urteko antxoan ugalketa-aparatuaren lipido-galerak adieraziko luke ehun somatikoaren erreserbetatik inportatutako lipidoak, ez eta elikaduratik eskuratutakoa ez direla aski organo horren eskaera lipidikoak asetzeko.
- Negua bukatzean ugalketan egindako inbertsioa oso txikia eta berdintsua da sexu bietan; badarik ere, ugalketa-aparatuaren eratzan ari den garaian eta ugalketa-sasoian desberdintasunak nabariak egiten dira, beha baitaiteke ezen, tenore horretan, alde batetik, emeen gibelak arren baino hiruzpalau aldiz handiagoa dela, eta, bestetik, ugalketa-aparatuaren % 18 (apirilean) eta % 32 (maiatzean) handiagoa dela.
- Sexua bereizi gabe, apirilean eta maiatzean, materia organiko totalaren eta ugalketa-aparatuaren materia organikoaren artean dagoen erlazioaren aldeak, ugalketari buruzko inplikazioan dauden desberdintasunak adierazten ditu. Hala, antxoa zaharrenek eta handiagoei antxoa txikiak baino ahalegin handiagoa egiten dute, agian txikiak asimilatutako energiaren zati bat artean hazkuntza somatikoan inbertitu behar dutelako.
- Aztertutako hiru hilabeteetarako neurri bereko (SL = 12,4 cm) antxoarentzat kalkulaturako datuetan, energia, proteina eta karbohidratoen eduki baxuenak martxoan aurkitu ziren eta apirilean, aldiz, altuenak.

- Martxoan izan ezik, hilabeari eta adinari dagozkien baldintza berdinetan, 2 urteko antxoek (SL = 12,4 cm) beti erakutsi zuten energia, proteina eta karbohidrato-edukien balio handiagoak 1 urteko antxoak baino.
- Egoera guztietan, tamaina bereko antxoarentzat (SL = 12,4 cm) kalkulaturako datuak, hilabeari eta adinari dagozkien baldintza berdinetan, emeen lipidoen edukia arrei zegokiena baino txikiagoa izan zen beti.

2.6. Bibliografia

- Abad, R. & A. Giráldez (1992). Reproducción, factor de condición y talla de primera madurez de la sardina, *Sardina pilchardus* (Walb.), del litoral de Málaga, mar de Alborán (1989 a 1992). *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, **8 (2)**: 145–155.
- Adams, S.M., R. B. McLean & J.A. Parrott (1982). Energy Partitioning in Largemouth Bass under Conditions of Seasonally Fluctuating Prey Availability. *Transactions of the American Fisheries Society*, **11**: 549–558.
- Adams, S.M. (1999). Ecological Role of Lipids in the Health and Success of Fish Populations, Chapter 7, pp. 132-160. *In: Lipids in Freshwater Ecosystems*. 319 pp. M. T. Arts & B. C. Wainman (Eds.) Springer Science+ Business Media New York, USA.
- Albo-Puigserver, M., A. Muñoz, J. Navarro, M. Coll, H. Pethybridge, S. Sánchez & I. Palomera (2017). Ecological energetics of forage fish from the Mediterranean Sea: Seasonal dynamics and interspecific differences. *Deep-Sea Research II*, **140**: 74–82.
- Arim, M., F. Bozinovic & P. A. Marquet (2007). On the relationship between trophic position, body mass and temperature: reformulating the energy limitation hypothesis. *Oikos*, **116**: 1524–1530.
- Arrhenius, F. (1998). Food intake and seasonal changes in energy content of young Baltic Sea sprat (*Sprattus sprattus* L.). *ICES Journal of Marine Science*, **55**: 319–324.
- Baali, A., H. Bourassi, S. Falah, W. Abderrazik, I. El Qoraychy, K. Amenzoui & A. Yahyaoui (2017). Study of reproduction of anchovy *Engraulis encrasicolus* (Actionpterygii, Engraulidae) in the central area of the Moroccan Atlantic coast. *Journal of Materials and Environmental Sciences*, **8 (12)**: 4467–4474.
- Bacha, M., A. Moali, N.E. Benmansour, J.M. Brylinski, K. Mahé & R. Amara (2010). Relationships between age, growth, diet and environmental parameters for anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) in the Bay of Bénisaf (SW Mediterranean, west Algerian coast). *Cybium*, **34 (1)**: 47–57.
- Bas, C. & E. Morales (1954). Algunos datos para el estudio de la biología de la anchoa *Engraulis encrasicolus* L., de la Costa Brava. *Publicaciones del Instituto de Biología Aplicada*, **XVI**: 53–68.
- Barneche, D.R., D.R. Robertson, C.R. White & D.J. Marshall (2018). Fish reproductive-energy output increases disproportionately with body size. *Science*, **360**: 642–645.
- Berkeley, S.A., M.A. Hixon, R. Larson & M.S. Love (2004) Fisheries sustainability via protection

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

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

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

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

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

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

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

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

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

3. Kapituluia: Bizkaiko Golkoko antxoaren populazioaren konposizio biokimikoaren negu aurreko urtez urteko aldakortasuna

3.1 Sarrera

Ustiatutako espezie bateko populazioen dinamika ezagutzea, hala nola antxoa europarra (*Engraulis encrasicolus*), funtsezkoa da espezie horren funtzionamendua ulertzeko eta, hartara, arrantza-baliabidearen kudeaketa zientifikorako politika egokia diseinatzeko.

Arrain pelagiko txikiak, aztergai dugun espeziea kasu, oso ezagunak dira, batetik, ekoizle primarioek eta sekundarioek sare trofiko harrapari nagusiei energia transferitzeagatik (Bănaru *et al.*, 2013; Cury *et al.*, 2000; Saraux *et al.*, 2019), eta, bestetik, haien populazioen tamainaren gorabehera azkar eta garrantzitsuengatik. Aldaketa horiek oso azkar gertatzen dira, hau da, urte gutxi batzuetako denbora-tartean. Ondorioz, arrain horien lehorreratzeak milaka edo milioika tonatik ia ezertara jaitsi daitezke urte gutxiren buruan (Lluch-Belda *et al.*, 1989). Populazio-aldaketa hori, neurri handi batean, erreklutamenduaren aldaketen emaitza da (Rose & Cowan, 2003) eta honela definitzen da erreklutamendua: urte bakoitzean helduen taldeari gehitzen zaion urteko kohorte baten aleen kopurua (Cowan & Shaw, 2002). Bereziki garrantzitsua da antxoa bezalako bizitza laburreko espezieetan. Erreklutamenduaren aldakortasuna hasierako etapetan eta arrainen erreklutamenduan eragiten duten faktore ugarien aldakortasunari zor zaio. Johan Hjort ikertzaile norvegiarrak proposatu zituen “Aldi kritiko edo trofodinamikoaren hipotesia” eta “Jitoaren hipotesi aberrantea”, XX. mendearen lehen laurdenean, erreklutamenduaren aldakortasuna azaltzeko. Gero, hainbat aldagai gehitu ziren: hidrografia, larben zona-atxikipena, larben hazkuntza tasak, baliabidearen harraparitza naturala eta giza ustiapena, uraren tenperatura, haizea eta uren agitazioa, populazioaren tamaina eta populazioaren adin-egituraren zabalera, emearen efektua, etab. (Berkeley *et al.*, 2004; Ohlberger & Langangen, 2015; Stige *et al.*, 2017).

Faktore horiek guztiek emandako datuetan oinarritutako eredu estatistiko eta deskribatzaile ugari lagundu dute behatutako erreklutamendua behar bezala azaltzen. Hala ere, gertaera biologiko bat *a posteriori* ulertzea edo azaltzea gauza bat da, eta oso gauza desberdina, espezie jakin batek denboraldi jakin batean izango duen ugalketa-arrakastari buruzko iragarpenak egitea. Sarritan, iragarpenak huts egiten dute, ingurumen-aldagaien arteko korrelazioak denboran zehar mantentzen ez direlako eta, ondorioz, erreklutamendua kontrolatzen duten indarrak ere ez direlako mantentzen.

Houdek esan zuenez (2008), “Erreklutamenduaren arazoa konpontzea izan zen XX. mendearen amaieran arrantza-zientziaren Graal Santua, baina, atzera begira, erreklutamenduaren aldakortasuna konpondu beharreko arazo gisa hartzea okerra izan zen”. Gaur egun, “erreklutamenduaren aldakortasunaren arazoak ulertzea helburu desiragarria da; arazoa konpontzea, helburu ez errealista bat izan daiteke”.

Bizkaiko Golkoko antxoaren kasuan, erreklutamendua prozesu erabakigarria da, jakina baita urtero erreklutatzen diren antxoak guztizko biomasaren % 70-80 direla eta, beraz, populazioaren dinamika ia erabat erregulatzen duela.

Udaberriaren amaieran eta udan, haize nagusiak aldatu egiten dira, eta ekialdeko haizeak dira nagusi. Haize horiek ur hotza azaleratzen dute, eta Bizkaiko Golkoko hegoaldetik mendebaldera doan fluxua eratzen dute. Frogatu da haizeen araubideko urte-arteko aldaketa horiek espezie

desberdinen erreklutamenduari eragiten diotela eta eragin nabarmena dutela antxoaren erreklutamenduan (Aldanondo *et al.*, 2010; Allain *et al.*, 2001; Borja *et al.*, 1998, 2008; Cotano, 2008; Irigoien *et al.*, 2007, 2008). Era berean, zirkulazio orokorraren eta topografiaren arteko interakzioaren ondorioz, zurrumbilo antiziklonikoak (Pingree & Le Cann-ek (1992) Slope Water Oceanic eDDIES (SWODDIES) deituak) nahiko erregularrak dira Capbretongo eta Cap Ferretereko arroiletan (Caballero *et al.*, 2007). Zurrumbilo horiek 8-12 egun behar izaten dituzte formatzeko, 15 egun inguru ematen dituzte eta mendebalderantz mugitzen dira (Pingree & Le Cann, 1992).

Giro horretan garatzen diren antxoa-larrek 25 bat egun behar izaten dituzte 20 mm-ra iristeko, une horretan hasi dira sardak eratzen (norabide-igeriketa esan nahi du horrek) (Bradbury *et al.*, 2003; Cotano, 2003; Cotano *et al.*, 2008; Williams *et al.*, 1996), eta 35 egun inguru igeri egiteko gaitasuna duen gazte-etapa lortzeko (Aldanondo *et al.*, 2011). Mendebalde hegomendebalderanzko garraio-aldian (Koutsikopoulos & Le Cann, 1996), zurrumbiloak eratzeko prozesuek euste-mekanismo bat eskaintzen dute plataformaren inguruan, larrek plataformara itzultzeko haina igeriketa-gaitasuna izan dezaten.

Prozesu horien ondorioz, gazteak oso modu heterogeneoan banatzen dira uda amaieran, tamainari dagokionez, Kantauriko eta Frantziako plataforma osoan. Hala, gazte txikiek (3 cm-tik 11 cm-ra bitartekoak) pixkanakako desplazamendua dute plataformaren ezpondaren eremuetatik, Bizkaiko Golkoaren erdian, iparretik ipar-ekialdera, Frantziako plataformara; gazte handienak, berriz, Frantziako plataforman daude, batzuk antxoa helduei sardei elkartuta (Boyra *et al.*, 2013). Aldanondo *et al.*-ek (2010) prozesu hori behatu zuten, eta erakutsi zuten gazitasun txikiko uren eraginpean dauden eremuetan jaiotako antxoak, hala nola antxoaren errute-zentroak, gazitasun handiagoko uretara joaten direla, eta plataformara itzultzen direla, beren mugimen-gaitasunak garatu ondoren. Hala ere, nahiz eta erreklutamendu-prozesuaren fase honi buruzko ezagutza dagoen, gazte horiek lehen neguari aurre egiteko dauden egoerari buruzko infirmazio falta dago.

Bestalde, helduek hotzari dagokionez duten portaera edo egoerak ere erreklutamenduan dute eragina. Itsasoko arrainen arrautzek mantenugai ugari gorrinagoa dute, eta enbrioak eta larba jaioberriak behar dituzten elikagai guztiak ematen dizkie exogenoki elikatzen hasi baino lehen (Sargenten, 1995). Horregatik guztiatik, indibiduo helduen kasuan, negua energia-erreserben gutxieneko gastuarekin gaintitzeak eragina izango du emeak hazkuntza eta errute-garaiko ugalketan inbertitu ditzakeen energia-kopuruan. Hala, helduak errunaldira iristean duten energia-egoera aldatu egin daiteke, negua gaintitu ondoren aldi horretara iristen diren kohorteen arabera. Horrek, era berean, eragina izango du arrautzen tamainan eta osaeran (Guevara Fletcher, 2011), eta larba eklosionatu berriak kanpoko inguruneari aurre egiteko kondizioetan, eta, azken batean, hurrengo belaunaldian erreklutamenduan.

Kapitulu honen helburuak hauek dira: 1) Gazteen ezaugarri biokimikoak aztertzea beren garapenean, eta ezaugarri horiek urtez urte aldatzen diren begiratzea. 2) Helduen negu aurreko osagai biokimikoak kuantifikatzea eta eruen negu aurreko erreserbak metatzeko dinamika aztertzea. 3) Negu aurreko konposizio biokimikoan urtetik urtera dauden desberdintasunak gazteen neguko hilkortasunean eraginik duten zehaztea.

3.2. Material eta Metodoak

Laginen eta datuen jatorria

Azterlan honetan erabilitako 2282 antxoak europar (*Engraulis encrasicolus*), 0 eta 1+ adinekoak (urte bat baino gehiago), Bizkaiko Golkuan harrapatu ziren JUVENA kanpaina ozeanografikoetan (tesi honetako “Material eta metodo orokorrak” ataleko 2. irudian ageri dira) (ikus kanpainaren estrategia eta metodologia, Boyra *et al.*, 2013), 2007, 2008, 2015 eta 2016. urteetako irailean.

Aipatutako urteen ondoz ondoko neguetako gazteen heriotza-tasari eta neguko heriotza-tasa kalkulatzeko erabilitako gazte-kopuruari buruzko datuak ICESen kanpainetako txostenetatik atera ziren.

Ingurune baldintzak

1go Taulan ageri dira aztertutako urteetako ingurumen-baldintzen batezbestekoak eta desbideratze estandarrak.

1go Taula: Itsasoaren azaleko tenperaturaren (SST) batez bestekoak eta desbideratze estandarrak, Bizkaiko Golkoko Aturri eta Garona-Dordoña ibaien emariak eta antxoaren urdailaren pisuaren ehunekoa 2007, 2008, 2015 eta 2016. urteetako irailean.

	SST (°C)	Aturriren emaria (m ³ /s)	Garonaren emaria (m ³ /s)	Urdailaren pisua %-tan
2007	19.2 ± 1.5	106.826 ± 21.206	274.220 ± 67.195	7.97 ± 0.86
2008	18.8 ± 1.3	96.479 ± 15.294	263.742 ± 34.410	7.20 ± 1.46
2015	19.5 ± 0.8	117.229 ± 28.977	334.273 ± 80.560	7.51 ± 2.86
2016	20.2 ± 1.0	79.240 ± 12.634	235.100 ± 62.942	10.48 ± 2.60

Itsas azaleko tenperaturari buruzko datuak kanpaina ozeanografikoetan lortu ziren CTD RBR-XR420 termogazitasun baten bidez; ibaietako emariak orrialde ofizialetik jaitsi ziren (<http://www.hydro.eaufrance.fr/>); azkenik, urdail-pisuari buruzko datuak AZTIk eman zituen.

Laginak prozesatzea

Aurreko bi kapituluetan aipatu den bezala, diseziorako eta analisi biokimikoetarako erabilitako materiala eta metodologia tesi honetako “Material eta metodo orokorrak” atalean zehaztu dira.

2282 indibiduo horiek pisatuak izan ziren pisu bizia lortzeko (PB) eta luzera estandarra lortzeko neurtuak (SL). Ondoren, antxoak disezionatuak izan ziren muskulua eta gibela bereizteko, eta horiek liofilizatu aurretik eta ondoren pisatu ziren, pisu hezea eta pisu lehorra lortzeko, hurrenez hurren. Azkenik, metodo biokimikoen bidez, 875 antxoei dagozkien bi gorputz-atalak (muskulua eta gibela) aztertu ziren, proteinen, lipidoen eta karbohidratoen edukia (mg) kuantifikatzeko. Azkenik, energia-dentsitate totala (EDT) ezagutzeko, lehenik eta behin, energia-eduki totala kalkulatu zen (osagai biokimikoak, lehenik, osagai bakoitza bere baliokide energetikoarekin biderkatu ziren (23.640 J/mg proteinentzat, 36.067 J/mg lipidoentzat, eta 17.155 J/mg karbohidratoentzat), eta, ondoren, batu eta PB bidez zatitu zen.

Analisi estatistikoak

1go Kapituluako emaitzak kontuan hartuta, non ikusi zen antxoa gazteek portaera fisiologiko desberdinak zituztela 6,3 cm-ko SLa lortu aurretik eta ondoren, “gazte” atalean aztertutako antxoa gazteak bi neurritan banatu ziren: “txikiak”, $SL < 6,3$ cm-ko antxoak, eta “handiak”, $SL > 6,3$ cm-ko antxoak.

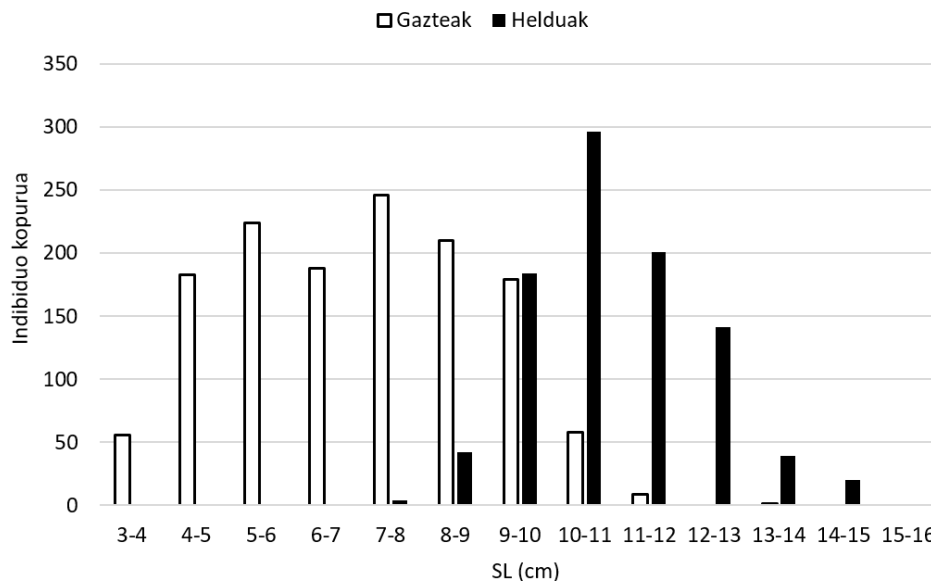
Tamaina-aldagaia kentzeko, antxoak luzera berean modelatu ziren, hau da, aztertutako indibiduen multzokatze bakoitzari (“handiak”, “txikiak” eta helduak (1+ adina) dagozkien batez besteko SL bat eta desbideratze estandar bat aplikatu ziren.

Denborazko aldakortasuna aztertzeko, aldagaien erregresio logaritmiko bikoitz guztien eta SLren arteko aldeak kobariantzaren edo ANCOVA analisiaren eta Tukey-ren HSD analisi multifaktorialaren bidez analizatu ziren.

Era berean, gure kasuan, ANOVA eta Tukey-ren HDS test bat egin ziren (Dubreuil & Petitgas, 2009; Schloesser & Fabrizio, 2015), urteko aldagaiak antxoaren energia-dentsitatean eragin nabarmenik duen ikusteko (Rand et al., 1994).

Azkenik, muskuluaren osagai biokimikoen urteko desberdintasunak bariantzaren analisiaren edo ANOVA bidez aztertu ziren.

3.3. Emaitzak



1go Irudia. Azterlanean erabilitako antxoa gazte (0 urte) eta helduen (1+ urte) banaketa, tamainaren arabera (luzera estandarra = SL).

Bai gazteen bai helduen neurriek (1go Irudia) banaketa normala erakutsi zuten lagin guztiak batera hartuta. Tamainen banaketa urteka aztertuz gero (2. Taula), antxoa txikiak 2008. eta 2015. urteetakoak izan ziren, bai gazteenak bai helduenak. Gazte handienak 2007an izan ziren arren, helduetan, berriz, 2016ko antxoak izan ziren handienak.

2. Taula: Azterlanean erabilitako antxoak gazte (0 urte) eta helduen (1 urte +) urteko tamainaren banaketa (luzera estandarra = SL). Tukey-ren HDS testaren emaitzak ere erakusten dira. Ezberdintasun ez-esanguratsuak letra etzanez agertzen dira.

	Gzteak SL ± Sd (cm)	Helduak SL ± Sd (cm)
2007	9,328 ± 0,907	11,445 ± 1,525
2008	6,673 ± 1,571	10,621 ± 0,801
2015	6,604 ± 1,982	10,496 ± 1,145
2016	7,671 ± 1,322	12,076 ± 1,211

	Gzteak				Helduak		
	2008	2015	2016		2008	2015	2016
2007	<0,0001	<0,0001	<0,0001	2007	<0,0001	<0,0001	<0,001
2008		0,569	<0,0001	2008		0,790	<0,0001
2015			<0,0001	2015			<0,0001

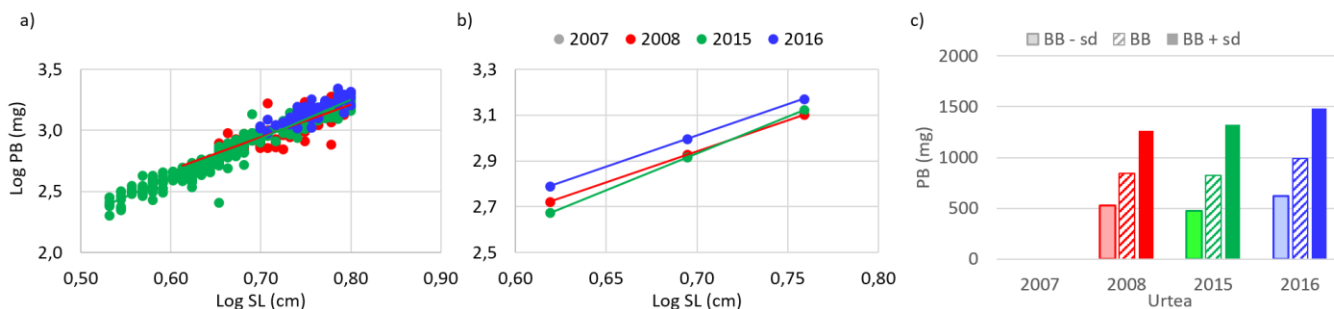
Halaber, hurrengo bi ataletan (gazteak eta helduak), aztertutako aldagai bakoitzaren emaitzak hiru grafikoko irudi konposatuen bidez adierazi dira. Lehenengo grafikoan (a), une bakoitzean aztertutako mendeko aldagaiaren jatorrizko datuen erregresio logaritmiko bikoitzak irudikatu dira, aztertutako urteetan (2007, 2008, 2015 eta 2016) izandako luzera estandarraren (SL) aldean. Bigarren grafikoan (b), mendeko aldagaiaren balioen erregresio bikoitz logaritmikoko zuzenak agertzen dira, ANCOVA analisiaren bidez lortutako ekuazioak modelatutako antxoaren batez besteko SL ± desbideratze estandarrak aplikatu ondoren. Azkenik, hirugarren grafikoan (c), histogramak agertzen dira, modelatutako antxoari dagokien mendeko aldagaiaren balioak adierazita. Urte bakoitzerako ANCOVA analisiaren ondoriozko ekuazioak urtero berdina den SL bati eta desbideratze estandar bati aplikatu ondoren lortu dira balio horiek

3.3.1. Gazteak

3.3.1.1. Txikiak

Tesi honetan aztertzeko 2007an arrantzatutako antxoaren gutxieneko neurria $SL_{\min}=6,60$ cm izan zen, eta "txikitza" hartzeko ezarritako irizpidea, berriz, $SL < 6,3$ cm izatea zenez, ez zegoen antxo "txikirik" urte horretan.

ANCOVAk zehaztu zuen PB eta SLren arteko erregresio bikoitz logaritmikoak paraleloak zirela 2008. eta 2016. urteetan, eta, beraz, antxoak modelatu zirenean, ikusi zen bi urte horietan antxoak hasierako PB halako 2,4 biderkatu zirela. Hala ere, 2016ko antxoaren jatorri-ordenatuaren balio handiagatik, urte horretakoak izan ziren astunenak neurri bererako. Era berean, nahiz eta 2015eko antxoari txikiak ($SL=4,16$ cm) meheenak izan, hau da, beren neurrirako pisu bizirik txikiak zutenak, maldaren balio handiagatik (hiru zuzenen artean hiperlometrikoa izan zen bakarra, $b'=3,196$), modelatutako neurrien pisu-igoera ehunekotan handiagoa izan zen ($\times 2,8$), beste bi urtekoena baino (2. Irudia eta 3. Taula).

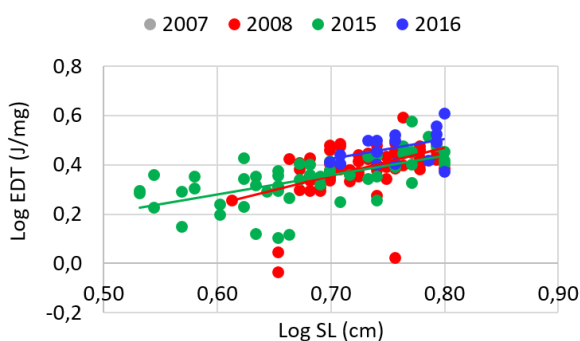


2. Irudia: Antxoa gazte “txikien” emaitzak. a) Pisu biziaren (PB) jatorrizko datuen eta luzera estandarraren (SL) arteko logaritmiko bikoitzezko erregresioak, aztertutako urteetan (2007, 2008, 2015 eta 2016); b) PB eta SLren arteko logaritmiko bikoitzezko erregresio zuzenak, ANCOVA analisisian lortutako ekuazioak luzera estandarrei eta desbiderapen estandarrei aplikatu ondoren lortzen direnak; c) Histogramak, urte bakoitzerako ANCOVA arauan lortutako ekuazioak luzera estandarrean eta aztertutako antxoa guztien batez besteko desbideratze estandar globalean aplikatu ondoren lortutako antxoa modelatuen PBak adierazita ($SL^t \pm Sd^t = 4,950 \pm 0,791$ cm). Erregresioen ekuazioak 3. Taulan ageri dira, bai eta SL eta desbideratze estandar globala ere ($SL^t \pm Sd^t$).

3. Taula: 2. Irudiko PB eta SLren arteko erregresio bikoitz logaritmikoen emaitza originalen ekuazioak (jatorrizko ekuazioak) eta ANCOVAren emaitzak aplikatu ondorengoak (ANCOVAren emaitzak) urte guztietarako (2007, 2008, 2015 eta 2016). Aztertutako antxoa guztien SL eta desbiderapen estandar orokorra ($SL^t \pm Sd^t$) ere erakusten dira, modelatutako antxoen balioak lortzeko erabiltzen baitira. a= Gurutzetua edo ordenatua erregresio-zuzenaren jatorrian. b= Erregresio-zuzenaren malda. a' eta b' parametroak ANCOVA analisisetan lortutako ekuazioei dagozkie.

Urtea	Jatorrizko ekuazioak				ANCOVAren emaitzak		$SL^t \pm Sd^t$
	n	r^2	a	b	a'	b'	
2008	69	0,642	1,088	2,651	1,044	2,712	$4,950 \pm 0,791$
2015	300	0,948	0,696	3,196	0,696	3,196	
2016	53	0,735	0,981	2,884	1,112	2,712	

Tukey-ren HDS testak erakutsi zuen urtero antxoen EDT guztiak desberdinak zirela. Hala, 2015. urteko antxoek izan zuten energia-dentsitate txikiena ($2,998 \pm 0,307$ J/mg PB), baina 2008. urtekoek izan zuten energia-dentsitate handiena ($3,109 \pm 0,454$ J/mg PB) (3. Irudia eta 4. Taula).

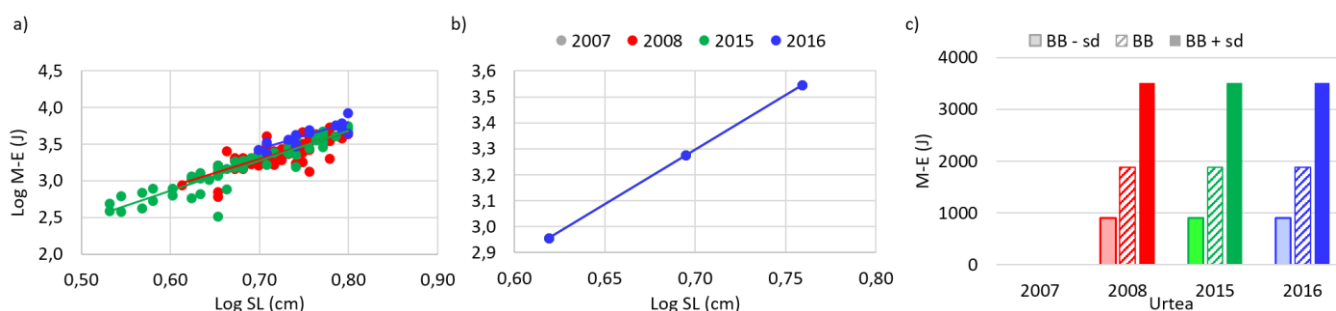


3. Irudia: Antxoa gazte “txikien” emaitzak. Energia-Dentsitate Totala (EDT eta luzera estandarraren (SL) arteko logaritmiko bikoitzezko erregresioak, aztertutako urteetan (2007, 2008, 2015 eta 2016).

4. Taula: Energia-dentsitate totalaren (EDT) ANOVAREN eta Tukey-ren HDS testen emaitzak.

Urtea	n	EDT (J/mg PB)		Tukey-ren HSD testa	
		Bataz beste	Sd	2015	2016
2008	77	3,109	0,454	<0,0001	<0,0001
2015	61	2,998	0,307		
2016	69	3,075	0,297		

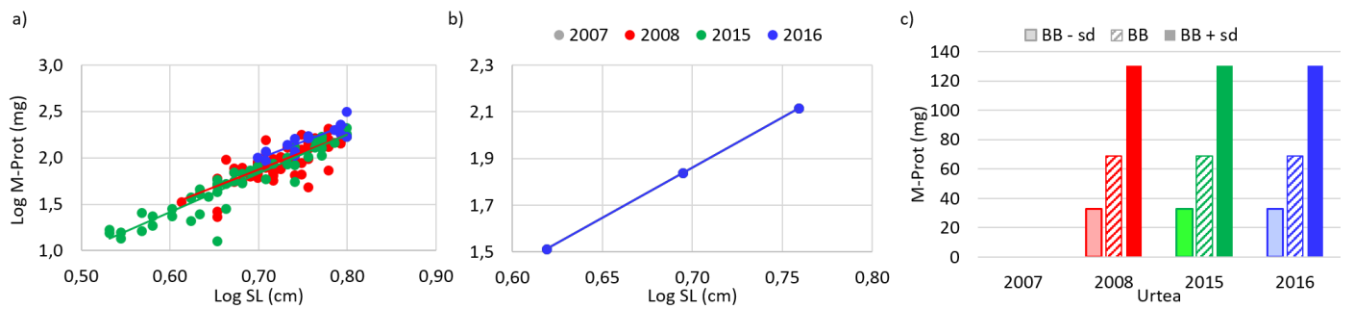
Azkenik, M-E, M-Prot eta M-Lip-ei dagokienez, ANCOVAREN analisisiek erakutsi zuten hiru urteetan ez zegoela alderik hiru aldagaietako bakar batean ere. Hau da, aldagai bakoitzean erregresio-zuzen bakarra zegoen, eta, beraz, gehikuntza berdina zen hiru urteetarako (x3,9 M-E-n, x4 M-Prot-en eta x2,7 M-Lip-en) (4., 5. eta 6. Irudiak; eta 5., 6. eta 7. Taulak).



4. Irudia: Antxoia gazte "txikien" emaitzak. a) Muskuluko energien (M-E) jatorrizko datuen eta luzera estandarren (SL) arteko logaritmiko bikoitzezko erregresioa, aztertutako urteetan (2007, 2008, 2015 eta 2016); b) M-E eta SLren arteko logaritmo bikoitzezko erregresio zuzenak, ANCOVA analisisian lortutako ekuazioak luzera estandarrei eta desbiderapen estandarrei aplikatu ondoren lortzen direnak; c) Histogramak, urte bakoitzerako ANCOVA arauan lortutako ekuazioak eta aztertutako antxoia guztien batez besteko luzera estandarrean eta desbideratze estandar globalean aplikatu ondoren lortutako antxoia modelatuen M-Eak adierazita ($SL^t \pm Sd^t = 4,950 \pm 0,791$ cm). Erregresioen ekuazioak 5. Taulan ageri dira.

5. Taula: 4. Irudiko M-E eta SLren arteko erregresio bikoitz logaritmikoen emaitza esperimenterik originalen ekuazioak (jatorrizko ekuazioak) eta ANCOVAREN emaitzak aplikatu ondorengoak (ANCOVA emaitzak) urte guztietarako (2007, 2008, 2015 eta 2016). a= Gurutzepua edo ordenatua erregresio-zuzenaren jatorrian. b= Erregresio-zuzenaren malda. a' eta b' parametroak ANCOVA analisisietan lortutako ekuazioei dagozkie.

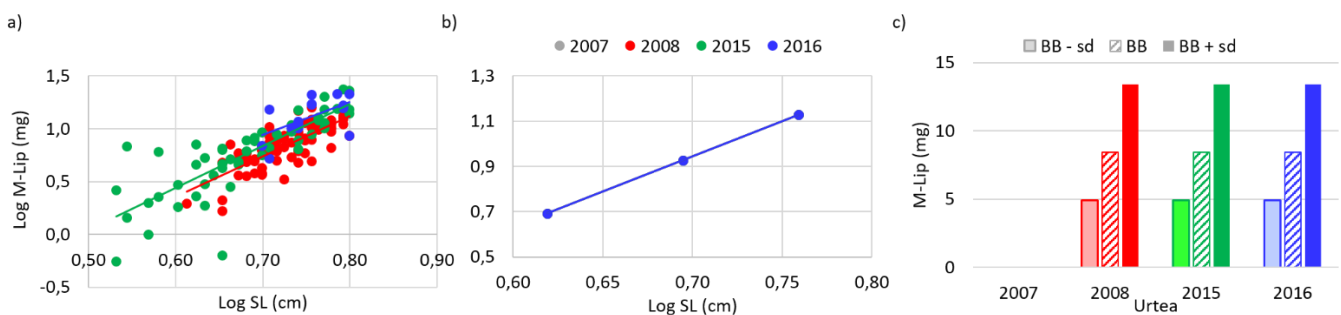
Urtea	n	Jatorrizko ekuazioak			ANCOVAREN emaitzak	
		r ²	a	b	a'	b'
2008	69	0,625	0,645	3,791	0,353	4,207
2015	51	0,866	0,409	4,099	0,353	4,207
2016	16	0,749	0,880	3,643	0,353	4,207



5. Irudia: Antxoia gazte “txikien” emaitzak. a) Muskuluko proteinen (M-Prot) jatorrizko datuen eta luzera estandarren (SL) arteko logaritmiko bikoitzezko erregresioa, aztertutako urteetan (2007, 2008, 2015 eta 2016); b) M-Prot eta SLren arteko logaritmo bikoitzezko erregresio zuzenak, ANCOVA analisisian lortutako ekuazioak luzera estandarrei eta desbiderapen estandarrei aplikatu ondoren lortzen direnak; c) Histogramak, urte bakoitzerako ANCOVA arauan lortutako ekuazioak eta aztertutako antxoia guztien batez besteko luzera estandarrean eta desbideratze estandar globalean aplikatu ondoren lortutako antxoia modelatuen M-Protak adierazita ($SL^t \pm Sd^t = 4,950 \pm 0,791$ cm). Erregresioen ekuazioak 6. Taulan ageri dira.

6. Taula: 5. Irudiko M-Prot eta SLren arteko erregresio bikoitz logaritmikoen emaitza originalen ekuazioak (jatorrizko ekuazioak) eta ANCOVAren emaitzak aplikatu ondorengoak (ANCOVA emaitzak) urte guztietarako (2007, 2008, 2015 eta 2016). a= Gurutzepua edo ordenatua erregresio-zuzenaren jatorrian. b= Erregresio-zuzenaren malda. a' eta b' parametroak ANCOVA analisisietan lortutako ekuazioei dagozkie.

Urtea	Jatorrizko ekuazioak				ANCOVAren emaitzak	
	n	r ²	a	b	a'	b'
2008	69	0,610	-0,772	3,777	-1,147	4,298
2015	51	0,884	-1,089	4,176	-1,147	4,298
2016	16	0,765	-0,591	3,690	-1,147	4,298

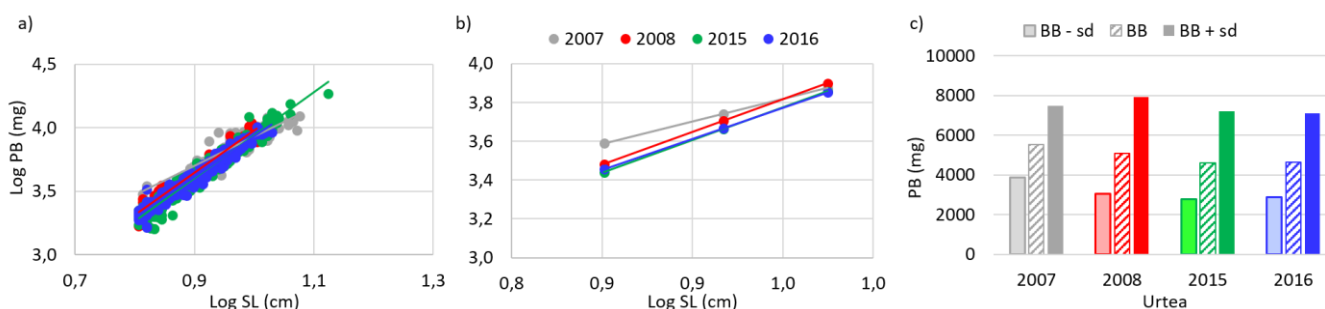


6. Irudia: Antxoia gazte “txikien” emaitzak. a) Muskuluko lipidoen (M-Lip) jatorrizko datuen eta luzera estandarren (SL) arteko logaritmiko bikoitzezko erregresioa, aztertutako urteetan (2007, 2008, 2015 eta 2016); b) M-Lip eta SLren arteko logaritmo bikoitzezko erregresio zuzenak, ANCOVA analisisian lortutako ekuazioak luzera estandarrei eta desbiderapen estandarrei aplikatu ondoren lortzen direnak; c) Histogramak, urte bakoitzerako ANCOVA arauan lortutako ekuazioak eta aztertutako antxoia guztien batez besteko luzera estandarrean eta desbideratze estandar globalean aplikatu ondoren lortutako antxoia modelatuen M-Lipak adierazita ($SL^t \pm Sd^t = 4,950 \pm 0,791$ cm). Erregresioen ekuazioak 7. Taulan ageri dira.

7. Taula: 6. Irudiko M-Lip eta SLren arteko erregresio bikoitz logaritmikoen emaitza originalen ekuazioak (jatorrizko ekuazioak) eta ANCOVAren emaitzak aplikatu ondorengoak (ANCOVA emaitzak) urte guztietarako (2007, 2008, 2015 eta 2016). a= Gurutzetua edo ordenatua erregresio-zuzenaren jatorrian. b= Erregresio-zuzenaren malda. a' eta b' parametroak ANCOVA analisisetan lortutako ekuazioei dagozkie.

Urtea	Jatorrizko ekuazioak				ANCOVAren emaitzak	
	n	r ²	a	b	a'	b'
2008	69	0,600	-1,948	3,839	-1,235	3,113
2015	51	0,668	-1,927	3,950	-1,235	3,113
2016	16	0,355	-1,235	3,113	-1,235	3,113

3.3.1.1. Handiak



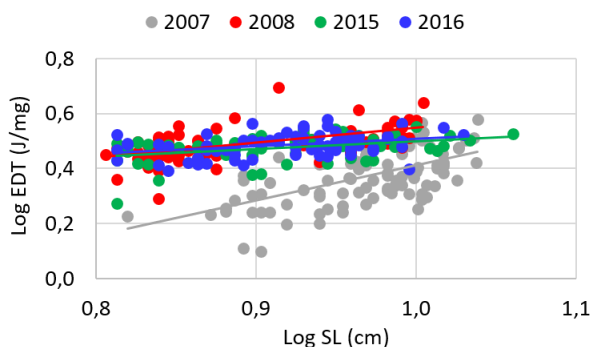
7. Irudia: Antxoia gazte “handien” emaitzak. a) Pisu biziaren (PB) jatorrizko datuen eta luzera estandarren (SL) arteko logaritmiko bikoitzeko erregresioa, aztertutako urteetan (2007, 2008, 2015 eta 2016); b) PB eta SLren arteko logaritmo bikoitzeko erregresio zuzenak, ANCOVA analisisian lortutako ekuazioak luzera estandarrei eta desbiderapen estandarrei aplikatu ondoren lortzen direnak; c) Histogramak, urte bakoitzerako ANCOVA arauan lortutako ekuazioak luzera estandarrean eta aztertutako antxoia guztien batez besteko desbideratze estandar globalean aplikatu ondoren lortutako antxoia modelatuen PBak adierazita ($SL^h \pm Sd^h = 8,265 \pm 1,167$ cm). Erregresioen ekuazioak 8. Taulan ageri dira, bai eta SL eta desbideratze estandar globala ere ($SL^h \pm Sd^h$).

ANCOVAk zehaztu zuen 2008. eta 2015. urteetako erregresio logaritmiko bikoitzak zuzen paraleloei egokitzen zitzaizkiela eta 2007an antxoak hipoalometrikoki hazten zirela ($b' < 3$). Hala, nahiz eta modelatutako antxoia txikietan ($SL=7,10$ cm), 2007. urtekoek hasierako pisu altuena zuten, hazkunde hipoalometrikoagatik, eta $SL=9,43$ cm neurtzen zutenerako, hasierako pisua $\times 1,9$ baino ez zuten handitu. Aldiz, 2008. eta 2015. urteetako antxoek 2,6 aldiz handitu zuten hasierako pisua, eta 2008koak dira astunenak (7. Irudia eta 8. Taula).

8. Taula: 7. Irudiko PB eta SLren arteko erregresio bikoitz logaritmikoen emaitza originalen ekuazioak (jatorrizko ekuazioak) eta ANCOVAren emaitzak aplikatu ondorengoak (ANCOVA emaitzak) urte guztietarako (2007, 2008, 2015 eta 2016). Aztertutako antxoia guztien SL eta desbiderapen estandar orokorra ($SL^h \pm Sd^h$) ere erakusten dira, modelatutako antxoien balioak lortzeko erabiltzen baitira. a= Gurutzetua edo ordenatua erregresio-zuzenaren jatorrian. b= Erregresio-zuzenaren malda. a' eta b' parametroak ANCOVA analisisetan lortutako ekuazioei dagozkie.

Urtea	Jatorrizko ekuazioak				ANCOVA emaitzak		$SL^h \pm Sd^h$
	n	r ²	a	b	a'	b'	
2007	99	0,801	1,617	2,316	1,617	2,316	8,265 ± 1,167
2008	77	0,957	0,653	3,326	0,611	3,373	
2015	363	0,952	0,559	3,385	0,570	3,373	
2016	233	0,959	0,738	3,194	0,738	3,194	

EDTak ez zuen SLrekiko mendekotasun-harremanik erakutsi, 2007. urtean izan ezik, han harreman positiboa baitzegoen. Horregatik, korrelazioa Tukey-ren HSD analisiaren bidez aztertu zen. Hala, 2007. urtean izan zen gainerako urteekin alderatuta energia-dentsitatean aldeak izan zituen bakarra, eta baliorik txikienak erakutsi zituen. Beraz, 2007ko antxoek energia-dentsitate txikiagoa zuten ($EDT = 2.399 \pm 0.525$ J/mg PB) gainerako urteetako antxoek baino (8. Irudia eta 9. Taula).



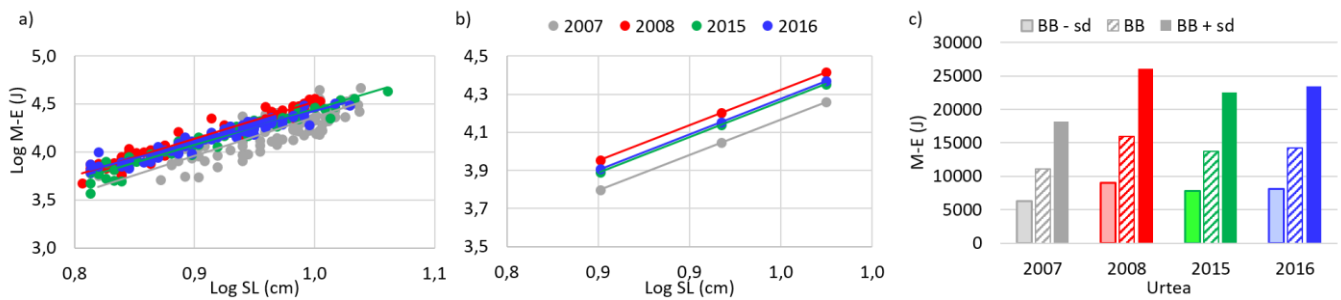
8. Irudia: Antxoak gazte “handien” emaitzak. Energia-Dentsitate Totala (EDT) jatorrizko datuen eta luzera estandarren arteko logaritmo bikoitzeko erregresio zuzenak, aztertutako urteetan (2007, 2008, 2015 eta 2016).

9. Taula: Energia-dentsitate totalaren (EDT) ANOVAren eta Tukey-ren HSD testen emaitzak. Ezberdintasun ez-esanguratsuak letra etzanez agertzen dira.

Urtea	n	EDT (J/mg PB)	
		Bataz beste	Sd
2007	99	2,399	0,525
2008	77	3,109	0,454
2015	61	2,998	0,307
2016	69	3,075	0,297

Urtea	Tukey-ren HSD testa		
	2008	2015	2016
2007	<0,0001	<0,0001	<0,0001
2008		0,127	0,636
2015			0,298

Muskulu-energiari dagokionez (M-E), ANCOVk zehaztu zuen urtero handitu egiten zela muskuluaren energia-edukia, SLrekiko hazkunde-eredu berari jarraituz (9. Irudia eta 10. Taula). Hala ere, bere jatorri-ordenatua txikia denez ($\alpha = 0,615$), 2007ko antxoek beti erakutsi zituzten gainerako urteetan baino M-Eren balio txikiagoak, neurri bererako (7,10-9,43 cm); urte horretan, 6272,7 J M-E izatetik 18160 J izatera pasatu ziren. Aitzitik, 2008ko antxoek izan zituzten beti muskulu-energiaren balio altuenak, M-E= 9004.4 J-tik M-E= 26068.8 J-etara.

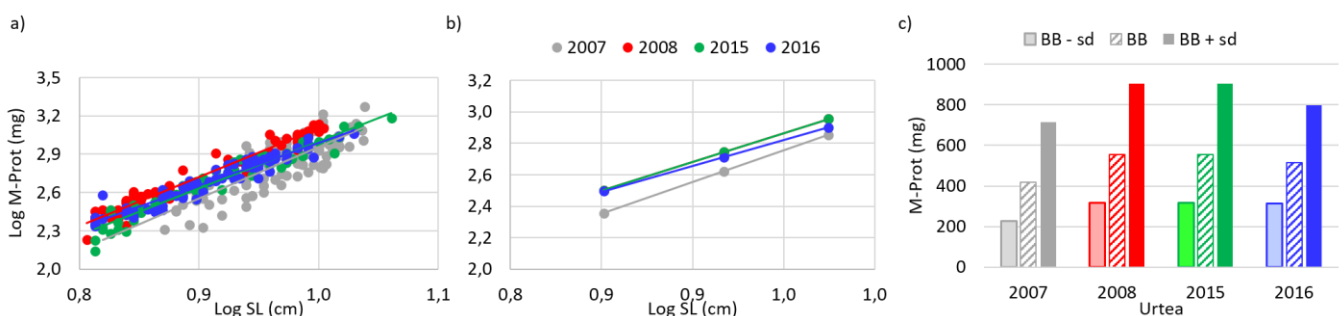


9. Irudia: Antxoia gazte “handien” emaitzak. a) Muskuluko energiaren (M-E) jatorrizko datuen eta luzera estandarren (SL) arteko logaritmiko bikoitzezko erregresioa, aztertutako urteetan (2007, 2008, 2015 eta 2016); b) M-E eta SLren arteko logaritmo bikoitzezko erregresio zuzenak, ANCOVA analisisian lortutako ekuazioak luzera estandarrei eta desbiderapen estandarrei aplikatu ondoren lortzen direnak; c) Histogramak, urte bakoitzerako ANCOVA arauan lortutako ekuazioak luzera estandarrean eta aztertutako antxoia guztien batez besteko desbideratze estandar globalean aplikatu ondoren lortutako antxoia modelatuen M-Eak adierazita ($SL^h \pm Sd^h = 8,265 \pm 1,167$ cm). Erregresioen ekuazioak 10. Taulan ageri dira.

10. Taula: 9. Irudiko M-Eren eta SLren arteko erregresio bikoitz logaritmikoen emaitza esperimental originalen ekuazioak (Jatorrizko ekuazioak) eta ANCOVAren emaitzak aplikatu ondorengoak (ANCOVA emaitzak) urte guztietarako (2007, 2008, 2015 eta 2016). a= Gurutzepua edo ordenatua erregresio-zuzenaren jatorrian. b= Erregresio-zuzenaren malda. a' eta b' parametroak ANCOVA analisisietan lortutako ekuazioei dagozkie.

Urtea	Jatorrizko ekuazioak				ANCOVAren emaitzak	
	n	r ²	a	b	a'	b'
2007	99	0,686	0,352	4,011	0,615	3,739
2008	77	0,955	0,673	3,851	0,772	3,739
2015	61	0,938	0,731	3,715	0,709	3,739
2016	69	0,919	1,120	3,308	0,725	3,739

Bestalde, 2008. eta 2015. urteetan, muskulu-proteinak SLrekiko erregresio-zuzen berera egokitu ziren, eta, hala, beste bi urteetan baino proteina-eduki handiagoa erakutsi zuten. Aitzitik, nahiz eta 2007ko antxoia txikienek (SL=7,10 cm) muskulu-eduki proteikorik txikiena izan, lau antxoetatik hiperlometrikoena izan baitzen ($b'=4,029$), urte horretakoak izan ziren hazkunde modelatuan proteina-edukia gehien handitu zuten antxoak. Berriz, 2016. urtean muskulu-proteinen edukia 2,6 faktorez bakarrik handitu zen (10. irudia eta 11. taula).



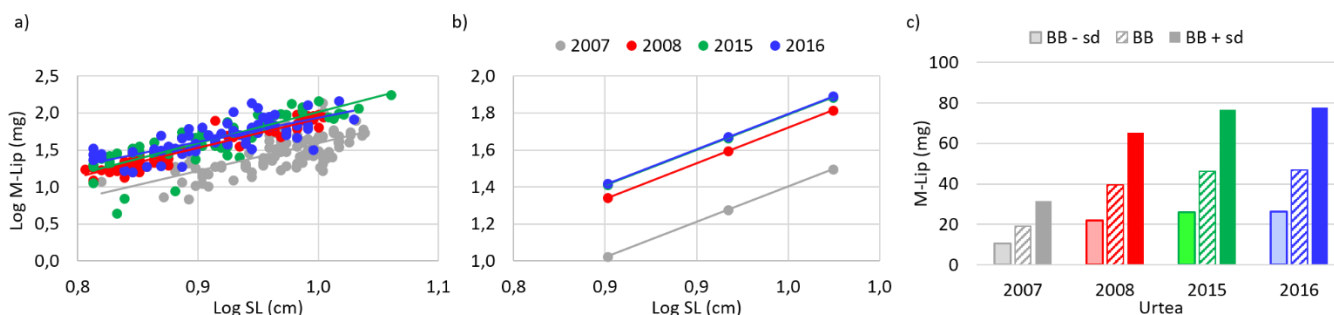
10. Irudia: Antxoia gazte “handien” emaitzak. a) Muskuluko proteinen (M-Prot) jatorrizko datuen eta luzera estandarren (SL) arteko logaritmiko bikoitzezko erregresioa, aztertutako urteetan (2007, 2008, 2015 eta 2016); b) M-Prot eta SLren arteko logaritmo bikoitzezko erregresio zuzenak, ANCOVA analisisian lortutako ekuazioak luzera estandarrei eta desbiderapen estandarrei aplikatu ondoren lortzen direnak; c) Histogramak, urte bakoitzerako ANCOVA arauan lortutako ekuazioak eta aztertutako antxoia guztien batez besteko luzera estandarrean eta

desbideratze estandar globalean aplikatu ondoren lortutako antxoa modelatuen M-Protak adierazita ($SL^h \pm Sd^h = 8,265 \pm 1,167$ cm). Erregresioen ekuazioak 11. Taulan ageri dira.

11. Taula: 10. Irudiko M-Proten eta SLren arteko erregresio bikoitz logaritmikoen emaitza esperimental originalen ekuazioak (Jatorrizko ekuazioak) eta ANCOVAren emaitzak aplikatu ondorengoak (ANCOVA emaitzak) urte guztietarako (2007, 2008, 2015 eta 2016). a= Gurutzetua edo ordenatua erregresio-zuzenaren jatorrian. b= Erregresio-zuzenaren malda. a' eta b' parametroak ANCOVA analisisetan lortutako ekuazioei dagozkie.

Urtea	Jatorrizko ekuazioak				ANCOVAren emaitzak	
	n	r ²	a	b	a'	b'
2007	99	0,695	-1,073	4,029	-1,073	4,029
2008	77	0,953	-0,744	3,847	-0,615	3,662
2015	61	0,934	-0,668	3,669	-0,615	3,662
2016	69	0,916	-0,332	3,321	-0,332	3,321

Azkenik, muskulu-energian gertatzen zen bezala, ANCOVA analisiak erakutsi zuen urtero lipido-edukia 3 aldiz handitzen zela. Hala ere, gurutzetutu txikia zutenez, 2007ko antxoek beti izan zuten gainerako urteetako antxoek baino lipido-eduki txikiagoa. Aitzitik, 2015. eta 2016. urteetako antxoek, antzeko lipido-edukia izanik, balio altuenak erakutsi zituzten (≈ 26 mg izatetik $\approx 77,2$ mg izatera pasatu ziren, modelatutako hazkundera amaitu ondoren) (11. Irudia eta 12. Taula).



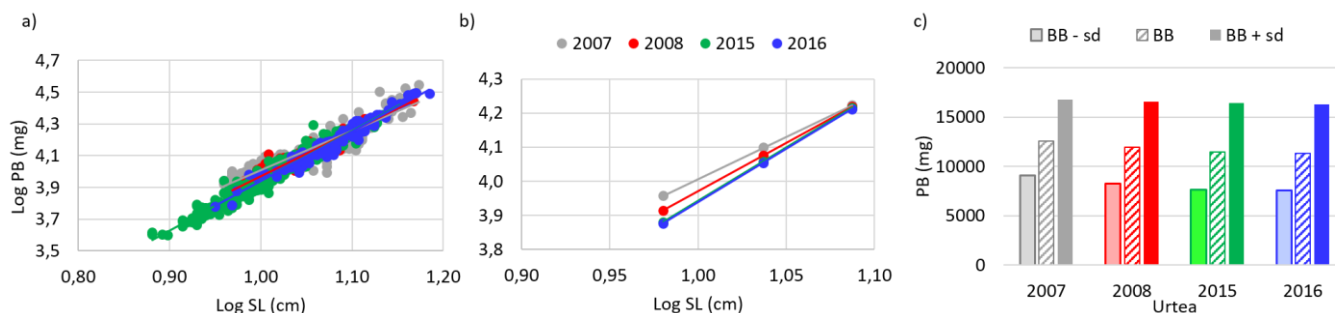
11. Irudia: Antxoa gazte "handien" emaitzak. a) Muskuluko lipidoen (M-Lip) jatorrizko datuen eta luzera estandarren (SL) arteko logaritmiko bikoitzeko erregresioa, aztertutako urteetan (2007, 2008, 2015 eta 2016); b) M-Lip eta SLren arteko logaritmo bikoitzeko erregresio zuzenak, ANCOVA analisisian lortutako ekuazioak luzera estandarrei eta desbiderapen estandarrei aplikatu ondoren lortzen direnak; c) Histogramak, urte bakoitzerako ANCOVA arauan lortutako ekuazioak eta aztertutako antxoa guztien batez besteko luzera estandarrean eta desbideratze estandar globalean aplikatu ondoren lortutako antxoa modelatuen M-Lipak adierazita ($SL^h \pm Sd^h = 8,265 \pm 1,167$ cm). Erregresioen ekuazioak 12. Taulan ageri dira.

11. Taula: 6. Irudiko M-Lipen eta SLren arteko erregresio bikoitz logaritmikoen emaitza esperimental originalen ekuazioak (Jatorrizko ekuazioak) eta ANCOVAren emaitzak aplikatu ondorengoak (ANCOVA emaitzak) urte guztietarako (2007, 2008, 2015 eta 2016). a= Gurutzetua edo ordenatua erregresio-zuzenaren jatorrian. b= Erregresio-zuzenaren malda. a' eta b' parametroak ANCOVA analisisetan lortutako ekuazioei dagozkie.

Urtea	Jatorrizko ekuazioak				ANCOVAren emaitzak	
	n	r ²	a	b	a'	b'
2007	99	0,436	-2,145	3,736	-2,237	3,831
2008	77	0,912	-2,019	3,943	-1,919	3,831
2015	61	0,692	-2,185	4,201	-1,847	3,831
2016	69	0,573	-1,316	3,255	-1,844	3,831

3.3.2 Helduak

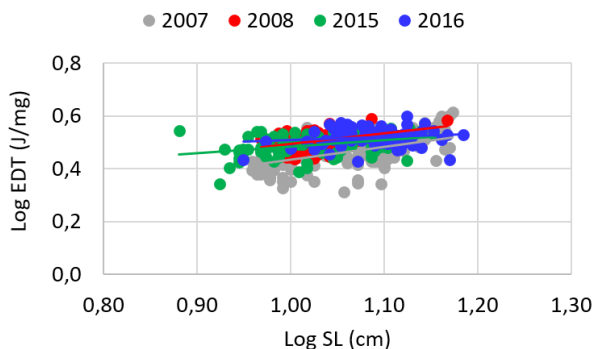
1+ adineko antxoa helduen kasuan, Bizkaiko Golkoko antxoen urte arteko aldakortasuna aztertu zen. ANCOVA analisiaren arabera, PB eta SLren erregresioen artean desberdintasunak zeuden urte guztietarako. Hala ere, nahiz eta lau zuzenak desberdinak izan, eta antxoa txikienak (SL=12,23 cm) pisu desberdina zuten (2007ko antxoak astunenak ziren, eta 2016. urtekoak, berriz, arinenak), SL=12,23 cm luze izan arte hazi zirenez, denak PB ≈16500 mg-ra iritsi ziren (12. Irudia eta 13. Taula). Horretarako, 2007ko antxoen pisua 1,8 aldiz handitu zen, baina 2015. eta 2016. urteetako pisua 2,2 aldiz handitu behar izan zen.



12. Irudia: Antxoa helduen emaitzak. a) Pisu biziaren (PB) jatorrizko datuen eta luzera estandarren (SL) arteko logaritmiko bikoitzezko erregresioa, aztertutako urteetan (2007, 2008, 2015 eta 2016); b) PB eta SLren arteko logaritmiko bikoitzezko erregresio zuzenak, ANCOVA analisisian lortutako ekuazioak luzera estandarrei eta desbiderapen estandarrei aplikatu ondoren lortzen direnak; c) Histogramak, urte bakoitzerako ANCOVA arauan lortutako ekuazioak luzera estandarrean eta aztertutako antxoa guztien batez besteko desbideratze estandar globalean aplikatu ondoren lortutako antxoa modelatuen PBak adierazita ($SL^a \pm Sd^a = 10,882 \pm 1,336$ cm). Erregresioen ekuazioak 13. Taulan ageri dira, bai eta SL eta desbideratze estandar globala ere ($SL^a \pm Sd^a$).

13. Taula: 12. Irudiko PB eta SLren arteko erregresio bikoitz logaritmikoen emaitza esperimental originalen ekuazioak (jatorrizko ekuazioak) eta ANCOVAren emaitzak aplikatu ondorengoak (ANCOVA emaitzak) urte guztietarako (2007, 2008, 2015 eta 2016). Aztertutako antxoa guztien SL eta desbiderapen estandar orokorra ($SL^a \pm Sd^a$) ere erakusten dira, modelatutako antxoen balioak lortzeko erabiltzen baitira. a= Gurutzetua edo ordenatua erregresio-zuzenaren jatorrian. b= Erregresio-zuzenaren malda. a' eta b' parametroak ANCOVA analisisetan lortutako ekuazioei dagozkie.

Urtea	Jatorrizko ekuazioak				ANCOVAren emaitzak		$SL^a \pm Sd^a$
	n	r^2	a	b	a'	b'	
2007	170	0,868	1,530	2,477	1,530	2,477	10,892 ± 1,336
2008	95	0,875	1,127	2,844	1,127	2,844	
2015	514	0,958	0,818	3,125	0,819	3,124	
2016	114	0,948	0,820	3,119	0,815	3,124	



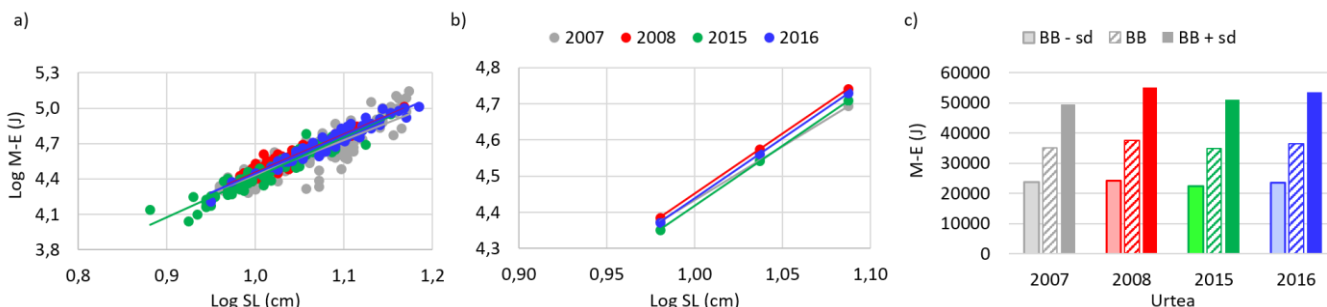
13. Irudia: Antxoak helduen emaitzak. Energia-Dentsitate Totala (EDT) jatorrizko datuen eta luzera estandarraren (SL) arteko logaritmo bikoitzezko erregresio zuzenak, aztertutako urteetan (2007, 2008, 2015 eta 2016).

Gazteen kasuan bezala, EDT aldagaiak ez zuen inolako harremanik izan SLrekin (13. Irudia); beraz, ANOVA eta Tukey-ren HDS testak aztertu ziren. Hala, 2007ko EDTak diferentzia nabarmenak erakutsi zituen gainerako urteekiko, eta baliorik txikiak izan zituen ($2,909 \pm 0,357$ J/mg PB) (14. taula).

14. Taula: Energia-dentsitate totalaren (EDT) ANOVaren eta Tukey-ren HDS testen emaitzak. Ezberdintasun ez-sanguratsuek letra etzanez agertzen dira.

Urtea	n	EDT (J/mg PB)		Tukey-ren HSD testa		
		Bataz beste	Sd	2008	2015	2016
2007	170	2,909	0,357	<0,0001	<0,0001	<0,0001
2008	95	3,195	0,218		0,109	0,078
2015	80	3,091	0,301			<0,0001
2016	66	3,312	0,262			

Muskuluaren energia-edukiari dagokionez, ANCOVA analisiak jakinarazi zuen 2007. urtea gainerako urteetatik bereizi zela, eta urte horiek zuzen paraleloak zituzten, eta, horregatik, energia-hazkunde bera izan zutela modelatutako neurrien artean (SL 9,56 eta 12,23 cm artean). Hala, malda txikiagoa zutenez (hipoalometriko samarra zen $b=2,981$, eta beste hirurak nabarmen hiperalometrikoak ziren, $b'=3,334$), 2007ko antxoek M-E $\times 2,1$ baino ez zuten handitu; gainerako urteetan, antxoek 2,3 aldiz handitu zuten M-E (14. Irudia eta 15. Taula).

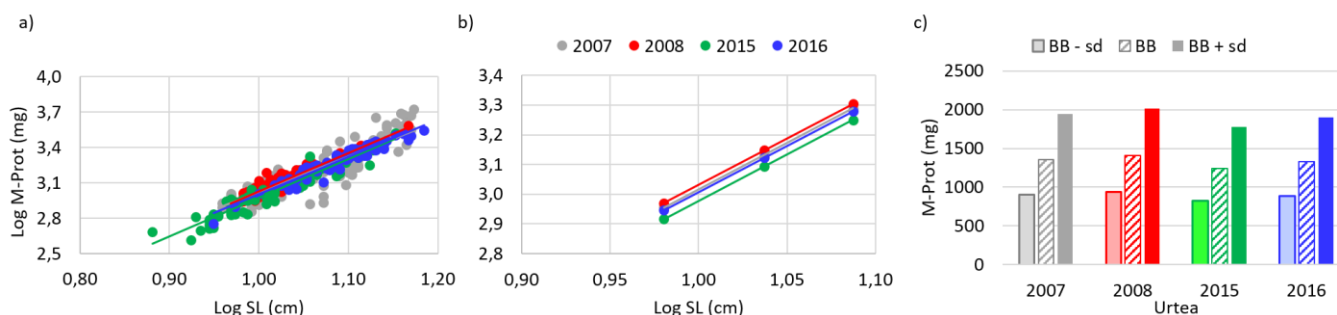


14. Irudia: Antxoak helduen emaitzak. a) Muskuluko energien (M-E) jatorrizko datuen eta luzera estandarraren (SL) arteko logaritmo bikoitzezko erregresioa, aztertutako urteetan (2007, 2008, 2015 eta 2016); b) M-E eta SLren arteko

logaritmo bikoitzezko erregresio zuzenak, ANCOVA analisisian lortutako ekuazioak luzera estandarrei eta desbiderapen estandarrei aplikatu ondoren lortzen direnak; c) Histogramak, urte bakoitzerako ANCOVA arauan lortutako ekuazioak eta aztertutako antxoak guztien batez besteko luzera estandarrean eta desbideratze estandar globalean aplikatu ondoren lortutako antxoak modelatuen M-Eak adierazita ($SL^a \pm Sd^a = 10,882 \pm 1,336$ cm). Erregresioen ekuazioak 15. Taulan ageri dira.

15. Taula: 14. Irudiko M-E eta SLren arteko erregresio bikoitz logaritmikoen emaitza esperimental originalen ekuazioak (Jatorrizko ekuazioak) eta ANCOVAren emaitzak aplikatu ondorengoak (ANCOVAren emaitzak) urte guztietarako (2007, 2008, 2015 eta 2016). a= Gurutzeptua edo ordenatua erregresio-zuzenaren jatorrian. b= Erregresio-zuzenaren malda. a' eta b' parametroak ANCOVA analisisetan lortutako ekuazioei dagozkie.

Urtea	Jatorrizko ekuazioak				ANCOVAren emaitzak	
	n	r ²	a	b	a'	b'
2007	170	0,801	1,453	2,981	1,453	2,981
2008	95	0,871	1,209	3,245	1,117	3,334
2015	80	0,931	1,016	3,400	1,084	3,334
2016	66	0,933	1,185	3,260	1,104	3,334

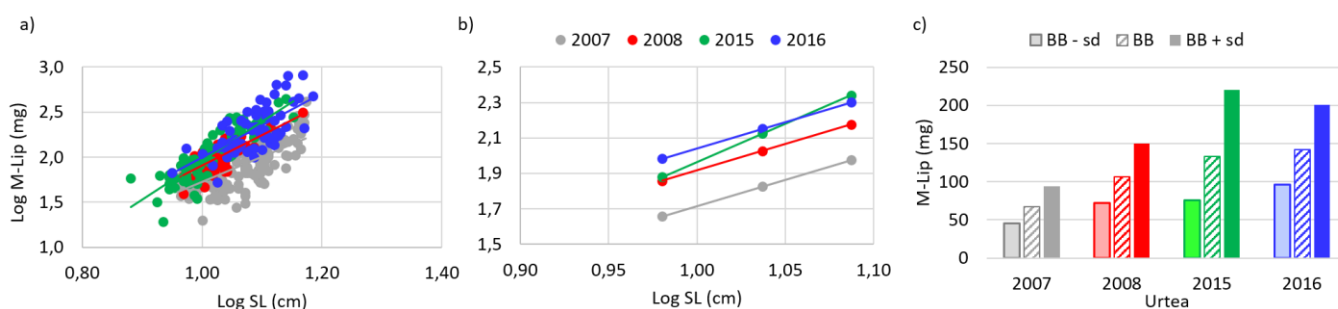


15. Irudia: Antxoak helduen emaitzak. a) Muskuluko proteinen (M-Prot) jatorrizko datuen eta luzera estandarren (SL) arteko logaritmiko bikoitzezko erregresioa, aztertutako urteetan (2007, 2008, 2015 eta 2016); b) M-Prot eta SLren arteko logaritmo bikoitzezko erregresio zuzenak, ANCOVA analisisian lortutako ekuazioak luzera estandarrei eta desbiderapen estandarrei aplikatu ondoren lortzen direnak; c) Histogramak, urte bakoitzerako ANCOVA arauan lortutako ekuazioak eta aztertutako antxoak guztien batez besteko luzera estandarrean eta desbideratze estandar globalean aplikatu ondoren lortutako antxoak modelatuen M-Protak adierazita ($SL^a \pm Sd^a = 10,882 \pm 1,336$ cm). Erregresioen ekuazioak 16. Taulan ageri dira.

Bestalde, proteinen kasuan, ANCOVA analisiak malda bera erakutsi zuen proteinek SLren aurrean dituzten lau erregresio logaritmiko bikoitzentzat, baina zuzen bakoitzerako jatorri-ordenatu desberdina dute. Hala, muskulu-proteinen hazkunde portzentuala berdina izan zen lau urteetan (hasierako edukia 2,2 aldiz handitu zen), baina 2015ekoek beti izan zituzten gainerako urteetan baino proteina gutxiago. Aldiz, 2008an beti izan zituzten proteina gehien (15. Irudia eta 16. Taula).

16. Taula: 15. Irudiko M-Prot eta SLren arteko erregresio bikoitz logaritmikoen emaitza espermental originalen ekuazioak (Jatorrizko ekuazioak) eta ANCOVaren emaitzak aplikatu ondorengoak (ANCOVaren emaitzak) urte guztietarako (2007, 2008, 2015 eta 2016). a= Gurutzetua edo ordenatua erregresio-zuzenaren jatorrian. b= Erregresio-zuzenaren malda. a' eta b' parametroak ANCOVA analisietan lortutako ekuazioei dagozkie.

Urtea	Jatorrizko ekuazioak				ANCOVaren emaitzak	
	n	r ²	a	b	a'	b'
2007	170	0,805	0,021	3,002	-0,094	3,111
2008	95	0,875	-0,204	3,233	-0,079	3,111
2015	80	0,936	-0,289	3,264	-0,133	3,111
2016	66	0,926	-0,160	3,162	-0,104	3,111



16. Irudia: Antxoia helduen emaitzak. a) Muskuluko lipidoen (M-Lip) jatorrizko datuen eta luzera estandarren (SL) arteko logaritmiko bikoitzeko erregresioa, aztertutako urteetan (2007, 2008, 2015 eta 2016); b) M-Lip eta SLren arteko logaritmo bikoitzeko erregresio zuzenak, ANCOVA analisian lortutako ekuazioak luzera estandarrei eta desbiderapen estandarrei aplikatu ondoren lortzen direnak; c) Histogramak, urte bakoitzerako ANCOVA arauan lortutako ekuazioak eta aztertutako antxoia guztien batez besteko luzera estandarrean eta desbideratze estandar globalean aplikatu ondoren lortutako antxoia modelatuen M-Lipak adierazita ($SL^a \pm Sd^a = 10,882 \pm 1,336$ cm). Erregresioen ekuazioak 17. Taulan ageri dira.

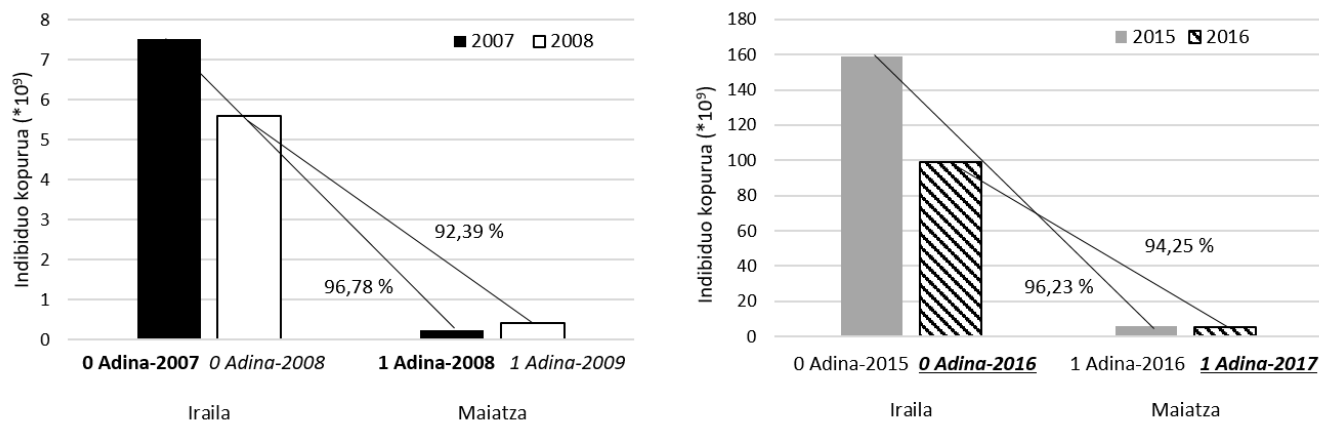
Azkenik, muskulu-lipidiko edukari dagokionez, ANCOVAk jakinarazi zuen 2007., 2008. eta 2016. urteetan proportzio berean handitu zirela beren M-Lip kantitatea (hasierako M-Lip halako 2,1), 2015eko antxoak proportzio handiagoan hazi ziren, eta hasierako M-Lip kantitatea bikoiztu egin zen. Horregatik, urte horretako antxoak 9,46 cm luze izan zirenean, muskuluan lipido gehien zituztenak ez ziren izan, haien malda oso hiperalometrikoa izan zelako ($b'=4,329$), 12,23 cm luze izatera iritsi zirenean, muskuluetan lipido gehien zituztenak izan ziren. Aitzitik, jatorri-ordenatuaren balio txikia dela eta ($a' = -1,260$), 2007ko antxoek ez zuten inoiz lortu gainerako urteetako balioak, modelatutako heinaren luzera bakar batean ere (SL 9,56 eta 12,23 cm artean) (16. Irudia eta 17. Taula).

17. Taula: 16. Irudiko M-Prot eta SLren arteko erregresio bikoitz logaritmikoen emaitza espermental originalen ekuazioak (Jatorrizko ekuazioak) eta ANCOVaren emaitzak aplikatu ondorengoak (ANCOVaren emaitzak) urte guztietarako (2007, 2008, 2015 eta 2016). a= Gurutzetua edo ordenatua erregresio-zuzenaren jatorrian. b= Erregresio-zuzenaren malda. a' eta b' parametroak ANCOVA analisietan lortutako ekuazioei dagozkie.

Urtea	Jatorrizko ekuazioak				ANCOVaren emaitzak	
	n	r ²	a	b	a'	b'
2007	170	0,530	-1,039	2,766	-1,260	2,975
2008	95	0,593	-1,472	3,379	-1,059	2,975
2015	80	0,778	-2,365	4,329	-2,365	4,329
2016	66	0,437	-1,561	3,553	-0,933	2,975

3.3.3 Neguko heriotza-tasa

Heriotza-tasa handiena 2007-2008ko negurako kalkulaturakoa izan zen (% 96,78), eta horren atzetik, oso gertu, 2015 eta 2016 urteetako negurako kalkulaturakoa; urte horretan, heriotza-tasaren % 96,23 gainditu zen (17. Irudia).



17. Irudia. 2007., 2008., 2015. eta 2016. urteetako iraileko gazte kopuruaren (0 adina) estimazioa, eta heldu-kopurua (1. adina) hurrengo urteko maiatzean: 2008, 2009, 2016 eta 2017. Halaber, negu bakoitzeko zenbatetsitako neguko hilkortasuna ehunekotan adierazi da.

Muskuluaren osagai biokimikoen eta muskuluetakoa materia organikoaren pisu biziarekiko ehunekoak txikiagoak dira 2007ko iraileko antxoetan. Aldiz, portzentaje handienak 2016ko iraileko antxoetan izan ziren (18. Taula), nahiz eta lipidoen ehunekoan ez zen alde nabarmenik hauteman aurreko urtearekin alderatuta.

18. Taula: Muskuluaren (M) osagai biokimikoen (Prot = proteinak, Lip = lipidoak, KH = karbohidratoak) eta materia organikoaren (MO) batezbestekoak eta desbiderapen estandarrek, 2007ko, 2008ko, 2015eko eta 2016ko iraileko pisu biziarekiko. Ezberdintasun ez-esanguratsuak letra etzanez agertzen dira.

Urtea	% M-Prot	p	% M-Lip	p	% M-KH	p	% M-MO	p
2007	9,32 ± 2,02	<0,0001	0,43 ± 0,17	<0,0001	0,13 ± 0,05	<0,0001	9,87 ± 2,15	<0,0001
2008	10,60 ± 2,12		0,74 ± 0,19		0,19 ± 0,07		11,53 ± 2,27	
2015	9,54 ± 1,94	<0,0001	1,00 ± 0,38	0,403	0,23 ± 0,09	<0,0001	10,77 ± 2,16	<0,0001
2016	11,05 ± 1,22		1,03 ± 0,35		0,33 ± 0,12		12,41 ± 1,32	

Azkenik, 2007. eta 2015. urteetako EDT ere apalenak izan ziren. Datu horrek berriro azpimarratzen du urte horietako antxoan egoera nahiko txarra izan zela (19. Taula).

19. Taula: 2007ko, 2008ko, 2015eko eta 2016ko iraileko energia-dentsitate totalen (EDT) batezbestekoak eta desbiderapen estandarrak, eta Student-en testaren emaitzak (p).

Urtea	EDT (J/mg PB)	p
2007	2,399 ± 0,525	<0,0001
2008	2,814 ± 0,558	
2015	2,672 ± 0,539	<0,0001
2016	3,058 ± 0,334	

3.4. Eztabaida

3.4.1 Gazteak

Kapitulu honetan erabiltzen diren antxoa gazteen neurriak irailean (3-15 cm) gazteentzat aurkitutako neurrien ohiko mailaren barruan daude (Boyra *et al.*, 2013); beraz, printzipioz, pentsa daiteke gure lagina populazioaren irudikapen ona dela. Hala ere, luzera-tarte horiek irizpide kronologikoen (laginak biltzeko urtea) arabera definitutako kategoría edo taldeetan modu xehatua banatzean, ikusten da luzera mailak ez zirela urtero berdina izan; beraz, SLren aldagai independentea zuten emaitza esperimentaletan eragina izan dezake aldakortasun horrek, batez ere, aztertutako alometriaren mendeko aldagaia SLarekiko edozein izanda ere.

Irizpide kronologiko bati jarraituz, luzera estandar esperimentalen tarteak honela banatu ziren: 2007. urtea (6,6 – 10,9 cm), 2008. urtea (4,1 – 10,1 cm), 2015. urtea (3,4 – 13,3 cm) eta 2016. urtea (5,0 – 10,7 cm). Ikus daitekeenez, 2007ko SLek hartzen duten heinak 2015. urteko SLen heinaren \approx % 43 baino ez du hartzen, nahiz eta egia den lehenengoek hartzen duten heina (6,6 – 10,9 cm) barne hartzen dela eta, zorionez, bigarrenek (3,4 – 13,3 cm) hartzen duten tartean ere bete-betean sartzen dela. Zorionez, bestela esaten dugu, zeren eta, alde batetik, pisuaren eta luzeraren arteko erlazioak ia beti aldatzen baitira alometria positibo samar baten arabera, eta, bestetik, hazkunde-tasa adinaren (edo tamainaren) arabera alda baitaiteke von Bertalanffy-k deskribatutako kurba sigmoidal baten ibilbideari jarraituz (Lester *et al.*, 2004), muturreko eredu-erregresioa izan baitaiteke edozein neurritan.

2011ko artikuluan, Froesek eta kolaboratzaileek adierazi zuten “*azken hamarkadan, arrainen Pisu/Luzera erlazioari (PLE = WLR, ingelesezko siglengatik) buruz argitaratutako artikuluen kopurua azkar ari dela handitzen. Artikulu gehienak arrainetan espezializatutako aldizkarietan argitaratu dira, eta 697-367 artikulua 16 aldizkarietan agertu dira*” (Froese *et al.*, 2011). Ez dugu ondorengo daturik, baina luzera-unitateak arrainen pisu eta biomasa azkar eta eroso bihurtzeko tresna horrek duen erabilgarritasuna dela eta (Oscos *et al.*, 2005), eta, erlazioa ondo ezarrita dagoenean, balioespenen fidagarritasuna oinarri zientifiko gisa hartuta, arrantza bat ebaluatzeko eta kudeatzeko estrategia bat proposatzerakoan, uste dugu joera hori ez dela motelduko, baizik eta gorantz jarraituko duela.

Bizkaiko Golkoko antxoaren biomasa nabarmen jaitsi zen 2002. urtean, eta 2010. urtera arte ez zen berreskuratu; beraz, kapitulu honetako lehen bi urteetan (2007. eta 2008. urteetan), nahiko mugatuta egon ziren kanpaina ozeanografikoak, eta astungarri bat izan zen: Bizkaiko Golkoko antxoaren stocka oso pobretuta zenez, beste helburu zientifiko batzuetarako lagindutako puntu guztietan ezin izan ziren antxoak arrantzatu edota kopuru esanguratsuan lortu. Aitzitik, kapitulu honetan aztertutako azken bi urteetan (2015 eta 2016), antxoa-populazioa egoera onean dago, hau da, biomasa-datu handiak daude; beraz, indibiduen lagin ugariagoak eta puntu gehiago bildu ahal izan ziren.

la arrantza-gertaera orori berez dagokio bere estokastizitate geografikoa, antxoa-populazioak berez alderrai direlako eta ibilbideei jarraituz soilik aurreikus daitezkeen lekuetara mugitzen direlako, bai espazioaren zabaltasunagatik, bai uraren tenperaturaren eta elikagaietan aberatsak diren eta antxoek aktiboki bilatzen dituzten guneen (Irigoiien *et al.*, 2008) aleaziozko banaketaren ondorioz urtetik urtera aldatzen direlako. Horri gehitzen badiogu laginketak ez zirela egin tesi honen beharrak soilik kontuan hartuta, horrek eragin zuen, urte desberdinetan, laginketa-puntuak ezin izatea bat etorri kokapen geografiko berean; hala ere, egia da antxoan lantze- eta harrapatze-lanak beste batzuetan lagindutako puntuetatik gertu egin zirela ia beti.

Pisu biziaren eta luzera estandarraren arteko erlazioaren malda beti izan zen nabarmen hipoalometrikoa 2007an, hau da, urte horretako antxoek pisu gutxiago irabazten zuten gainerako urteekin konparatuta. Antxoan hazkundeak hazkuntza-kurba logistikoa bati jarraitzen badiu, hau da, von Bertalanffy edo Gompertz motako ekuazio bati egokitzen bazaio (Jones, 2002), eta *Engraulis encrasicolus*-en gehienezko neurria 20 cm (<https://www.fishbase.se/summary/66>) ingurukoa baldin bada, kurba sigmoideo simetrikoa (Sinovčić & Zorica, 2006), bere inflexio puntua 10 cm inguruan egongo litzateke, 2007an aztertutako antxoan neurria ($SL_{pa} \pm S_{da} = 9,238 \pm 0,907$ cm), gutxi gorabehera. Inflexio-puntuak adina markatzen du, luzerarekin zuzenean lotua, baina modu konplexuan, zeina puntu horretatik aurrera hazkundera moteltzen den. Hazkunde moteltze hori faktore endogeno epigenetikoek edo faktore exogenoek eragin dezakete, hala nola ingurumen-faktoreek, elikadura-faktoreek eta abarrek. Ez da ahaztu behar 2007ko urte hartan Bizkaiko Golkoko antxoa-populazioa ez zela erabat berreskuratu aurreko bosturteko batean izandako kolapsotik. Sinovčić & Zorica-k (2006) hipoalometria kasu ugari erregistratu zituen Adriatikoaren erdialdean, Kroaziaren parean. Esate baterako, $b = 2,4$ ko balioa, Sinovčić & Zorica-k (2006) emana, eta 13,1 eta 16,8 cm arteko luzera eta 3 urte baino gehiagoko luzera zuten aleei dagokie. Ale horiek 2007koak baino askoz hurbilago egongo lirateke luzera asintotikotik (lehen aipatu dugun longitude asintotikotik (20 cm)). Hori dela eta, b parametroaren balio txikia izango lukete. Froese-k (2006) $2,5 < b < 3,5$ heinetik urrun dagoen b -ren edozein balio arretaz berrikustea gomendatzen zuen; beraz, gure kasuan, kontu handia izan beharko genuke 2007ko antxoa "handiekin". Koutrakis & Tsiklirasek ere (2003) hipoalometria ($b = 2,728$) aurkitu zuten Egeo itsasoko *Engraulis encrasicolus*-en.

2008. eta 2016. urteetako antxoa "txikien" kasuan, horiek ere hazkunde hipoalometrikoa izan zuten, hau da, indibiduoek beren luzeraren arabera zegokiena baino gutxiago pisatzen zuten. 1go Kapituluari ikusi zenez, gure datu-basea erreferentzia gisa hartuta (ez tamainari ez urteari erreparatu gabe), antxoan portaera fisiologikoa 6,3 cm-ra aldatu zen. Hala ere, datu hori zehatzago aztertzean, ikusi zen, bai 2008an bai 2016. urtean, portaera fisiologikoaren aldaketa hori neurri txikiagoan gertatu zela: 5,5 cm 2008an eta 6,1 cm 2016. urtean. Aldaketa horrek esan nahi zuen, neurri horretatik aurrera, antxoak ehunekotan proteinak baino lipido gehiago metatzen has zitezkeela, eta, beraz, MOa lipidotan aberastuko liratekeela. Pisu bizia aztertzean, uraren pisua ere hartzen da kontuan, edo bestela esanda, hidratazioaren ehunekoa. Lipidoen hidrofobizitatea dela eta, osagai biokimiko hori gehiago metatzeak murriztu egiten du hidratazio-portzentajea; izan ere, osagai hidrofiloak metatzen direnean, osagai horiek hidratazio- eta adsortzio-ura metatzen dute. Hala, erreserbako substantzia gisa metatutako glikogeno-gramo bakoitzeko, nahitaez, 2 gramo hidratazio-ur pilatzen dira (Berg *et al.*, 2008). Beraz, kasu horretan, gramo bat glikogenok hiru gramoko ekarpena egingo lioke pisu biziari, eta 1 baino ez pisu lehorrari. Aldiz, lipidoak pilatzen direnean horiek "lehorrak" egiten dutenez, gramo bat erreserbako lipido hartuko luke pisu bizian eta beste gramo bat lehorrean, eta, beraz, % 0ko hidratazio-portzentajea izango luke. Azken batean, lipidoak metatzen direnean edo,

aldizka, proteinak eta karbohidratoak metatzen direnean, antxoen pisu lehorrak pisu gutxiago izango luke lehenengo kasuan.

2015erako, antxoen batez besteko SLa aurreko kasuan (7 urte lehenago) baino % 13 txikiagoa zen. Baliteke geure buruari galdetzea nola den posible arrantza-tokia itxita egon zen urte batean jasotako indibiduoak, eta egoera biologiko txarrean zeudenak, Bizkaiko Golkoko antxoa-populazioaren urte "normal" batean jaiotakoak baino handiagoak izatea (2015erako antxoa-biomasa 20 eta 25 aldiz handiagoa zen (28253 tona) (ICES, 2016) Bizkaiko Golkoan, 2008an baino). Bi arrazoi daude. 2007. urtean, arrantza-tokia itxita egonda, tamaina handiko indibiduo helduen kopurua edo proportzioa nahiko handia izan zitekeen, eta horrek urte horretako errunaldia aurreratu zezakeen; izan ere, indibiduo handiak izaten dira lehenak errunaldia hasten dutenak eta arrautza handiagoak sortzen dituztenak (Guevara Fletcher, 2011; Motos *et al.*, 1996; Sanz & Uriarte, 1989). Urte haietan itsasoan zegoen antxoaren biomasa txikia zela eta, larbek biteloa agortu eta lehen aldiz elikatzen hasi ondoren, elikagaiarekiko berariazko lehia murriztu egin zen, eta, ondorioz, hasierako hazkundera ona izan zen. Aitzitik, 2015. urtean, antxoaren biomasarik handiena erregistratu zen oraintsuko denbora-seriean; beraz, urte horretako antxoa txikiek, oraindik ere igeriketarako gaitasun mugatua zutenak, elikadurarekiko lehiakortasun handia izan zezaketen beren kideekin (tamaina berekoak edo handiagoak), eta, hala, antxoaren hazkundera mugatuta geratuz. Maldaren balio handiak ($b = 3,178$), ordea, Pisuaren eta Luzeraren arteko Erlazioa (PLE) azkar hobetu zela adierazten du, agian, elikagaiaren eskuragarritasuna hobetu zelako edo elikagaiarekiko lehia txikiagoa zelako (helduek migratu egin zutelako?). Hiperlometriak adierazten du pisua azkarrago ari zela irabazten luzetarako hazkuntzari zegokiona baino. Hau da, antxoak "gizentzen" egongo lirатеke. Kasu horretan, 1,1 cm-ko hazkuntza pisu bizian 822 mg irabaziz kalkulatu zen, eta, hala, antxoa txikien PB 2,8 aldiz handitu zen. Bestalde, Irigoien *et al.*-ek (2008) Bizkaiko Golkoko antxoa-populazio berarekin lanean 2004. eta 2005. urteetan (gure kasuan bezala, irailean), $b = 3,361$ ($n = 3001$, $r^2 = 0,9901$), hiperlometrikoa eta gurearen oso antzekoa aurkitu zuten.

Karakterizazio energetikoa

Energia Dentsitate Totala aztertu zenean, ikusi zen aztertutako urte guztietan EDT antxoaren luzerarekiko independentea izan zela. Hala, EDT eta SLren arteko erregresio-zuzenak ia paraleloak ziren abzisa-ardatzarekiko, eta, horren ondorioz, zehaztapan-koefizientea (r^2) hain zen txikia, ezen erregresioaren esanahi estatistikoa ia nulua baitzen kasu gehienetan. Hori bera ikus zitekeen Tirelli *et al.*-ek (2006) euren artikuluan. baita Trudel *et al.*-ek (2005) edo Dubreuil & Petitgas-ek (2009). Artikulu horretan, puntuen sakabanaketa ikusita, udazkeneko energia-dentsitateak neguan eta udaberrian baino % 30 handiagoak direla aipatzen da, inolako matematika-laguntza espliziturik gabe.

Schloesser & Fabrizio-k (2015), arrain osoen homogeneizatzeko-ponpa kalorimetrikoan egindako errekontzagatik, energia-dentsitatearen balio zertxobait handiagoak aurkitu zituzten gure EDTak baino, zeintzuak 2015eko antxoa "txikien" $2,249 \pm 0,506$ balioa eta 2008ko antxoa "handien" $3,109 \pm 0,454$ balioen artekoak izan ziren. Schloesser & Fabrizio-k (2015) $4,137 \pm 0,538$ J/mg-ko balioak erregistratu zituzten udako platuxan (*Paralichthys dentatus*), $4,700 \pm 1,018$ J/mg-koak korbina atlantikarra (*Micropogonias undulatus*) eta $5,032 \pm 0,658$ J/mg-koak lupia marratuan (*Morone saxatilis*). Balio muturrekoenak Rand *et al.*-ek erregistratu zituzten (1994) *Alosa pseudoharengus* izeneko arrainean (sardinzarren familiako espezie bat), non, 1979an, Michigan lakuan, $6,259$ J/mg energia-dentsitate handia (guk Pisu Bizi gisa hartuko genukeenaren antzekoa) zehaztu baitzuten bonba kalorimetrikoaren bidez, urdaila ireki eta hustu zitzairen aleetan. EDT hain altua izateak pentsarazten digu koipe mesenterikoa ez zela kendu. Nolanahi

ere, autoreek adierazi zuten espezie horretako EDTen balioak aldatu egin zirela urteen poderioz, baina aurreko mendeko 80ko hamarkadaren amaieran 4,6 J/mg pisu bizi inguruko balioetan egonkortu zirela. Michigan lakuaren produktibitatea jaitsi izanari egotzi zioten energia-dentsitatearen jaitsiera. Takahashi *et al.*-ek (2001) antxoa japoniarraren (*Engraulis japonicus*) ale helduetan, hau da, genital garatuarekin, 6,3 J/mg pisu bizi EDTen balioak aurkitu zituzten.

Bizkaiko Golkoko gure antxoa-espezie berean (*Engraulis encrasicolus*), Dubreuil & Petitgas-ek (2009) ere ponpa kalorimetrikoarekin lan egiten zuten, baina oraingoan antxoa osoak erretzen zituzten, tripak kendu gabe, udazkenean arrantzatuta, eta energia-dentsitateak erregistratu zituzten, pisu hezeari dagokionez, $5,27 \pm 0,58$ J/mg antxoa txikitari (Luzera Totala (LT) < 10 cm) eta $6,70 \pm 0,93$ J/mg-koa antxoa ertainetan (10 < LT < 14 cm); eta pisu lehorrari dagokionez, berriz, $21,07 \pm 1,83$ J/mg-koa antxoa txikitari (LT < 10 cm) eta $23,75 \pm 1,46$ J/mg antxoa ertainetan (10 < LT < 14 cm). Era berean, Tirelli *et al.* (2006) ohartu ziren Adriatikoko itsasoko antxoaren energia-dentsitatea 4,34 J/mg zela urrian. Aipatzekoa da Tirelli *et al.*-en (2006) kasuan, urriko EDTen kalkulurako, gazteak eta helduak sartzen ziren; beraz, dentsitateari buruzko daturik altuenak helduekin lotuta egongo dira ziurrenik, eta baxuenak, berriz, gazteekin.

Behar diren zuhurtziekin, bibliografiako datuak hainbat arrain-espezie aztertuta lortu baitira, urteko hainbat garaitan, eta hainbat garapen-egoeratan, erabilitako metodologiak desberdinak izateaz gain, uste dugu gure emaitza esperimentalek zuzeneko konparazioa onartzen dutela bibliografiarekin. Gurean antzeko kasuetako bat Arrheniusena (1998) izan liteke, Baltikoko ezpataren muskuluari egiten diolako erreferentzia (*Sprattus sprattus*), non energia-dentsitatearen aldaketa bat gertatzen baita abuztuan 3,7 J/mg-tik azaroaren hasieran 5,3 J/mg-ra. Gure kasuan, muskulua energia-dentsitatea pisu hezearekiko $5,143 \pm 0,779$ J/mg izan zen.

Esan behar da ezen, nahiz eta esanahi estatistiko txikia izan, EDT vs. S.L.ren erregresio-zuzenaren maldak zeinu positiboa zuela; beraz, ondoriozta daiteke antxoa handienek energia-aberastasun handiagoa dutela, eta horixe aurkitu ohi da bibliografian (Hart *et al.* 1940; Rand *et al.*, 1994; Sinclair *et al.*, 2015; Trudel *et al.*, 2005). Adibidez, Van de Putte *et al.* (2006) ohartu ziren *Electrona antarctica* linterna-arrainaren EDT handitu egin zela 26,9 J/mg pisu lehorretik (PL) (urtebetetik beherako gazteak) 32 J/mg PLera (hiru urteko aleak).

Engraulis encrasicolus "handien" energia-dentsitate totalaren azterketan, 2007. urtea izan zen aldekoena, urte horretan izan baitzituzten baliorik txikienak. Aldiz, 2008ko antxoak izan ziren onenak, balio altuenak erakutsi zituztelako. Hau da, 2007ko antxoek energia gutxiago izan zuten pisu biziko unitate bakoitzeko gainerako urteetan baino, eta, beraz, energia gutxiago zuten neguari aurre egiteko. Era berean, 2008ko antxoen EDTaren balio altuenek adieraziko lukete pisu biziko unitate bakoitzeko energia gehiago zutela gainerako urteetan baino, eta, beraz, neguari beste urteetan baino hobeto egin ziezaioketeela aurre.

Antxoa "txikien" kasuan, 2015. urteko antxoek izan zuten energia-dentsitate txikiena, eta, beraz, antxoa txiki horiek izan ziren euren bizitzako lehen neguko egoera okerren aurre egiteko prest egongo zirenak. Ikusita "handien" eta helduen EDT direlakoen 2007ko balioak direla baxuenak, eta azterketa honetan urte horretako antxoa "txikiak" ez ditugun arren, seguru asko, 2007. urteko "txikiak" 2015ekoak baino egoera okerragoan egongo lirakeke.

Bestalde, bai antxoa "handien" bai "txikien" muskulu-energiak PBaren antzeko aldakuntza-eredua izan zuen, 2007an izan ezik. Euren PB kontutan hartuta, urte hartako antxoak izan ziren astunenak, baina M-E gutxien izan zutenak izan ziren. Muskulua materia organikoaren osagai biokimiko garrantzitsuenak proteinak eta lipidoak dira (Venugopal & Shahidi, 1996). Pisutsuenak izan arren, aldi berean M-E gutxiago izateak, edo ia gauza bera izango litzatekeena, materia

organiko gutxiago izateak, bi gauza adieraziko lituzke ziur aski: 1) hiperplasiak eragindako hazkunde goiztiar normalari ez zion jarraitu hipertrofiak eragindako hazkunde indartsu batek, hau da, zelulak erreserbako materialez betetzeak, edo 2) 2007ko kohorteko antxoak energia-balantze negatibotik igaro zirela edo pasatzen ari zirela irailerako; hala, zeluletako materia organikoa hein batean kontsumituta egongo zen, eta zelulak urez beteta geratuko ziren, zelulen tamaina eta, beraz, ehunen eta organoen oinarritzko egitura ahal zen neurrian mantentzeko. Hortik ondoriozta daiteke, seguruenik, haien egoera ez litzatekeela nahikoa ona izango hurrengo neguko baraualdi probableei behar adinako energia-bermerekin aurre egiteko. Antzeko egoera bat hauteman zen bakailaoaren familiako larbetan, non baraualdiak flotagarritasuna handitu baitzuen, ehunetako ur-edukia handitu zelako eta proteina-maila jaitsi zelako (Frank & McRuer, 1989); beraz, egoera txarrean zeuden larbak ur-zutabearen goiko aldean kokatu ohi ziren (Conway *et al.*, 1998).

Antxoak gazteetan gibelaren tamaina ia hutsala denez, M-E eta EDT estu lotuta daude. Hala, M-E maximoa den antxoetan (2008), EDTak ere balio altuenak erakusten ditu (2008); eta, aldiz, M-E erregistratutako balioetatik txikiena denean (2007), EDTak ere gutxieneko balioak erakusten ditu (2007).

Muskuluko proteinak (M-Prot) eta lipidoak (M-Lip)

Urte guztietako antxoen luzera estandarreko datuak hartuta eta 3. taulako ekuazioak aplikatuta, ondorioztatzen da 2008ko antxoak modelatuak, txikienak, bi luzera-unitate estandar hazi zirenean (2,334 cm), proteina- eta lipido-biomasa 628,98 mg-tan handitu zela; horietatik 585,7 mg (% 93) proteinei dagozkie eta 43,31 mg (% 7) lipidoei. Hala ere, 2007ko antxoak, handienak, luzera berean hazi zirenean, 507,79 mg gehiago pisatu zuten; horietatik 487,0 mg (% 95,9) proteinak dira eta 20,83 mg (% 4,1) lipidoak.

Bai erreserba-edukiera bai energia-kontsumoa estu lotuta egon ohi dira gorputzaren tamainarekin. Energia somatikoko erreserben tamainaren denbora-aldakortasuna, oro har, animalien urtarokotasunarekiko egokitzapen orokortzat hartzen da (Ponds, 1981; Witter & Cuthill, 1993). Adibidez, behe-latitudeetako arrainek denbora zeharreko aldakortasun txikiagoa erakusten dute erreserba energetikoen tamainan latitude altuetako arrainek baino (Meffe & Snelson, 1993). Sasoi batzuetan, elikagai gutxi izaten delako, eta, ondorioz, energia gutxiago irensten da, edo energia gehiago gastatzen delako, sasoi txarrei bizirik irautea energia-erreserba somatikoen tamainaren araberakoa izan daiteke. Tamaina handiagoko indibiduoek eta azkar erabiltzeko moduan energia gehien metatzen dutenek (batez ere lipidoek) aukera handiagoa dute baliabide-eskasia handiko aldietan bizirik irauteko, hala nola iparraldeko negu epeletan gertatzen direnak. Hautespen-presioen konbinazio horrek adierazten du, energia-hornidura mugatu baten eskariari buruzko gatazka hori handiagoa dela adin-klase gazteenetako arrain txikienetan (Post & Parkinson, 2001).

Lehen hazkunde-denboraldiaren amaieran, neguko egoera txarrei aurre egiteko prestaketa gisa, iparraldeko eskualde epeleko ale gazteek biziraupen-estrategia bikoitz baten dilemari aurre egin behar diote (Post & Parkinson, 2001), luze eta zabal deskribatuta dagoena gaiari buruz literaturan. Osagai somatikoa (muskularra) garatu dezakete, igeriketa-gaitasunak hobetzeko, hala, elikadura-trebetasunak edo ihesbideak hobetzeko; edo, bestela, lehentasuna eman ahal izango diote, halaber, beharrezko erreserba-kopuruaren metaketari, neguko baldintza "normal" batzuek ezarritako energia-murrizketak, hau da, populazio horretako indibiduoak egokituta daudenean, nolabaiteko lasaiera batekin gainditu ahal izateko (Herderson *et al.*, 1988). Bistan denez, Itsaso Zeltikoko *Engraulis encrasicolus* populazioen neguko ingurumen-baldintza

“normalak”, seguruenik, ingurumen-baldintza “muturrekoak” izango dira Kantauriko kostaldetik hurbil bizi diren espezie bereko populazioentzat. Segur aski, beste substratu genetiko bat egongo da populazio batean edo bestean; hau da, fenotipo espezifikoak egongo dira, banakoak biotopo batean bizirik irauteko aukera emango duten berezitasunekin, non beste alelo batzuen eramaileak galdu egingo lirartekeen. Muskulu-aukera hautatuz gero, argi dago proteinen anabolismoa izango dela nagusi; erreserba-metaketa aukeratzen bada, berriz, metabolismo lipidikoa izango da indartua.

Bizkaiko Golkoan, gutxienez, udazkenaren hasieratik, antxoareztat elikagai gutxiago izango da; beraz, gero eta eskaintza energetiko txikiagoa eta gero eta mugatuagoa dagoenez, gero eta premia-koagoa da erantzun fisiologiko egokiena ematea, aukera estrategiko bati edo besteari baliabideak esleitzeagatik gatazka konpontzeko. Bi kasuetan, energia-banaketako patroia guztiek bete beharreko gutxienerako batzuk daude, egokitzapenezkoa bada. Gazteek gutxienerako gaitasun fisikoa izateko hainako tamaina lortu behar da, mugikortasunaren eta hazkunde somatikoaren energia-kostu handiei aurre egiteko behar-beharrezkoa den energia eskuratzeko behar diren arrisku-portaerak hartu ahal izateko, eta hori guztia harrapariengandik ihesi egiten duten bitartean. Aldi berean, energia-gordailu bat izan behar du, behar adinako tamainakoa, energia-ekarpen egokia bermatzeko adinakoa, neguko baraualdian ohiko gastu metabolikoaren ondoriozko eskariak asetzeko. Gastu hori nahiko tokiaren eta urteko klimatologiaren arabera izango da (Sogar & Spencer, 2004).

Hautespen-presioak bereziki biziak izango dira indibiduoak euren bizitzako lehenen neguari aurre egiteko prestatu behar direnean (Post & Parkinson, 2001). Udazkeneko denboraldian oraindik ez bada gutxienerako neurri iritsi, zenbait arrazoirengatik, hala nola, arrautzaren eklosio berantiarra edo elikadura-urritasun larria larba-ondoko garapenaren hasierako faseetan, presio selektibo nagusia uneko energia-soberakin gehienak hazkuntza somatikoaren tasa maximizatzea bideratzea izango da. Bistan denez, une horretako tamainaren eta lortu beharreko gutxienerako neurriaren arteko desfasea zenbat eta handiagoa izan, orduan eta handiagoa izango da noranzko horretan egindako presio selektiboa, eta presio hori gutxituz joango da, indibiduoak tamaina horretara hurbiltzen den heinean. Hautespen-presioen konbinazio egoki baten ondorioz, neurri jakin batetik aurrera, baliabideak esleitzeko estrategia alternatiboa hartu behar da, hau da, energia ahalik eta gehien metatzea dakarrena, batez ere lipido gisan, neguan bizirik irauteko (ikus 1. kapituluaren informazio gehiago izateko). Oro har, arrainen bizitzako lehen etapetan, erreserbako lipidoen kopurua handitu egiten da adinean aurrera egin ahala, eta, horren ondorioz, indibiduo handiek txikiak baino energia gehiago izaten dute (Cianelli *et al.*, 2002).

Antxoa une horretan bizi den bizi-zikloko etapako berariazko baldintza biokimiko estrukturalak bete behar dira, zalantzarik gabe, oraindik hasiberria, baina epe ertain eta luzera saihestezina den baraualdiari aurre egiteko (Acheampong *et al.*, 2012). Hori dela eta, arrain handienak dira proportzioan lipido gehien metatzen dutenak eta neguan bizirik irauteko aukera gehien dituztenak (Post & Parkinson, 2001). Lipido-erreserba agortzeko haina luze izango balitz baraualdia, badirudi energia-iturri gehigarri bat erabil daitekeela, hau da, muskulu-proteinen katabolismoa, baina, kasu horretan, harrapariak saihesteko gaitasuna izango litzateke konprometitua (Maddock & Burton, 1994).

Estrategia batetik bestera aldatzea hormonalki arautuko da ziur aski, eta Bizkaiko Golkoko antxoaren plastikotasun fenotipikoari esker alda daiteke, bereziki, eta urtaroko diren inguruetan bizi diren arrainen, oro har (Huret *et al.*, 2018; Karås, 1990). Fenomeno klimatikoaren berezko estokastizitatearen eraginez, eta, ondorioz, elikagaien gorabeheren eraginez, estrategia-

aldaketaren unea eta intentsitatea oso desberdina izan daiteke urte batetik bestera, eta antxoak plastikotasun fenotipiko egokitzailari esker erantzun ahal izango dio aldakortasun hori (Schultz & Conover, 1997).

Gure laginketaren denbora-estaldura ez zen, ezta gutxiago ere, antxoa gaztearen udazkeneko hazkunde-estrategiaren aldaketa aztertzeko egokiena. Horren bidez, hasierako egoera batetik (batez ere, proteina-aberastasunaren ondorioz handituko litzateke tamaina), beste egoera alternatibo batera pasatuko litzateke, non biomasaren hazkundera, batez ere, lipidoen metatze-tasa handitzearen ondorioz gertatuko bailitzateke. Gure laginak denboraldi estu batean (irailean) eta klimatologikoki trantsiziokoa den urtaro batean (udako maximoen eta neguko minimoen arteko uraren tenperatura eta udazkeneko ekinozotik hurbil dagoen fotoperiodoa) jaso ziren. Ezaugarri horiek ez dira kualitatiboki egokienak izango estrategia-aldaketaren arazoa argitzeko. Hala ere, estrategia-aldaketa horrek zorrotza eta bizia izan behar du *Engraulis encrasicolus*-en, zeina itxuraz egiten baita, baita hura argitan ateratzeko diseinatu ez diren esperimientuen (gurea kasu) emaitzetan ere.

Dauzkagun ingurumen-datuak ezin dituzte azaldu aurkitzen ditugun balioak eta ereduak. Uraren tenperatura faktore garrantzitsuenetariko bat da, eragina baitu arrautzen, larben eta gazteen garapenean; elikaduran eta haien eskuragarritasunean; arnasketan eta tasa metabolikoan (maila optimotik kanpo, arnasketa eta tasa metabolikoa igo egiten dira); eta, fitoplanktonaren eta zooplanktonaren furixadi patroetan (aurreratu edo atzeratu egin daiteke, hala nola *bloom*-aren edo furixadiaren maximoa markatu) (Bakun *et al.*, 2010; Barroeta *et al.*, 2017; Cushing, 1975; Fanjul *et al.*, 2017, 2018; Hurst, 2007). Era berean, olatuen, korronteen eta haizearen indarrak eragina izango du elikagaiaren dispersioan eta antxoa gazteek elikagaiak aurkitzeko duten gaitasunean (haize, korronte eta olatu handiagoek zooplanktona aurkitzeko eta lortzeko duten gaitasuna murriztuko dute). Fotoperiodoa beste faktore bat da (tenperaturarekin batera), eta arrainen hazkunde-tasan eragiten du. Ezaugarri hori, oro har, handitu egiten da egunaren luzera handitzean (Karås, 1990). Eragin hori bereziki nabarmena da haraparitzan ikusmena erabiltzen duten harraparietan eta, beraz, batez ere eguneko elikatzen direnetan, antxoa kasu. Udazkenean, egunaren iraupen txikiagoak eta uraren tenperatura jaisteak batera eragiten dute elikagaien eskuragarritasuna murrizteko eta, ondorioz, arrainen hazkundera moteltzeko (Karås, 1990). Bestalde, Aturri eta Garonako emariak zenbat eta handiagoak izan, orduan eta handiagoak izango dira lumen eraginpean dauden eremuak. Hala ere, korronteen eta haizeak ere eragina izango dute lumen tamainan eta norabidean. Horregatik, ibai-luma horiek ez dute inolako eraginik izango kostaldetik urrun dauden gazteen artean. Aldanondo *et al.*-ek (2010), Boyra *et al.*-ek (2016), Irigoien *et al.*-ek (2007) eta Uriarte *et al.*-ek (2001) aurkitu zuten, uda hasieran, larbak eta gazteak itsaslabarrera migratzen zirela, kostatik urrunduz, baina igeri egiteko gaitasun handiagoa lortu eta uda hurbildu ahala, berriz ere itsasertzera migratzen zutela. Horregatik, ibaietako luma horiek ez dute inolako eraginik izanen kostatik urrun dauden gazte haien gainean. Azkenik, urdaileko pisuaren ehunekoak, pisu biziaren gainean, nola elikatzen diren erakuts badezake ere, bizitzako azken egunetakoa baino ez litzateke izango. Hala ere, muskuluaren konposizio biokimikoa ez da bizitzako azken astearen ondorio bakarrik (Garrido *et al.*, 2008). Horregatik, etorkizuneko ikerketetarako, komenigarria litzateke urte osoko datu biotiko eta abiotikoak izatea (adibidez, zooplanktonaren ugaritasunaren datuak eta antxoan urdailak; azterketa genetikoak; olatuen indarra, haizea, etab.), ingurumen-datu horien ereduak konposizio biokimikoaren ereduarekin nola erlazionatzen diren ikusteko..

3.4.2 Helduak

Pisu bizia

Behin baino gehiagotan aipatu izan da antxoaren arrantza debekatuta zegoela 2007an, antxoaren egoera biologiko txarragatik. Horren beste froga bat da tesi honetan erregistratutako PB vs. SL erlazioen artean b txikiena indibiduo helduei dagokiela ($b'=2,477$, hipoalometrikoa). Horri gehitzen badiogu norbanako helduak gutxiago hazten direla luzeran, hipoalometria horrek adieraziko luke indibiduo helduak ez zirela erreserbak pilatzen ari behar zuten abiaduran, neguko biziraupena arriskuan jarriz edo hurrengo udaberrian ugalketan inberti lezaketen baliabideen kopurua mugatuta utziz. Kasu horretan, modelatutako antxoa heldua 2,68 cm haziko balitz, PB 7643 mg handituko litzateke, hau da, antxoa heldu luzeak antxoa laburrak baino 1,8 aldiz gehiago pisatuko luke "soilik".

2008. urtean, arrantzak itxita jarraitzen zuen, eta antxoen populazioa oraindik ez zen erabat berreskuratu, agian antxoa helduek maldak ($b'=2,844$) hipoalometrikoki hazten jarraitzen zutela frogatzen zuen. Hau da, behar baino pisu gutxiago irabazten zutela, baina proportzionalki aurreko urtean baino gehixeago. Urte hartan, antxoa modelatuek euren PB 8353 mg-tan handitu zuten, pisua bikoiztuz.

2015. urtean antxoa helduek hazkunde hiperalometriko nabarmena izan zuten ($b'=3,327$), eta horrek populazioaren egoera ona berresten du, batez ere urte horretan Bizkaiko Golkon dagoen antxoa-biomasaren datu bikainarekin batera etortzean. Urte horretan, modelizatutako antxoak 9452 mg PB irabaziko zuen, eta luzera handitu aurretik zuen pisua 2,3 aldiz biderkatuko zuen, tesi honetan antxoa helduetan erregistratutako handiena.

2016. urtean ere hazkunde hiperalometrikoa hauteman zen, nahiz eta aurreko urtean baino mugatuagoa izan ($b'=3,154$), beharbada, urte horretako antxoak aztertu genituen handienak izan zirelako ($SL > 1 \pm Sd > 1 = 12.076 \pm 1.211$ cm). Nolanahi ere, hazkunde ponderatuaren moteltzea txikia izan zen aurreko urtearekin alderatuta, PB 8635 mg handitu zelako, hau da, hasierako PB bider 2,2 egin zelako.

Karakterizazio energetikoa

Helduen energia-dentsitate totalari dagokionez ere, urte guztietako erregresio-zuzenek mendekotasun txikia zuten SLrekiko, nahiz eta kasu guztietan igoera txiki bat izan zen. Badirudi ale handietan, proportzioan, lipido pixka bat gehiago pilatzen dela proteinarena baino.

Era berean, gazteen artean gertatzen zen bezala, ANOVA eta Tuckey-ren HDS testak 2007an balio nabarmen baxuenak erakutsi zituzten ($p < 0,0001$) beste hiru urteekin egindako konparazio guztietan, eta atzetik 2015. urtea. Aitzitik, energia-dentsitatearen ikuspegitik, urterik onena 2016. urtea izan zen. Bestela esanda, 2007ko antxoa helduak, pisu biziko unitate bakoitzeko energia gutxi dutenez, 2016ko antxoak baino egoera okerragoan egongo liriteke neguari aurre egiteko. Hala, bi urte horietako neguetako ingurumen-baldintzen artean alderik ez balego, 2016ko antxoak prestatuago egongo liriteke hurrengo udaberrian ugalketa-garaiari aurre egiteko.

Neguan gibelaren ekarpena ia hutsa denez, muskulu-energia energia-dentsitate osoaren isla izan zen. Hau da, EDTen bezala, 2007an izan zen malda txikiena ($b=2,981$), gainerakoetan baino. Hala ere, nahiz eta 2015. urtean antxoak 2008. eta 2016. urteetako energia-kantitate bera irabazten zuten, jatorri-ordenaturik baxuena zuten, antxoa horiek beti izan zituzten bi urte horiek baino balio txikiagoak, eta 2007koen antzekoak. Horrela, aurreko paragrafoan aipatu den

moduan, bi urte (2007 eta 2015) horietako antxoak beste bi urtekoek baino okerrago egon ziren prestatuta neguari aurre egiteko.

Muskuluko proteinak (M-Prot) eta lipidoak (M-Lip)

Muskuluetako proteinei eta lipidoei dagokienez, gazteen atalean adierazitakoa antxoak helduetara ere eraman daiteke.

Gazteen artean bezala, helduetan ere ez zuten eraginik izan eskura ditugun ingurumen-aldagaiak. Hala, balioen urtetik urterako banaketa ikusita, argi dago edukietan eta energia-dentsitateetan behatutako efektuak hainbat arrazoi izan zituela: geografikoak, erreologikoak, termikoak, nutrizionalak eta abar, eta aldagai horien arteko interakzio guztiak.

3.4.3 Neguko heriotza-tasa

Tesi honetan lortutako datuen arabera, proteinen edukia % 10etik beherakoak eta materia organikoarenak % 11tik beherakoak izan ziren bi neguak (2007 eta 2015), % 96tik gorako heriotza-tasa izan zuten neguan. Gainerako osagai biokimikoen ehunekoak aztertzean, ikus daiteke ezen, nahiz eta bai lipidoen ehunekoa bai karbohidratoena bereziki txikia izan 2007ko irailean, ez zela gauza bera gertatu 2015eko irailean. Energia-dentsitateak lotura positiboa du lipido-edukiarekin (Rand *et al.*, 1994; Trudel *et al.*, 2005; van Pelt *et al.*, 1997), eta hori oso garrantzitsua da; izan ere, kanpoko energia-ekarpina egungo eskaerei erantzuteko nahikoa ez bada, lipidoak dira katabolizatzen diren lehen osagai biokimikoa (Lloret *et al.*, 2014). Hala ere, lipidoen ehuneko txiki baten eta neguko hilkortasun handiaren artean loturarik ez dagoenez, ondoriozta daiteke negu horietan lipidoen ehunekoak ez zuela eragin erabakigarria izan neguko hilkortasunean. Era berean, negu horien ingurumen-baldintzak aztertzean, egiaztatu ahal izan zen neurtu ziren aldagaietako bakar batean ere ez zirela korrelazioan egon neguko hilkortasun-datuekin.

Hala neurriaren arabera hautespenean intentsitatea nola neguko hilkortasunaren magnitude orokorra aldatu egin daitezke urtetik urtera. Neurriaren arabera heriotza-tasa selektiboa gertatzeko, batetik, aldakuntza-maila handia izan behar da kohortearen barruan, eta, bestetik, zorizkoa ez den hilkortasun handia gertatu behar da (Sogard, 1997). Negua baino lehen batez besteko gorputz-tamaina nahiko handia bada kohorte gazteagoko indibiduoetan, arrain txikien neurritz kanpoko hilkortasuna ezin da behatu edo nekez hauteman daiteke urte jakin batzuetan; izan ere, ale gutxiago dira oraindik ere heriotza eragingo dien neguko estresa jasateko bezain txikiak (Hurst & Conover, 1998). Hala ere, udazkeneko gazteen hazkunde-tasak populazioaren banako-dentsitatearen arabera ez badira, kopuruz handiak diren urte-klaseek indibiduo txiki asko izan ditzakete, eta horiek errazago hiltzen dira hotzagatik neguaren hasieran (Ludsin & DeVries, 1997). Arestian aipatutakoarekin kontrajarrita, negu zehatzetan, heriotza-tasa handiek eragin negatiboa izan dezakete kohorte osoan, banakoaren tamaina edozein dela ere (McCollum *et al.*, 2003; Michaletz, 2010). Era berean, Post *et al.*-ek (1997) zenbait espezieren banaketaren muturretan, batez ere banaketa-eremuaren iparraldeko muturrean, elikagai-urritasunak edo -gabeziak eragindako tamaina-aukeraketa handia dagoela ikusi zuten. Azken batean, neguko neurriaren arabera heriotza-tasaren existentziak eta intentsitateak hainbat faktoreren eragina izan dezakete, kohorteen datu demografikoak eta neguko laztasuna barne (Anderson & Scharf, 2014; Shuter & Post, 1990).

Horrenbestez, ondoriozta daiteke, neguko ingurumen-baldintzak ohikoak direnen kasuetan, irailean muskuluko proteinen eta materia organikoaren ehunekoak pisu biziaren % 10 eta % 11 baino txikiagoak diren urteetan antxoek probabilitate handia dutela neguko heriotza-tasa handia jasateko. Egoera horretan, seguru asko, antxoaren muskuluak ez du behar adinako indar fisikorik izango, batetik, igeriketa eraginkorra bermatzeko, eta, bestetik, gutxieneko sendotasun fisikoa bermatzeko, neguko itsaskien zurrumbiloen eraso mekanikoei aurre egiteko. Hain zuzen ere, Peterman & Bradford-ek (1987) agerian utzi zuen korrelazioa dagoela itsasaldi bareen kopuruaren igoeraren eta *Engraulis mordax*-en larben heriotza-tasaren jaitsieraren artean, Kaliforniako hegoaldeko kostaren parean. Beste muturrean dago 2008ko negua, non irailean muskuluko proteina-portzentajea % 10 baino handiagoa izan baitzen, eta neguko heriotza-tasa % 92,4a.

Beraz, zenbat eta gogorragoak izan bioingurune-baldintzak —hau da, faktore biologikoen mendeko egoerak, hala nola harraparitasun-intentsitate handiagoa edo elikagai gutxiago izatea, edo inguruneak, hala nola, indibiduoari eraso mekaniko bortitzak eragiten dizkieten olatu bortitzak—, orduan eta txikiagoa izango da sendotasun berezirik ez duten indibiduoek bizirik irauteko duten probabilitatea (Baali *et al.*, 2017). Horrenbestez, neguaren ondoren antxoapopulazioaren laginak hartzen badira neguko heriotza-tasa bereziki handia izan den urteetan, orduan eta handiagoa izango da neguko hilkortasuna bereziki txikia izan den urteetan aurkitutako baino proteina- eta lipido-portzentaje handiagoko indibiduoak aurkitzeko probabilitatea. Nolanahi ere, kasu horren balioa egiaztatzeko, beharrezkoa izango litzateke tesilan honetan aztertu dena baino maizago eta denbora luzeagoan jarraipena egitea. Seguruenik, ekonomia esperimantal hutsagatik, azterketa hori kokaleku finkoetako laginketa-estazio gutxi batzuetara mugatu beharko litzateke.

3.5. Ondorioak

- 2016. urteko antxoa gazte “txikiak” pisu biziari dagokionez, astunenak eta energia-dentsitate handiena zutenak izan ziren; beraz, teorikoki behintzat, egoera onenean zeuden neguari aurre egiteko. Aldiz, 2015eko “txikiak” izan ziren energia-dentsitate txikiena izan zutenak, eta, beraz, haiek izan zuten, printzipioz, neguari aurre egiteko egoerarik okerrera. Hala ere, ez zen aldaketa estatistikoki esangarririk izan urtetik urtera, ez muskuluen energia-edukian, ez eta organo horren osagai biokimikoetan.
- Bestalde, 2015eko antxoa gazte “handiak”, arinenak izan ziren. 2007. urtekoak, aldiz, pisu biziari dagokionez, astunenak izan ziren arren, energia-dentsitate txikiena izan zutenak izan ziren, 2015ekoekin batera; beraz, printzipioz, neguari aurre egiteko egoerarik okerrerean zeudenak izan ziren.
- Antxoa “handiek” urtetik urterako desberdintasunak erakutsi zituzten muskuluen energia-edukian eta konposizio biokimikoan. Hala, 2008ko antxoak izan ziren muskuluan energia eta proteina-eduki handiena izan zutenak. Aitzitik, 2007ko antxoak izan ziren muskuluan energia gutxien eta proteina- eta lipido-eduki gutxien izan zituztenak. Hortik letorkieke, arestian aipatu dugun dentsitate energetiko txikia eta, printzipioz, neguari aurre egiteko egoera txarra.
- Antxoa gazteetan bezala, helduetan 2007ko energia-dentsitate totala baxuena izan zen, eta 2016. urtekoa, berriz, altuena. Hori dela eta, 2007ko antxoek 2016ko antxoek baino okerrago egin ziezaioketen aurre neguari, eta hurrengo udaberriko ugalketa-garaia berrabiarazteko, 2007ko antxoak 2016koak baino okerrago egongo lirateke.

- Era berean, 2007. eta 2015. urteetako antxoak handienek izan zuten muskulu-eduki energetiko txikiena. Gainera, 2015eko antxoak handienak izan ziren proteina gutxien izan zituztenak, baina lipido gehien metatu zituztenak.
- Muskulu-proteinen ehunekoak eta muskuluko materia organikoaren ehunekoak pisu biziaren, hurrenez hurren, % 10 eta % 11 baino gutxiago izan ziren urteetan, heriotza-tasa % 96 baino handiagoa izan zen (2007tik 2008ra eta 2015etik 2016 urtera bitarteko neguak).

3.6. Bibliografia

- Acheampong, E., M.H. Nielsen, A. Mitra & M.A. St. John (2012). Towards an adaptive model for simulating growth of marine mesozooplankton: A macromolecular perspective. *Ecological Modelling*, **225**: 1-18.
- Aldanondo, N., U. Cotano, M. Tiepolo, G. Boyra & X. Irigoien (2010). Growth and movement patterns of early juvenile European anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) in the Bay of Biscay based on otolith microstructure and chemistry. *Fisheries Oceanography*, **19** (3): 196-208.
- Aldanondo, N., U. Cotano & E. Etxebeste (2011). Growth of young-of-the-year European anchovy (*Engraulis encrasicolus*, L.) in the Bay of Biscay. *Scienza Marina*, **75** (2): 227-235.
- Allain, G., P. Petitgas & P. Lazure (2001). The influence of meso-scale ocean processes on anchovy (*Engraulis encrasicolus*) recruitment in the Bay of Biscay estimated using a 3D hydrodynamic model. *Fisheries Oceanography*, **10**: 151-163.
- Anderson, T.R. (2010). Progress in marine ecosystem modelling and the “unreasonable effectiveness of mathematics”. *Journal of Marine Systems*, **81**: 4-11.
- Anderson, D.A. & F.S. Scharf (2014). The effect of variable winter severity on size-dependent overwinter mortality caused by acute thermal stress in juvenile red drum (*Sciaenops ocellatus*). *ICES Journal of Marine Science*, **74**(4): 1010-1021.
- Anthony, J.A., D.D. Roby & K.R. Turco (2000). Lipid content and energy density of forage fishes from the northern Gulf of Alaska. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **248**: 53-78.
- Arrhenius, F. (1998). Food intake and seasonal changes in energy content of young Baltic Sea sprat (*Sprattus sprattus* L.). *ICES Journal of Marine Science*, **55**: 319-324.
- Baali, A., H. Bourassi, S. Falah, W. Abderrazik, K. Manchih, K. Amenzoui & A. Yahyaoui (2017). Reproductive Biology of *Sardinella* sp. (*Sardinella aurita* and *Sardinella maderensis*) in the South Morocco. *Pakistan Journal of Biological Sciences*, **20** (4): 165-178.
- Bănar, D., C. Mellon-Duval, D. Roos, J.-I. Bigot, A. Souplet, A. Jadaud, P. Beaubrun & J.-M. Fromentin (2013). Trophic structure in the Gulf of Lions marine ecosystem (north-western Mediterranean Sea) and fishing impacts. *Journal of Marine Systems*, **111**: 45–68.
- Berg, J.M., J.L. Tymoczko & L. Stryer (2008). Carbohidratos, Capítulo 11, 303-326 pp. In: Bioquímica. pp. 1026. W.H. Freeman and Company, New York, USA.

- Borja, A., A. Uriarte, J. Egaña, L. Motos & V. Valencia (1998). Relationships between anchovy (*Engraulis encrasicolus*) recruitment and environment in the Bay of Biscay (1967–1996). *Fisheries Oceanography*, **7**: 375–380.
- Borja, A., A. Fontán, J. Sáenz & V. Valencia (2008). Climate, oceanography, and recruitment: the case of the Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus*). *Fisheries Oceanography*, **17** (6): 477–49.
- Boyra, G., U. Martinez, U. Cotano, M. Santos, X. Irigoien & A. Uriarte (2013). Acoustic surveys for juvenile anchovy in the Bay of Biscay: abundance estimate as an indicator of the next year's recruitment and spatial distribution patterns. *ICES Journal of Marine Science*, **70** (7): 1354–1368.
- Bradbury, I.R., P.V.R. Snelgrove & P. Pepin (2003). Passive and active behavioural contributions to patchiness and spatial pattern during the early life history of marine fishes. *Marine Ecology Progress Series*, **257**: 233–245.
- Caballero, A., A. Pascual, G. Dibarboue & M. Espino (2007). Sea level and eddy kinetic energy variability in the Bay of Biscay inferred from satellite altimeter data. *Journal of Marine Systems*, **72**: 116-134.
- Ciannelli, L., A.J. Paul & R. Brodeur (2002). Regional, interannual and size-related variation of age 0 year walleye pollock whole body energy content around the Pribilof Islands, Bering Sea. *Journal of Fish Biology*, **60**: 1267-1279.
- Collie, J. S., L. W. Botsford, A. Hastings, I. C. Kaplan, J. L. Largier, P. A. Livingston, E. Plagányi, K. A. Rose, B. K. Wells & F. E. Werner (2014). Ecosystem models for fisheries management: finding the sweet spot. *Fish and Fisheries*, **17** (1): 101–125.
- Conover, D. O. & E. T. Schultz (1997). Natural selection and adaptation of growth rate: what are the tradeoffs?, pp 305-332. *In: Early life history and recruitment in fish populations*. R. C. Chambers & E. A. Tripple (Eds.). Chapman and Hall, London, UK.
- Cotano, U. (2003). Variabilidad espacio-temporal de la concentración y composición bioquímica del Seston y del material sedimentado en dos estuarios con diferente grado de alteración antrópica. Tesis Doctoral, UPV/EHU.
- Cotano, U., X. Irigoien, E. Etxebeste, P. Álvarez, L. Zaraiz, J. Maider & L. Ferrer (2008). Distribution, growth and survival of anchovy larvae (*Engraulis encrasicolus* L.) in relation to hydrodynamic and trophic environment in the Bay of Biscay. *Journal of Plankton Research*, **30** (4): 467-481.
- Cowan, J.H. & R.F. Shaw (2002). Recruitment, Chapter 4, pp 88-111. *In: Fishery Science: The unique contributions of early life stages*. 326 pp. L.E. Fuiman & R.G. Werner (Eds.). Blackwell Science Ltd, Oxford, UK.
- Cury, P., A. Bakun, R.J.M. Crawford, A. Jarre, R.A. Quinones, L.J., Shannon & H.M. Verheye (2000). Small pelagics in upwelling systems: patterns of interaction and structural changes in “wasp-waist” ecosystems. *ICES Journal of Marine Science*, **57**: 603–618.
- Dubreuil, J. & P. Petitgas (2009). Energy density of anchovy *Engraulis encrasicolus* in the Bay of Biscay. *Journal of Fish Biology*, **74**: 521-534.

- Fiksen, Ø., C. Jørgensen T. Kristiansen, F. Vikebø & G. Huse (2007). Linking behavioural ecology and oceanography: larval behaviour determines growth, mortality and dispersal. *Marine Ecology Progress Series*, **347**: 195–205.
- Froese, R. (2006). Cube law, condition factor and weight-length relationships: history, meta-analysis and recommendations. *Journal of Applied Ichthyology*, **22**: 241-253.
- Froese, R., A.C. Tzikliras & K.I. Stergiou (2011). Editorial note of weight-length relations of fishes. *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, **41 (4)**: 261-263.
- Fullerton, A. H., J. E. Garvey, R. A. Wright & R. A. Stein (2000). Overwinter growth and survival of largemouth bass: interactions among size, food, origin, and winter severity. *Transactions of the American Fisheries Society*, **129**: 1-12.
- Gaines, S.D., B. Gaylord, L.R. Gerber, A. Hastings & B.P. Kinlan (2007). Connecting places: The ecological Gardiner W.R. & P. Geddes (1980). The influence of body composition on the survival of juvenile salmon. *Hydro-biologia*, **69**: 67-72.
- Garrido, S., R. Rosa, R. Ben-Hamadou, M.E. Cunha, M.A. Chicharo & C.D. van der Lingen (2008). Spatio-temporal variability in fatty acid trophic biomarkers in stomach contents and muscle of Iberian sardine (*Sardina pilchardus*) and its relationship with spawning. *Marine Biology*, **154**: 1053-1065.
- Guevara Fletcher, C.E. (2011). Variación del tamaño de los huevos en la anchoa Europea (*Engraulis encrasicolus* Linnaeus, 1758) en el golfo de Vizcaya. Trabajo de Fin de Master, UPV/EHU.
- Hart, J.L., A.L. Tester, D. Beall & J.P. Tully (1940). Proximate Analysis of Briths Columbia Herring in Relation to Seasona and Condition Factor. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **4 (5)**: 478-490.
- Hollowed, A.B., B. Barange, R. Beamish, K. Brander, K. Cochrane, K. Drinkwater, M. Foreman, J. Hare, J. Holt, S.-I. Ito, S. Kim, J. King, H. Loeng, B. MacKenzi, F. Mueter, T. Okey, M.A. Peck, V. Radchenko, J. Rice, M. Schirripa, A. Yatsu & Y. Yamanaka (2013). Projected impacts of climate change on marine fish and fisheries. *ICES Journal of Marine Science*, **70**: 1023–1037.
- Huret, M., K. Tsiaras, U. Daewel, M.D. Skogen, P. Gatti, P. Petitgas & S. Somarakis (2018). Variation in life-history traits of European anchovy along a latitudinal gradient: a bioenergetics modelling approach. *Marine Ecology Progress series*, **617**: 95-112.
- Hurst, T.P. & D.O. Conover (1998). Winter mortality of young-of-the-year Hudson River striped bass (*Morone saxatilis*): size-dependent patterns and effects on recruitment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **55**: 1122–1130.
- Hurst, T.P. & D.O. Conover (2003). Seasonal and interannual variation in the allometry of energy allocation in juvenile striped bass. *Zoology*, **84 (12)**: 3380-3389.
- ICES (2016). Report of the Working Gropu on Southern Horse Mackerel, Anchovy and Sardine (WGHANSA). ICES CM 2016/ACOM:17, Lorient, France.
- ICES (2020). Working Group on Acoustic and Egg Surveys for Sardine and Anchovy in ICES areas 7, 8 and 9 (WGACEGG; outputs from 2019 meeting). *ICES Scientific Reports*, **2**:44. 490 pp.

- Irigoien, X., O. Fiksen, U. Cotano, A. Uriarte, P. Álvarez, H. Arrizabalaga, G. Boyra, M. Santos, Y. Sagarminaga, P. Otheguy, E. Etxebeste, L. Zarauz, I. Artetxe & L. Motos (2007). Could Biscay Bay anchovy recruit through a spatial loophole? *Progress in Oceanography*, **74** (2-3): 132-148.
- Irigoien, X., U. Cotano, G. Boyra, M. Santos, P. Álvarez, P. Otheguy, E. Etxebeste, A. Uriarte, L. Ferrer & L. Ibaibarriaga (2008). From egg to juvenile in the Bay of Biscay: spatial patterns of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) recruitment in a non-upwelling region. *Fisheries Oceanography*, **17** (6): 466-462.
- Jones, C.M. 2002. Age and Growth, Chapter 2, pp 33-63. *In: Fishery Science: The unique contributions of early life stages*. 326 pp. L.E. Fuiman & R.G. Werner (Eds.). Blackwell Science Ltd, Oxford, UK.
- Karås, P. (1990). Seasonal changes in growth and standard metabolic rate of juvenile perch, *Perca fluviatilis* L. *Journal of Fish Biology*, **37**: 913-920.
- Kawasaki, T. (1992). Mechanisms governing fluctuations in pelagic fish populations. *South African Journal of Marine Science*, **12**: 873-879.
- Koutrakis, E.T. & A.C. Tsikliras (2003). Length-weight relationships of fishes from three northern Aegean estuarine systems (Greece). *Journal of Applied Ichthyology*, **19**: 258-260.
- Koutsikopoulos, C. & B. Le Cann (1996). Physical processes and hydrological structures related to the Bay of Biscay anchovy. *Scientia Marina*, **60**(2): 9-19.
- Kulbicki, M., N. Guillemot & M. Amand (2005). A general approach to length-weight relationships for New Caledonian lagoon fishes. *Cybium*, **29** (3): 235-252.
- Lacroix, G., G.E. Maes, L.J. Bolle & F.A.M. Volckaert (2012). Modelling dispersal dynamics of the early life stages of a marine flatfish (*Solea solea* L.). *Journal of Sea Research*, **84**: 13-25.
- Lloret, J., G. Shulman & R.M. Love (2014). *Condition and Health Indicators of Exploited Marine Fishes*. Wiley-Blackwell, Chichester, UK.
- Lluch-Belda, D., R.J.M. Crawford, T. Kawasaki, A.D. MacCall, R.H. Parrish, R.A. Schwartzlose & P.E. Smith (1989). World-wide fluctuations of sardine and anchovy stocks: the regime problem. *South African Journal of Marine Science*, **8**: 195–205.
- Longhurst, A.R. (2007). Physical control of ecological processes, capítulo 4, pp. 51-70. *In: Ecological Geography of the Sea*, p. 560. Academic Press.
- Ludsin, S.A. & D.R. DeVries (1997). First-year recruitment of largemouth bass: the interdependency of early life stages. *Ecological Applications*, **7**: 1024–1038.
- Maddock, D.M. & M.P.M. Burton (1994): Some effects of starvation on the lipid and skeletal muscle layers of the winter flounder, *Pleuronectes americanus*. *Canadian Journal of Zoology*, **72**: 1672-1679.
- MacKinnon, J.C. (1972). Summer Storage of Energy and Its Use for Winter Metabolism and Gonad Maturation in American Plaice (*Hippoglossides platessoides*). *Journal of the Fisheries Board of Canada*, **29**: 1749-1759.

- McCollum, A.B., D.B. Bunnell & R.A. Stein (2003). Cold, northern winters: the importance of temperature to overwinter mortality of age-0 white crappies. *Transactions of the American Fisheries Society*, **132**: 977–987.
- Meffe, G.K. & F.F.J. Snellson (1993). Annual lipid cycle in eastern mosquitosh (*Gambusia holbrooki*: Poeciliidae) from South Carolina. *Copeia*, **1993**: 596-604.
- Michaletz, P.H. (2010). Overwinter survival of age-0 gizzard shad in Missouri reservoirs spanning a productivity gradient: roles of body size and winter severity. *Transactions of the American Fisheries Society*, **139**: 241–256.
- Motos, L., A. Uriarte & V. Valencia (1996). The spawning environment of the Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.). *Scientia Marina*, **60 (2)**, 117–140.
- Oscoz, J., F. Campos & J.M. Escala (2005). Weight-length relationships of some fish species on the Iberian Peninsula. *Journal of Applied Ichthyology*, **21**: 73-74.
- Pingree, R.D. & Le Cann. Structure, Strength and seasonality of the slope currents in the Bay of Biscay region. *Journal of the Marine Biological Association U.K.*, **70**: 857-885.
- Pingree, R.D. & B. Le Cann (1992). Three anticyclonic Slope Water Oceanic eddies (SWODDIES) in the southern Bay of Biscay in 1990. *Deep-Sea Research*, **39**: 1147–1175.
- Pond, C.M. (1981) Storage, pp 190-219. *In*: Physiological ecology: an evolutionary approach to resource use. C.R. Townsend & P. Calow (Eds). Blackwell Scientific, Oxford.
- Post, J.R., M.R.S. Johannes & D.J. McQueen (1997). Evidence of density-dependent cohort-splitting in age-0 yellow perch, *Perca flavescens*: potential behavioural mechanisms and population level consequences. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, **54**: 867-875.
- Post, J. & E.A. Parkinson (2001). Energy allocation strategy in young fish: allometry and survival. *Ecology*, **82(4)**: 1040-1051.
- Rand, P.S., B.F. Lantry, R. O' Gorman, R.W. Owens & D.J. Stewart (1994). Energy Density and Size of Pelagic Prey Fishes in Lake Ontario, 1978–1990: implications for Salmonine energetics. *Transactions of the American Fishery Society*, **123**, 519–534.
- Rose, K.A. & J.H. Cowan Jr., (2003). Data, models, and decisions in US marine fisheries management: lessons for ecologists. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, **34**: 127–151.
- Sale, P.F., R.K. Cowen, B.S. Danilowicz, G.P. Jones, J.P. Kritzer, K.C. Lindeman, S. Planes, N.V.C. Polunin, G.R. Russ, Y.J. Sadovy & R.S. Steneck (2005). Critical science gaps impede use of no-take fishery reserves. *Trends in Ecology and Evolution*, **20**: 74–80.
- Sanz, A. & A. Uriarte (1989). Reproductive cycle and batch fecundity of the Bay of Biscay anchovy, *Engraulis encrasicolus*, in 1987. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations*, **30**: 127-135.
- Saraux, C., E. Van Beveren, P. Brosset, Q. Queiros, J.H. Bourdeix, G. Dutto, E. Gasset, C. Jac, S. Bonhommeau & J.M. Fromentin (2019). Small pelagic fish dynamics: A review of mechanisms in the Gulf of Lions. *Deep-Sea Research Part II*, **159**: 52–61.

- Sargent, J.R. (1995) Origins and functions of egg lipids: Nutritional implications. pp. 353–372, *In*: Broodstock Management and Egg and Larval Quality. N.R. Bromage & R.J. Roberts (Eds.). Blackwell, Oxford.
- Schloesser, R.W. & M.C. Fabrizio (2015). Relationships among Proximate Components and Energy Density of Juvenile Atlantic Estuarine Fishes. *Transactions of the American Fisheries Society*, **144**: 942-955.
- Schultz, E.T. & D.O. Conover (1997). Latitudinal differences in somatic energy storage: adaptive responses to seasonality in an estuarine fish (Atherinidae: *Menidia menidia*). *Oecologia*, **109**: 516-529.
- Simpson, J. (1997). Physical processes in the ROFI regime. *Journal of Marine Systems*, **12**: 3–15.
- Sinclair, E.H., W.A. Walker & J.R. Thomason (2015). Body Size Regression Formulae, Proximate Composition and Energy Density of Eastern Bering Sea Mesopelagic Fish and Squid. *PLoS One*, **10 (8)**: e0132289.
- Sogard, S.M. (1997). Size-selective mortality in the juvenile stage of teleost fishes: a review. *Bulletin of Marine Science*, **60**: 1129–1157.
- Sogard, S.M. & M.L. Spencer. Energy allocation in juvenile sablefish: effects of temperature, ration and body size. *Journal of Fish Biology*, **64**: 726-738.
- Sinovičić, G. & B. Zorica (2006). Reproductive cycle and minimal length at sexual maturity of *Engraulis encrasicolus* (L.) in the Zrmanja River estuary (Adriatic Sea, Croatia). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **69**: 430-448.
- Takahashi, A., M. Kuroki, Y. Niizuma, A. Kato, S. Saitoh, Y. Watamuki (2001). Importance of the Japanese anchovy (*Engraulis japonicas*) to breeding rhinoceros auklets (*Cerorhinca monocerata*) on Teuri Island, Sea of Japan. *Marine Biology*, **130**: 361-371.
- Tirelli, V., D. Borme, F. Tull, M. Cigar, S. Fonda Umani & S.B. Brandt (2006). Energy density of anchovy *Engraulis encrasicolus* L. in the Adriatic Sea. *Journal of Fish Biology*, **68**: 982-989.
- Trudel, M., S. Tucker, J.F.T. Morris, D.A. Higgs & D.W. Welch (2005). Indicators of Energetic Status in Juvenile Coho Salmon and Chinook Salmon. *North American Journal of Fisheries Management*, **25**: 374-390.
- Van de Putte, A., H. Flores & F. Volckaert (2006). Energy content of Antarctic mesopelagic fishes: implications for the marine food web. *Polar Biology*, **29**: 1045-1051.
- Van den Beld, I.M.J., J.-F. Bourillet, S. Arnaud-Haond, L. de Chambure, J.S. Davies, B. Guillaumont, K. Olu & L. Menot (2017). Cold-Water Coral Habitats in Submarine Canyons of the Bay of Biscay. *Frontiers in Marine Science*, **4**: 118.
- Van Pelt, T.I., J.F. Piatt, B.K. Lance & D.D. Roby (1997). Proximate composition and energy density of some North Pacific forage fishes. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **118 (4)**, 1393–1398.
- Venugopal, V. & F. Shahidi (1996). Structure and composition of fish muscle. *Food Reviews International*, **12 (2)**: 175-197.

- Walters, C.J. & E. Juanes (1993). Recruitment limitation as a consequence of natural selection for use of restricted feeding habitats and predation risk taking by juvenile fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, **50**: 2058-2070.
- Wieser, W. (1991). Limitations of energy acquisition and energy use in small poikilotherms: evolutionary implications. *Functional Ecology*, **5**: 234-240.
- Williams, P.J., J.A. Brown, V. Gotceitas & P. Pepin (1996). Developmental changes in escape response performance of five species of marine larval fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, **53**: 1246–1253.
- Witter, M.S. & I.C. Cuthill (1993). The ecological costs of fat storage. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **340**: 73-92.

4. Kapituluua: Udaberriko antxoaren energia-edukiaren urtetik urterako aldakortasuna Aturri eta Garonako errute-eremuetan

4.1. Sarrera

Pelagiko txikien populazioen kasuan, eta bereziki Bizkaiko Golkoko antxoaren kasuan, ugaltzaile helduen biomasaren eta ondorengo erreklutamenduaren biomasaren arteko erlaziorik eza hauteman da, eta, hala, ingurumenak arrautzen eta larben biziraupenean eta, beraz, urteko erreklutamenduan duen garrantziaren ideia indartu da (Borja *et al.*, 2008; Fernandes *et al.*, 2010).

Biomasa ugaltzailearen eta erreklutamenduaren arteko erlaziorik ez izateak ez du esan nahi, inola ere, gurasoen eraginik ez dagoenik, eta tamainaren (adinak eta tamaina) konposizioa eta errunaldira helduak zein energia-egoeratan iristen diren, aldatu egin daiteke kohorte desberdinak negua gainditu ondoren aldi horretara iristen diren egoeraren arabera, eta eragina izango dutela bai intentsitatean bai errunaldiaren kalitatean. Espezieen arteko desberdintasunak gorabehera, oro har onartuta dago, populazio naturaletan, elikadura-urritasuna edo, muturreko kasuetan, baraualdia direla larben hilkortasunaren arrazoi nagusietako batzuk, espezie horiek modu exogenoan elikatzen hasten direnean (Bailey *et al.*, 1995; Canino *et al.*, 1991), eta arazo gaindiezina larbentzat energia endogenoko erreserba txikiekin (Rainuzzo *et al.*, 1997). Beraz, arrautzak edota larbak duen biteloaren kantitatea eta konposizioa oso garrantzitsua izan daiteke bizitzako lehen egunetan, eta, beraz, elikagai-eskasia horietan larben hilkortasuna handitzen lagun dezakete (Brown & Taylor, 1992; Riveiro *et al.*, 2000; Srivastava & Brown, 1991). Era berean, arrautzaren kalitatea garrantzitsua da enbrioiaren garapenerako, prozesu horretan guztian azkar sintetizatu behar baita ehun berria, baina kanpotik ez materiari ez energiarik hartu gabe. Beraz, ezinbestekoa da arrautzek beharrezko erreserbak izatea enbrioi-garapena eta larbaren hazkuntzaren fase goiztiarrak behar bezala eta ahalik eta lasterren gerta daitezen.

Zenbait teleosteoren kasuan, obozitoak garatzeko behar den energiaren zati handi bat emeak errute-garaia baino lehen edo garaian zehar metatutako lipido-erreserbetatik dator (Wiegand, 1996). Iparraldeko antxoan, adibidez, *Engraulis mordax*, behin eta berriz erruteko behar den energiaren bi heren, gutxi gorabehera, emeen lipido-erreserbetatik dator (Hunter & Leong, 1981). Era berean, arrain larben hazkuntzan eta garapenean proteinak ere garrantzitsuak direla ikusi da. Hala, adibidez, sardinaren kasuan (*Sardina pilchardus*), arrautzaren proteina-edukiak, arrautzaren kalitatearen adierazgarri izateaz gain, eragina du arrautzaren garapenean iraupenean, eklosioa arte, eta, ondorioz, arrautzaren proteina-edukia handitu ahala, epe hori murriztu egiten da (Riveiro *et al.*, 2004). Era berean, antxoa europarraren kasuan (*Engraulis encrasicolus*), proteinak larben osagai organiko nagusia dira, eta ondoren lipidoak eta karbohidratoak (Díaz *et al.*, 2009). Hala, larbaren hazkundearen magnitudea eta azkartasuna zuzenean lotuta daude osagai biokimiko horien sintesiarekin (Díaz *et al.*, 2008; Houlihan *et al.*, 1993; La Mesa *et al.*, 2009). Gorringoan nagusi diren elikagaietako batzuk gantz-azidoak dira. Gantz-azido horiek enbrioiaren eta larben garapenean erabiltzen dira, batetik, energia lortzeko (Tocher, 2003), hormonien sintesirako, bestetik, eta, azkenik, mintzaren egitura osatzeko. Gantz-azido batzuei gantz-azido esentzial (GAE) esaten zaie, gorputzean ezin direlako biosintetizatu fisiologikoki garrantzitsuak diren kopuruetan, eta, beraz, dietatik lortu behar direlako (Burns, 2017; Sargent *et al.*, 1997). Berriki egindako ikerketa batek (Burns, 2017) frogatu zuenez, errute

aldia baino lehen emearen dietan GAEn ugaritze edo murrizteak, larbak izango duen GAE kopuruan aldaketak eragin ditzake. Ikerketa batzuek korrelazioak erakutsi dituzte harraparien aurkako ihesaren arrakastaren eta itsasoko arrainen larbetako GAEn artean (Perez & Fuiman, 2015). Hala, larban GAE gutxiago egoteak eragin kaltegarria izango du haren biziraupenean (Bailey & Houde, 1989).

Banakoak heldutasun sexualera iristen deneko neurria garrantzitsua da ustiatutako populazioen arrantza-tokiak erabiltzeko (Tsikliras & Stergiou, 2014). Stockaren biomasari eusteko, arrainak bizitzan behin, gutxienez, ugaltu behar dira harrapatuak izan aurretik (Beverton & Holt, 1957). Azken urteotan ikusi denez, populazioaren biziraupenerako, indibiduo handienak dira garrantzitsuenak, txikienez baino biziraupen-tasa handiagoa baitute. Era berean, ale horien arrautzak tamaina handiagokoak izateaz gain (eta horregatik, bitelo gehiago dute, eta, beraz, larbek elikagai gehiago dute) (Carter *et al.*, 2015; Guevara Ferrer, 2011; Wang & Houde, 1994), arrautzak erruteko garaia luzeagoa da (Birkeland & Dayton, 2005; Domínguez-Petit & Saborido-Rey, 2010; Nunes *et al.*, 2011a, 2011b), hein batean, lehenago hasten direlako. Hala, errunaldiaren hasieran jaiotzen diren larbek elikatzeko aukera hobeak izan ditzakete, eta, beraz, geroago jaiotzen direnak baino handiagoak izan daitezke. Horrek bizirauteko aukera handiagoak ematen dizkie, batez ere neguko baldintza gogorrei aurre egiteko orduan (Buckley *et al.*, 1991; Danylchuk & Fox, 1994; Morgan, 2004). Fenomeno hori bera ikusi da antxoarentzat Bizkaiko Golkon (Aldanondo *et al.*, 2016, Escribano *et al.*, 2019).

Azken urteetan, Bizkaiko Golkoko antxoaren neurria jaitsi egin dela nabaritu da (ICES, 2020). Klupeiforme gazteenen pisua nabarmen jaitsi da 1980tik, baina, hala ere, ez da esanguratsua izan estatistikaren ikuspegitik; azken aldian, klupeiformeen %86aren (6/7) pisua epe luzerako batezbestekoen azpitik egon zen (Charbonneau *et al.*, 2019). Parrish *et al.*-ek (1986) erakutsi zuten *Engraulis mordax*-en lau urteko edo gehiagoko indibiduoek 13,5 errute zituztela batez beste, eta lehen aldiz ugaltzen zirenek, berriz, 5,3 deserruteobe (4 urtekoek baino ia 5 aldiz arrautza gutxiago pisu-unitateko). Hala, antxoa zaharrenen ugalkortasun handiagorekin batera, ondorioztatu zuten ugalketa-potentziala urtebetekoa baino 7,3 aldiz handiagoa zela. Gainera, Birkeland & Daytonek (2005) ikusi zuenez, arrantzaren ondorioz, arrain-populazio batzuetako indibiduorik handienak eta zaharrenak erretiratzeak populazioaren ugalketa-ahalmenaren beharakada eragin zuen, eta, ondorioz, berreskuratzea oztopatu.

Bestalde, sexuari dagokionez, obuluen ekoizpenak espermaren ekoizpenak baino energia- eta mantenugai-inbertsio handiagoa eskatzen duen arren (Rideout & Tomkiewicz, 2011), ikusi da arren inbertsioa emearena bezalakoa dela (Garrido *et al.*, 2008; Jonsson *et al.*, 1991). Atse *et al.* (2002) ohartu ziren gazitasuna funtsezko faktorea zela espermaren espermatozoide-kantitaterako amuarrain artikoan, eta tenperatura baxuagoak haziko glukosa gehiago sortzen zuela esperman. Semen-glukosa energia-iturri garrantzitsua da espermatozoideen mugikortasunerako. Hala, arren ingurumen-baldintza onek gametoen kalitatea hobetzen zuten, eta larbek eta gazteek biziraupen handiagoa zuten. Era berean, Evans & Geffen-ek (1998) ikusi zuten sardinaz arren (*Clupea harengus*) indize gonadomatikoak (IGS) eragin positiboa zuela larben tamainan eklosionatzean: arretan IGS zenbat eta handiagoa izan, orduan eta handiagoak ziren larbak eklosioan.

Bizkaiko Golkoko antxoaren errute-eremua ondo dokumentatuta dago, bere biomasa ebaluatzeko urtero egiten diren kanpainen bidez. Errute-eremu hori Golkoko hegoaldera mugatuta dago, eta, itxuraz, errunaldia mesoeskalako egitura fisikoekin lotutako produktibitate handiko eremuekin dago lotuta (Allain *et al.*, 2001, 2003). Historikoki, errute-eremuak aldatu egin dira helduen ugaritasun-mailaren ondorioz (Motos *et al.*, 1996; Uriarte *et al.*, 1996).

Helduen ugaritasuna handia den urteetan, banaketa zabaldu egiten da, eta helduen ugaritasuna txikia denean, banaketa erruteko gune nagusietan kontzentratzen da (Bellier *et al.*, 2007; Erauskin-Extramiana *et al.*, 2019). Alde horretatik, Adur eta Garona ibaien lumak izan dira erruteko gune nagusiak (Albaina & Irigoien, 2004; Albaina, 2007; Albaina & Irigoien, 2007; Doray *et al.*, 2018; Motos *et al.*, 1996; Sanz *et al.*, 2008; Uriarte *et al.*, 1996; Vaz & Petitgas, 2020; Villamor *et al.*, 2007). Gazitasun txikiko ur horiek plataformaren gaineko zabaltzea, prezipitazioaren eta haize nagusien menpe daude (Goikoetxea *et al.*, 2009; Koutsikopoulos & Le Cann, 1996; Koutsikopoulos *et al.*, 1998), eta, batzuetan, plataforma kontinentalaren zati handi batetan zehar hedatzen dira (Puillat *et al.*, 2004). Urte batzuetan, gainera, azaleratzeak ikusten dira Kantaurikoko eta Akitaniako plataformetako ezponda ozeanikoen eremuetan (Bellier *et al.*, 2007; Botas *et al.*, 1990; Jégou & Lazure, 1995; Motos *et al.*, 1996), eta erruteko beste eremu bat sortzen da, batez ere indibiduo zaharragoei lotua (Ibaibarriaga *et al.*, 2013).

Engraulis encrasicolus antxoa europarra arrautza-sortak erruten dituen espeziea da, eta errute-maiztasuna gutxituz doa denboraldian zehar. Gainera, ugalkortasun erlatiboa ere gero eta txikiagoa da errute-garaiak aurrera egin ahala, ez bakarrik arrainak hazi direlako, baita errunaldi bakoitzean askatutako obuluen kopurua, kopurua edo pisua, gero eta txikiagoa delako ere. Hau da, plastikotasun handia dute ugalketa-ezaugarrietan; izan ere, errute-maiztasuna eta lotearen ugalkortasuna asko aldatzen dira urte, urtaro edo toki batetik bestera, ingurumen-baldintzen eta baldintza trofikoaren aldaketan ondorioz. Bizkaiko Golkoan, Motos-ek (1996) denboraldi amaieran ugalkortasuna 10000 obulu inguru gonadarik gabeko emearen pisu-gramo bakoitzeko zenbatetsi zuen. Era berean, lan horretan aipatu zen errunaldian egondako emeen frakzioa % 18 eta % 33 artekoa zela, eta handitu egiten zela denboraldiak aurrera egin ahala.

Antxoa helduen (*Engraulis encrasicolus*) egoera biologikoak errunaldian duen garrantziaren ondorioz, kapitulu honen helburua urte-arteak aldakortasun energetikoa ezagutzea izan da, ugalketarekin lotutako energiaren translokazioa aztertzeko eta energia hori errute guneen arabera (bi garrantzitsuenak aztertu dira) edo antxoaren sexuaren arabera aldatzen den ikusteko. Bigarren helburua hiru adin-klaseak (1 adina, 2 adina eta 3 adina) alderatzea izan da, erregistratutako energia-desberdintasunek ugalkortasunean eraginik duten jakiteko.

4.2. Materiala eta metodoak

Laginen eta datuen jatorria

Kapitulu honetarako, 1528 antxoa europar (*Engraulis encrasicolus*), 1 eta 2+ adinekoak (2 urte baino gehiago), ikerketa-eremuan harrapatu ziren BIOMAN kanpaina ozeanografikoetan (eskuizkribu honetako “Material eta Metodo Orokorrak” ataleko 2. irudian ageri dira), 2008ko, 2009ko eta 2016ko maiatzean.

2+ adinean 2 urte baino gehiagoko antxoak sartzen dira, hau da, 2 eta 3 urteko antxoak. 2016. urtean 3 urteko antxoarik jaso ez izanak eraman gintuen bi adin-talde horiek 4.3.1 atalerako sortzeko erabakia hartzera.

Ingurune-baldintzak

1. taulan ageri dira aztertutako urte bakoitzean uraren azaleko tenperaturaren eta Aturri eta Garonaren emarien batezbestekoak eta desbideratze estandarrak.

1. taula: Itsasoaren azaleko tenperaturaren batezbesteko eta desbideratze estandarrak (SST= Sea Surface Temperature) eta Bizkaiko Golkora isuritako Aturri eta Garonaren emariak, 2008, 2009 eta 2016. urteetako maiatzean.

	SST (°C)	Aturriren emaria (m ³ /s)	Garonaren emaria (m ³ /s)
2008	16.66 ± 0.88	390.97 ± 128.30	829.00 ± 471.20
2009	14.60 ± 1.02	384.83 ± 135.01	1035.19 ± 415.40
2016	14.97 ± 0.43	287.68 ± 56.51	538.10 ± 149.74

Itsas azaleko tenperaturari buruzko datuak kanpaina ozeanografikoetan lortu ziren CTD RBR-XR420 termosalinometro baten bidez; eta ibaietako emariak orrialde ofizialetik jaitsi ziren (<http://www.hydro.eaufrance.fr/>).

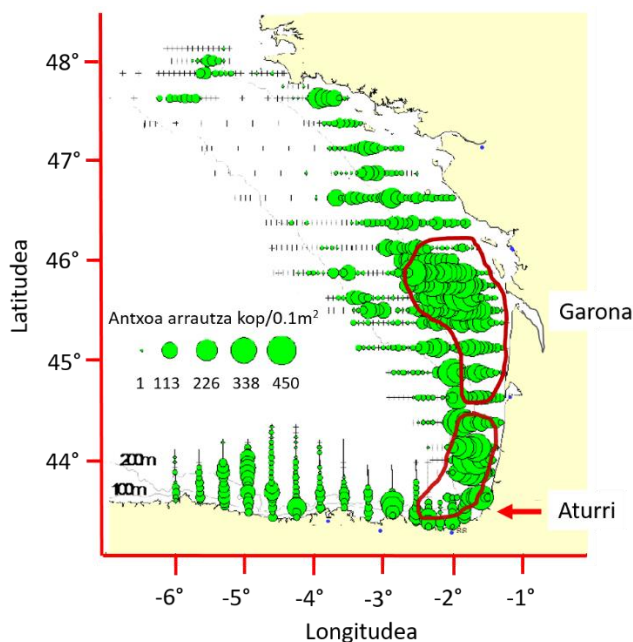
Laginak prozesatzea

Aurreko kapituluetan aipatu den bezala, diseziorako eta analisi biokimikoetarako erabilitako materiala eta metodologia tesi honetako “Material eta metodo orokorrak” atalean zehaztu dira.

Antxoa guztiak pisatuak izan ziren (pisu bizia ezagutzeko), eta neurriak (luzera osoa eta luzera estandarra lortzeko). Guzti horietatik, 1276 disezionatu ziren, eta horietatik hiru gorputz-atal atera ziren (muskulua, gibela eta genitala), berehala pisatu zirenak (pisu hezeak ezagutzeko) eta liofilizatuak (pisu lehorrak lortzeko). 1009 antxoei dagozkien gorputz-sekzioak metodo biokimikoen bidez aztertu ziren.

Kapitulu honetan bi adin-klaseak alderatzeko erabili diren ugalkortasun-datuak ICES-2018ko kanpainako txostenetatik atera dira. Ugalkortasunak emearen pisu-unitateko (g) batez besteko arrautza-ekoizpena adieraziko luke.

Beheko irudian (1. irudia), Emaitzei eta Eztabaidari buruzko ataletan erabiliko diren laginketa-eremu gune garrantzitsuenak adierazi dira.



1. irudia. Laginketa-eremuaren mapa, non bi errute-eremu garrantzitsuenak (gorriz barkatuak) eta antxoa-arrautzen ugaritasunaren banaketa espaziala (arrautzak 0,1 m²-ko) (2019ko maiatzean) adierazten baitira (ICE- WGHANSA, 2019 mapa aldatua).

Analisi estatistikoa

2. kapituluko emaitzak kontuan hartuta, non ikusi baitzen sexuak eta adinak eragina zutela hiru organoetako osagai biokimikoetan, kapitulu honetarako erabaki zen hiru organo horien arteko energia-translokazioa soilik erakutsiko zela aldagai aske gisa bi guneak, bi sexuak (arrak eta emeak) eta bi adinak (1 adina eta 2+ adina) erabiliz; azken horretan sartzen dira 2 urtetik gorako antxoak, hots. 2 eta 3 urteko antxoak. 2016. urtean 3. urteko antxoarik jaso ez izanak eraman gintuen bi adin-talde horiek 4.3.1 atalerako sortzeko erabakia hartzera. Horrez gain, pisu biziaren (PB) eta organo bakoitzaren osagai biokimikoen (proteinak, lipidoak eta karbohidratoak) urtetik urterako aldakortasunaren ANCOVA-ren emaitzak kapitulu honetako 4.1 eta 4.2 eranskinetan jaso ziren, ondoren azaltzen diren emaitzen informazio osagarri gisa.

Eduki energetiko totalaren (EET) energia modelatua eta aztertutako hiru organoen (muskulua, gibela eta genitala) energia modelatuak urrats hauei jarraituz lortu ziren:

1. Osagai biokimiko bakoitzaren energiaren erregresio lineal bikoitz logaritmikoak ezarri ziren, dagokien organoaren energiarekiko. Erregresio horien arteko desberdintasun estatistikoak kobariantzaren edo ANCOVA analisiaren bidez frogatu ziren. Erregresio horietarako, sexu eta adin bakoitzerako organo bakoitzaren energia osoa hartu zen aldagai independentetzat.
2. ANCOVA-ren ondorio diren zuzenen parametroak batez besteko energia bati aplikatu zitzaizkien organo, sexu eta adin bakoitzean, eta beste bi datu esperimenteral guztien desbideratze estandarri, batez besteko energiari dagozkionak +/-; horrela, organo, sexu eta adin bakoitzean modelatutako osagai biokimikoak lortu ziren.
3. Organo bakoitzaren energia modelatua lortzeko, organo horren osagai biokimiko modelatuei dagozkien energiak gehitu ziren. Hala, muskulu-energia modelatua (M-E) lortzeko, adibidez, muskuluaren proteinen, lipidoen eta karbohidrato modelatuen energiak batu ziren. Prozesu bera jarraitu zen gibelaren energia modelatua (H-E) eta genitalaren energia modelatua (G-E) lortzeko.
4. Energia modelatu horiek lortu ondoren, Energia Eduki Osoa (EET) lortzeko batu ziren. Hau da, $EET = M-E + H-E + G-E$.

Bestalde, erabilitako indizeak (indize muskulosomatikoa (IMS), indize hepatosomatikoa (IHS) eta indize gonadomatikoa (IGS) kalkulatzeko, organo bakoitzaren energia modelatua modelatutako EET-z zatitu zen, ehunekotan adieraziz emaitza. Hau da:

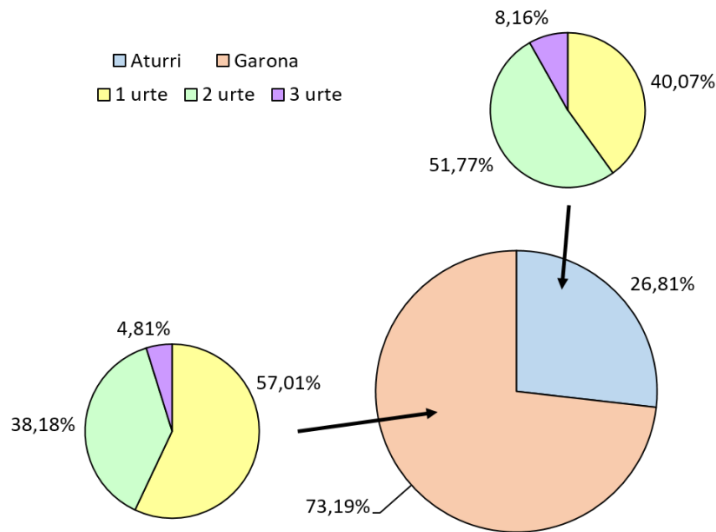
$$IMS = M-E / EET * 100$$

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

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

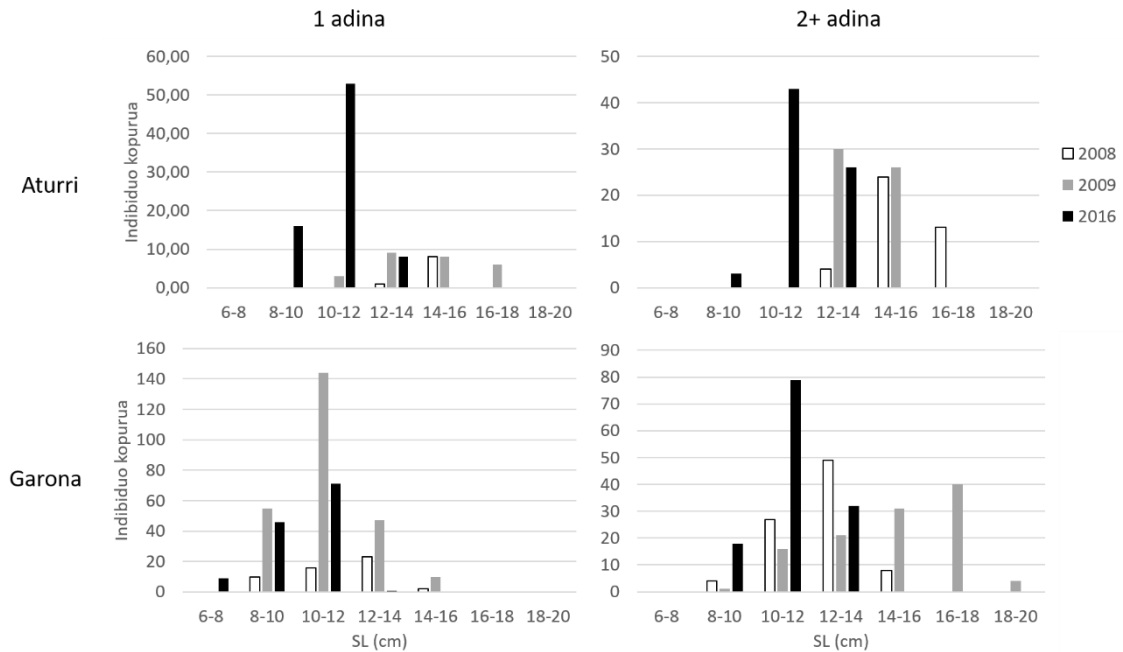
Azkenik, adinak ugalkortasunean duen garrantzia zehazteko, antxoak hiru adinetan banatu ziren: 1 adina, 2 adina eta 3 adina. Era berean, Bizkaiko Golko osoko emeak bakarrik hartu ziren kontuan, eremua kontuan hartu gabe. Ugalkortasunari buruzko datuak antxoan EET-arekiko erlazionatu ziren erregresio linealen bidez; kasu horretan ere, aurkitutako desberdintasunen esanahi estatistikoa kobariantzaren edo ANCOVA analisiaren bidez finkatu zen.

4.3 Emaitzak



2. irudia. 2008ko, 2009ko eta 2016ko maiatzean Aturri eta Garonako erruteko bi eremuetan harrapatutako antxoien adinaren (1 adina, 2 adina eta 3 adina) banaketaren ehunekoak.

Nahiz eta Garona ibaiaren eraginpe posibleko eremuan ("Garona", hemendik aurrera) harrapatutako antxoien guztizko ehunekoa handiagoa izan Adur ibaiaren eraginpean (hemendik aurrera, "Adur") jasotako antxoena baino, adinen banaketa homogeneoagoa izan zen Adurren, Garonan (2. irudia) baino 3. adineko antxoien ehunekoa handiagoa baitzen.



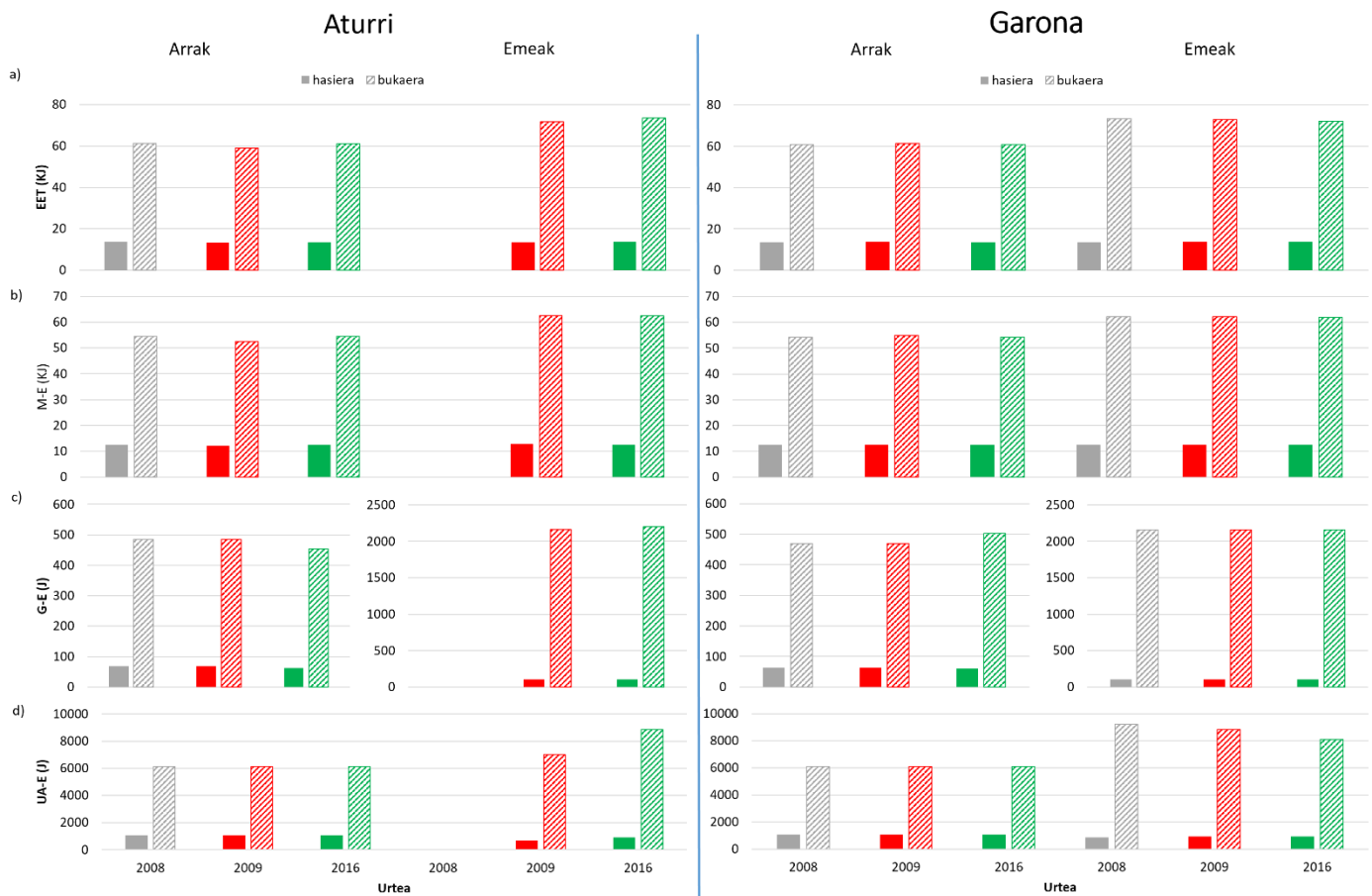
3. irudia. Luzera estandarren (SL) banaketa tarteka, 2008, 2009 eta 2016 urteetako maiatzeko 1 adineko eta >2 adineko (2+ adina) antxoien kasuan, bi errute eremuetan (Aturri eta Garona).

Bestalde, luzera estandarren banaketan ikus daitekeenez (3. irudia), 2016ko antxoak izan ziren txikienak. Era berean, 1 adineko antxoetan Aturriko antxoak Garonakoak baino handiagoak izan ziren bitartean, 2+ adineko antxoetan, aniztasuna handiagoa izan zen: 2008. eta 2016. urteetan Aturrikoak handiagoak ziren, eta 2009an, berriz, handiagoak izan ziren handiagoak Garonakoak.

4.3.1 1 adina

Eduki energetiko totala eta organo bakoitzaren energiak 4. irudian adierazi dira. Emaitza horietan ikusi zen EET eta M-E ez zirela batere aldatzen ez urtetik urtera, ez eskualdeka, eta alde bakarra sexua zela. Hala, hazkundearen hasieran sexuen artean alderik ez bazegoen ere, hazkundearen amaieran emeek arrek baino balio handiagoak zituzten bi aldagai horietatik. Hala, arrek 4,5 aldiz biderkatu zuten hasierako EET eta 4,4 aldiz hasierako M-E; emeek, berriz, 5,3 aldiz handitu zuten hasierako EET, eta 5 aldiz M-E.

Era berean, emeek beti erakutsi zituzten arrek baino G-E-ren balio handiagoak. Hala, arrak hazkuntzaren hasierako 64 J-etatik amaierako 478 J igaro ziren bitartean (hasierako balioa x7,3 aldiz biderkatuz), emeak hazkuntzaren hasieran 105 J izatetik 2168 J izatera igaro ziren amaieran (hasierako balioak 20,7 aldiz handituz). Aipatzekoa da urte arteko alde bakarrak 2016. urteko arrek azaltzen dituztela soilik. Urte horretan, Aturri arrek gainerako urteetakoek baino balio txikiagoak erakutsi zituzten hazkundearen amaieran; Garonan, aldiz, ar hauek izan ziren gainerako urteetakoak baino balio handiagoak zituztenak hazkundearen amaieran (4. irudia).



4. irudia. 1 adineko antxoaren emaitzak. Aztertutako hiru urteetan (2008 eta 2016), honako hauen histogramak: energia-eduki totalaren, muskuluen energia-edukiaren (M-E), gibelaren energia-edukiaren (H-E) eta genitalaren energia-edukiaren (G-E) hasierako eta amaierako balioak bi errute-eremuetako (Aturi eta Garona) ar eta emeetan.

Azkenik, UA-E-ri dagokionez, arrek ez zuten urte arteko eta zona arteko desberdintasunik erakutsi, hasierako balioak $\times 5,8$ (1050 J-etatik 6116 J-etara) biderkatuz. Emeek, aldiz, desberdintasunak izan zituzten, bai urte batetik bestera, bai eskualde batetik bestera. Hala, Aturrin, 2009. urtekoek 2016. urtekoek baino UA-E gutxiago izan zuten, nahiz eta igoera handiagoa izan (2009an $\times 10,3$ eta 2016an $\times 9,6$). Garonan, aldiz, kontrakoa izan zen eredu, hau da, urteak aurrera egin ahala, UA-E balioak gero eta txikiagoak ziren hazkundearen amaieran, bai eta gehikuntzak ere ($\times 10,8$ 2008an; $\times 9,7$ 2009an; eta $\times 8,6$ 2016an) (4. irudia).

Indizeen arteko aldeak ikusita (2. Taula), ikusten da IMSren aldaketa handiagoa izan zela beti emeetan arretan baino, bi eremuetan. Horrela, EETren irabaziaren % 88,4 arren IMSra bideratzen zen, eta emeen kasuan, berriz, % 84a.

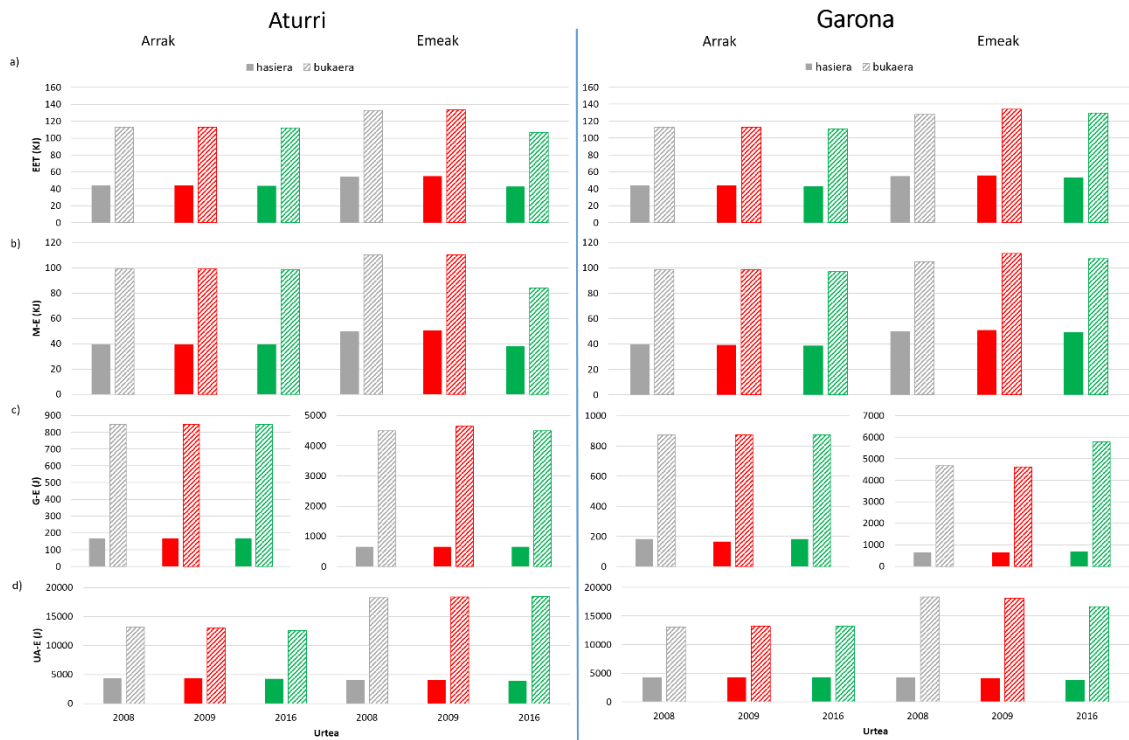
Era berean, arrek % 7,7ko hasierako IGS zuten, eta emeek, berriz, % 6,1ekoa. Hala ere, hazkundearen amaieran, dinamika aldatu egin zen, eta emeek izan zuten IGSren ehuneko handiena bi eremuetan (2. Taula).

Azkenik, arren IHS ia ez zen aldatu hazkundean zehar; emeen kasuan, berriz, % 0,7tik % 3ra pasatu ziren. Hala, EETren irabaziaren % 3,5 emeen gibelera bideratu zen (2. taula).

2. taula: 1 adina: indize somatikoaren portzentajeak (IMS: indize muskulosomatikoa; IHS: indize hepatosomatikoa; IGS: indize gonadosomatikoa) 2 unitate estandarreko hazkunde-prozesuaren hasieran eta amaieran, bi sexuatarako, bi eremuetan (Aturri eta Garona). Hazkuntza: energia-gehikuntzaren prozesua, EET= BB – Sd eta EET= BB + Sd artean. BB: datu guztien CETaren batezbestekoa. Hasierakoa: EETarekiko dauden energiaren ehunekoak, EET hori BB - Sd denean. Amaiera: energia horien ehunekoak EET= BB + Sd denean. Irabazia: hazkunde prozesuan irabazitako energia totalaren ehunekoak (EET= BB – Sd eta EET= BB + Sd artean), indize bakoitzak justifikatuta. Δ: Indize somatikoak justifikatutako portzentajearen aldaketa hazkunde-aldiaren hasieran eta amaieran. Gelaxka grisek aldaketa negatiboak adierazten dituzte.

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

4.3.2 2+ Adina



5. irudia. 2+ adineko antxoan emaitzak. Aztertutako hiru urteetan (2008 eta 2016), honako hauen histogramak: energia-eduki totalaren, muskularen energia-edukiaren (M-E), gibelaren energia-edukiaren (H-E) eta genitalaren energia-edukiaren (G-E) hasierako eta amaierako balioak bi errute-eremuetako (Aturri eta Garona) ar eta emeetan.

Aztertutako aldagaien balio absolutuetan, 2+ adineko antxoa arrek ez zuten ez urte arteko ez zona arteko desberdintasunik izan (5. irudia).

Emeek, aldiz, ezberdintasunik izan zituzten urte batetik bestera eta eskualde batetik bestera. Urteak urterako aldeak, batez ere, 2016 eta gainerako urteen artean izan ziren. Hala, nahiz eta EETen hasierako balioak pixka bat handiagoak izan 2016. urtean Aturrin (2,5 aldiz 2016. urtean eta 2,4 aldiz beste bietan), balioak beti izan ziren txikiagoak. Era berean, M-Eren balioak txikiagoak izan ziren antxoa horietan, nahiz eta hazkundera berdina izan urte guztietan (x2,2) (5. irudia).

1 adineko antxoetan gertatzen zen bezala, IMSren irabazien aldeak ere handiagoak izan ziren emeetan arretan baino. Arren IMSa ez zen ia % 2 besterik aldatu hazkunderaren ondorioz; emeena, berriz, % 9 ingurukoa izan zen aldaketa. Era berean, EETaren irabaziaren % 86a muskulura bideratu zen arren kasuan, eta emeen kasuan, aldiz, ≈% 75,6 (3. taula).

IGSri dagokionez, Aturriko arrek 9,9ko IGSa zuten, eta adin eta eremu bereko emeek, berriz, 8,02ko IGSa. Garonako antxoan kasuan, aldiz, arrek 9,7ko IGSa zuten eta emeek 7,04koa. Hazkundera amaitutakoan, kasu horretan ere (1 adineko antxoetan bezala), emeek arrek baino IGS handiagoa zuten. Hala, arren kasuan, EETaren irabaziaren % 12,7 IGSa bideratu zen bitartean, emeen kasuan, berriz, arrek baino % 48 gehiago bideratu zuten, EETaren % 18,8 inguru (3. taula).

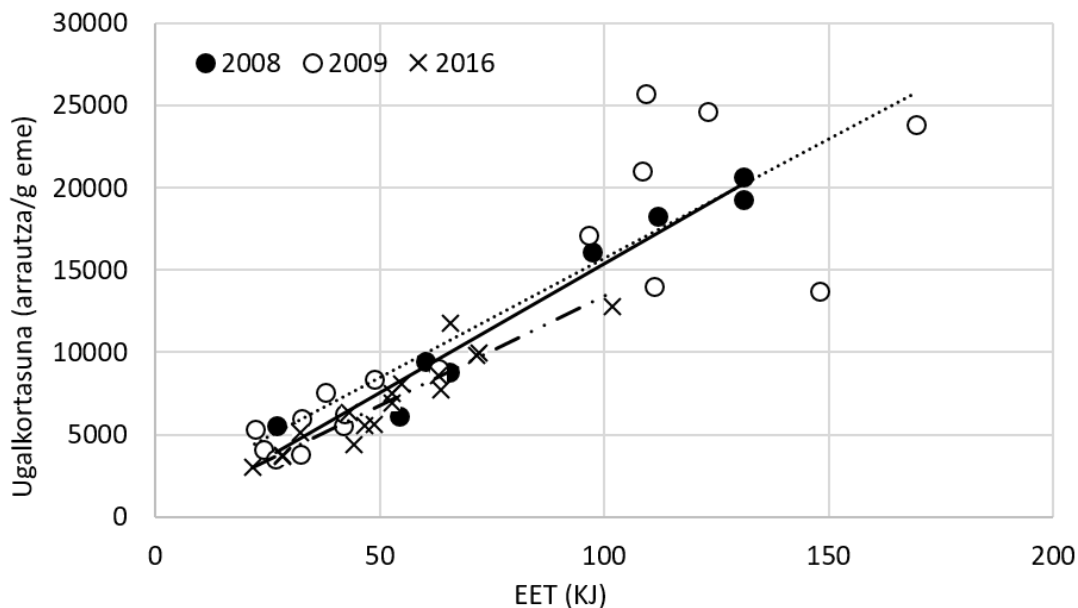
Azkenik, arren indize heptosomatikoak emeenak baino askoz txikiagoak izan ziren bi eremuetan. Gainera, hazkundearen portzentajearen aldaketa 0,4 izan zen, irabazitako EETaren % 1a baino ez baitzen bideratzen. Emeak, aldiz, gibelera irabazitako EETaren % 5 eta % 7 artean bideratu ziren; beraz, portzentajeen aldaketa 2,4 izan zen. Hala, IHSak 1,2tik $\approx 3,8$ ra igaro ziren (3. taula).

3. taula: 2+ adina: indize somatikoaren portzentajeak (IMS: indize muskulosomatikoa; IHS: indize heptosomatikoa; IGS: indize gonadosomatikoa) 2 unitate estandarreko hazkunde-prozesuaren hasieran eta amaieran, bi sexuatarako, bi eremuetan (Aturri eta Garona). Hazkuntza: energia-gehikuntzaren prozesua, EET= BB – Sd eta EET= BB + Sd artean. BB: datu guztien CETaren batezbestekoa. Hasierakoa: EETarekiko dauden energiaren ehunekoak, EET hori BB - Sd denean. Amaiera: energia horien ehunekoak EET= BB + Sd denean. Irabazia: hazkunde prozesuan irabazitako energia totalaren ehunekoak (EET= BB – Sd eta EET= BB + Sd artean), indize bakoitzak justifikatuta. Δ: Indize somatikoak justifikatutako portzentajearen aldaketa hazkunde-aldiaren hasieran eta amaieran. Gelaxka grisek aldaketa negatiboak adierazten dituzte.

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

4.3.4 Antxoa emeen adinaren garrantzia

Atal honetan, Bizkaiko Golkoko eme guztien energia-datuak bakarrik hartuko ditugu kontuan.



6. irudia. Aztertutako hiru urteetako (2008, 2009 eta 2016) ugalkortasunaren eta eduki energetiko totalaren (EET) arteko erlazioa.

4. taula: 6. irudiko erregresio linealen ekuazioen (a) jatorri-ordenatuaren eta (b) maldaren balioak, eta ANCOVA analisisien p-aren balioa.

	a	b	R ²	p	
				2009	2016
2008	-283,286 ± 1284,010	157,014 ± 13,933	0,955	0,276	<0,0001
2009	1168,988 ± 1794,617	145,329 ± 20,817	0,765		<0,0001
2016	64,100 ± 711,660	134,049 ± 12,725	0,881		

Aزتutako 3 urteetako erregresioak konparatzean, ikus dezakegu energia totalaren eta ugalkortasunaren arteko erlazioirik txikiena 2016ko antxoek izan zutela ($p < 0,0001$); 2008 eta 2009ko antxoek, berriz, erlazio bera dute (6. irudia eta 4. taula).

5. taula: Antxoa-kopurua (n) eta adin bakoitzaren ehunekoa (n 1, n 2 eta n 3) eta 2+ adina (2 eta 3 adinen batura) aztertutako hiru urteetarako.

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

Era berean, nabarmendu behar da ezen, nahiz eta 2016. urtean antxoa kopururik handiena 2 adinekoa izan, ez zuela 3 adineko antxoarik izan; 2009. urtean, aldiz, 2 adineko antxoaren portzentajerik txikiena izan zuen, baina 3 adineko handiena (5. taula).

4.4 Eztabaida

Batxiller eta Irigoienek (2015) guk egindako laginketa-kanpainetako bitan (2008 eta 2009) aurkitutako luzera totalaren (LT) tamainak 10,6 eta 18,0 cm artekoak izan ziren Aturrin, eta 9,6 eta 17,8 cm artekoak Garonan. Gure aldetik, datuak hauek izan ziren, hurrenez hurren: 11,2 cm-tik 19,6 cm-ra Aturrin eta 7,9 cm-tik 19,8 cm-ra Garonan.

Fotoperiodoa, eguneko argi-fasearen luzera, guztiz antzekoa izango da, baina beti onartu beharko da zenbait minutuko aldea duen gradiente txiki bat dagoela Aturri inguruko alderik hegoaldekoenaren eta Garona inguruko alderik iparraldekoenaren artean. Halaber, segurua da gradiente termiko bat dagoela Aturri ibaiaren hegoaldeko kokalekuaren eta Garonako iparraldekoenaren artean. Urak pixkanaka tenperatura handiagoa hartuko du, hegoaldeetik hasi eta iparralderantz (Motos *et al.*, 1996).

Egunaren luzeraren gutxieneko atalase bat gainditu ondoren, ugalketaren inhibizioa altxatu egingo da, eta antxoak udaberriko ugalketarako prestatzen hasiko dira, baldin eta antxoak udaberriko errunaldirako prestatzen hasteko seinale sekundarioa izango den tenperatura-igoera gertatzen bada. Bizkaiko Golkoko antxoaren errute-garaia uretan tenperatura-aldaketa bat gertatzen denean hasten da (Motos *et al.*, 1996); aldaketa hori hegoalderago hasten da. Horregatik, hegoaldeko guneeetan bizi diren antxoak, Aturri aldekoak, ugaltzen hasiko dira lehenbizi.

Muskuluan dauden EETren ehunekoak ikusita, ikusten da antxoa zaharretan, hazkunde-aldi esperimentalari hasi aurretik, ehuneko hori txikiagoa zela antxoa gazteenetan baino, osagai biokimikoak (energia) genitalaren proportzio desberdinetan transferitzen ariko liratekeelako, bai erreserbetatik, bai asimilatutako elikagaitik "zuzenean". Bibliografian aipatu izan da antxoa zaharrenek direla errule goiztiarrenak (Motos *et al.*, 1996; Sanz & Uriarte, 1989; Uriarte *et al.*, 1996).

Era berean, gure emaitzek erakusten dutenez, aldi berean, Adur inguruko antxoa zaharretan arrek emeek baino M-E txikiagoa zuten (bai energia-edukian, bai IMSren ehunekoan). Eredu hori bera aipatu da bibliografian, non gadiformeen ale arrak emeek baino lehenago heltzen baitziren sexualki (Ajiad *et al.*, 1999). Garona aldean, ur hotzagoetan, neurri batean Garona ibaiak ur hotz kontinentala ekartzen duelako (Albaina, 2007; Albaina & Irigoien, 2007; Borja *et al.*, 2008; Costoya *et al.*, 2016; Puillat *et al.*, 2004), arrek ere emeek aurrea hartzen dietela dirudi, geroago garatzen baitira. Abaunza *et al.*-ek (1995) aurkitu zuten ingurumen-faktoreek ez ziotela modu berean eragiten txitxarroaren bi sexuei (*Trachurus trachurus*). Lam-ek (1983) iradoki zuenez, espermiazioa neurri txikiagoan ingurumen-faktoreen mende dago obozitoen heltzea eta obulazioa baino, adibide batzuen artean *Bairdella icistia*ren kasua aipatu zuen, non espermiazioa obulazioarentzat bideraezinak izan ingurumen-baldintzetan gertatzen baita. Esan daiteke aurre-ekoizpeneko prestaketa hasteko tenperatura-atalasea desberdina dela bi sexuetan, eta arrena baxuagoak direla. Horregatik, arrek emeek baino lehenago hasiko lirateke. Halaber, Kartas *et al.* (1984) ohartu ziren arrek denbora gehiago ematen dutela errute-eremuetan, esperma pixkanaka emititzen baitute.

Bestalde, M-Ek ia balio berdinak erakutsi zituen bi eremuetako modelatutako antxoetan sexu eta adin bakoitzerako. Somarakis *et al.* (2012) ohartu ziren Egeo itsasoko antxoaren ugalkortasuna egoera somatikoarekin (energia-erreserbekin) lotuta zegoela. Bizkaiko Golkoan ugalkortasunaren eta baldintza somatikoaren arteko erlazio bera balego, baldintza somatikoari dagokionez muskuluak duen energia totalaren emaitzak ikusita, ondoriozta dezakegu ez zela inolako alderik izan ugalkortasunean 1 adineko Aturri eta Garonako emeen artean, bai urteen artean bai bi eremuen artean balio berak erakutsi zituztelako. Hala ere, 2+ adineko antxoetan, Aturrin 2016. urtean M-E-ren balio txikiagoak lortu ziren. Hortik ondoriozta daiteke urte horretan zona horretako antxoaren ugalkortasuna txikiagoa izan zela aztertutako gainerako urteetan baino. Era berean, muskulu-energia 2+ adinaren eta 1 adinaren artean baino bi aldiz handiagoa izan zenez, ondoriozta liteke ugalkortasuna handiagoa izan zitekeela antxoa zaharretan. Hortik ondoriozta daiteke urte horretan zona horretako antxoaren ugalkortasuna txikiagoa izan zela aztertutako gainerako urteetan baino. Era berean, muskuluko energia 2+ adinaren eta 1 adinaren artean baino bi aldiz handiagoa izan zenez, ondoriozta liteke ugalkortasuna handiagoa izan zitekeela antxoa zaharretan.

Muskuluak izan zuen EETren ehunekoaren beherakadaren eragile nagusia genitala izan zen, eta haren garapenak erreserbetatik edo elikagaietatik (Flath & Diana, 1985) eratorritako osagai biokimiko gehienak horra bideratu zirela adierazi zuen. Genitalaren eta muskuluen gorputz-atalen arteko lotura fisiologikoak pentsarazten digu UA-E gehitzeak eragin zuela M-E txikiagotzean, eta, beraz, bi ataletan gertatutako gertaeren denbora-sekuentziek korrelazioan egon beharko lukete (ikus Tesi honen 2. Kapituluaren informazio gehiagorako) eta, bereziki, sexuaren eta eremuaren mende egon beharko lukete.

Muskuluari buruz azaldutakoaren ondorio gisa, espero da hasierako IMS handiena duten genitalak, hau da, ugalketarako prestaketan garatuenak edo aurreratuenak direnak, 2+ antxoena izatea, eta horien barruan, ur epelenak dituzten eremuan bizi direnak, Aturri aldean eta, eremu horren barruan, arrak.

Hala, Aturriko 2+ adineko antxoa arrek UA-E balio handiagoak zituzten hasieran (eta, beraz, IMS handiagoa) adin eta zona bereko emeek baino, azken horien garapen genitala berantiarraigoa baita. Patroi bera behatu zen Garonan, nahiz eta IGSren hasierako balioak eta organo horretan dagoen EETaren ehunekoaren txikiagoak izan ziren Aturrin zegozkienak baino, arestian aipatutako Garona inguruko tenperatura baxuagoen ondorioz genitalaren garapenean izandako atzerapenaren ondorioz.

Patroi hori bera behatu zen antxoa gazteenetan, 1 adinekoetan: hasierako IMS balio altuenak Aturriko arrek izan zituzten, eta baliorik baxuenak Garonako emeek. Sekuentzia horretan bat ez zetorren datu bakarra Aturriko emeei dagokiena izan zen; irregulartasuna, ordea, bi arrazoiengatik gertatu zen. 2008an 1 urteko antxoa eme bakarra arrantzatu zen, beraz ez zen urte hori kontatu. Gainera, urte horretako antxoaren genitala oso txikia izan zen, eta batez bestekoa asko jaitsi zen. 2016. urteari dagokion datua bakarrik hartuta, guztiak bat etorriko lirateke.

Garapena amaitu ondoren, ur epelagoen eremuan (Aturri) 2+ adineko emeen genitalak Garonako emeenak baino zertxobait handiagoak izan ziren, Aturriko ur epelek zooplanktonaren hazkuntza handiagoa eragin baitezakete, eta, beraz, antxoentzako elikagai gehiago. Hala ere, arren genitalen energia-irabazien kasuan, berdin-berdinak dira bi eremuetan. Hortik ondoriozta daiteke zona aldagaiak ez duela inolako eraginik 2+ adineko arren genitalen energia-garapenean.

Ez dirudi, halaber, 1 adineko arretan ere eraginik duenik, azken UA-E mailak berdin-berdinak izan baitziren bi eremuetan. Aldiz, badira aldeak 1 adineko emeen artean. Aturrikoek 7,9 KJ arte handitu zuten beren genitalen energia-edukia (8,8 KJ (EETaren % 12,1), lehenago aipatutako arrazoiengatik 2009. urtea zenbatzen ez badugu). Garonako antxoek bukaeran 8,7 KJ-eko IGSa (EETaren % 11,95) zuten beren genitalean.

Era berean, emeen genitalak arrak baino handiagoak izan ziren. Antzeko emaitzak azaldu zituzten Takahashik *et al.*-ek (2001). Autore horiek erakutsi zuten *Engraulis japonicus* antxoaren emeen genitalak arrena baino 14 aldiz handiagoak zirela. Gure kasuan, emeen genitalek beren hasierako G-E bider $\approx 4,5$ egin zuten bi eremuetan, eta arreen genitalek, aldiz, bider ≈ 3 , bi eremuetan; beraz, hazkunde esperimentalak amaitzean, eme modelatuen genitalek arrek baino % 50 energia gehiago irabazi zuten. Horrek ez du esan nahi pisua edo bolumena % 50 handiagoak izan zitezkeenik; aitzitik, emeen aldeko energia-alde hori emeen genitaletan lipido eta proteinen ehuneko handiagoa izatearen ondorio izango litzateke, bi horiek beharrezkoak baitira ondorengotza hornitzeko, edo eme-efektua lortzeko, obuluari gurasoen ekarpen energetikoaren bidez (Basilone *et al.*, 2006; Burns, 2017; Burns & Fuiman, 2019; Guevara Fletcher, 2011; Sargent *et al.*, 2002; Tocher, 2003). 1 adineko antxoetan, hazkunde-faktorea ia bikoitza izan zen; izan ere, arren genitaletan hasierako UA-E $\approx 5,8$ aldiz biderkatu zen, bai Aturrin bai Garonan, eta emeen genitalek hasierako UA-E ≈ 10 aldiz biderkatu zuten. Aipatu dugu 2+ antxoetan emeen genitalak arrek baino % 50 gehiago hazi zirela; 1 adineko antxoei dagokienez, esan behar da kasu horretan ehuneko hori % 72ra igo zela. Hain biderkatze balio altuak azaltzeko, kontuan izan behar da antxoa horietan genitala “azken orduan” eratzen hasi zela, hau da, egitura somatikoek gutxieneko tamaina lortu ondoren, eta hori soberan zuten 2+ adineko antxoek; beraz, azken horien genitalak sobera denbora zeraman garatzen. 2+ adineko antxoaren hasierako UA-E indizea ≈ 4 KJ-ekoa izan zen; 1 adineko antxoena, berriz, 1 KJ-ekoa, gutxi gorabehera, 2+ adineko antxoaren genitalek “ibilita zuten bidea” erakusten du.

Albainak (2007) ikusi zuen Frantziako plataforman komunitate zooplanktoniko desberdinak daudela: ibai-lumakoa, barne-plataformakoa, kanpo-plataformakoa eta ezpondakoa. Hala, kopepodoen aniztasun eta ugaritasun handia aurkitu zuen Aturri ibaiaren lumaren eta Capbretongo ezpondaren konbinazioan, espezie ozeanikoak itsasertzeko estazioetara eramateagatik, non bi populazioak bat egiten baitzuten. Hala ere, bi kopepodo handien (*Calanoides carinatus* eta *Calanus helgolandicus*) heldutasun-indize txikia ere ikusi zuen, eta espezie batzuk hazteko ingurumen-baldintzak egokiak ez direla ondorioztatu zuen. Bestalde, Garonako estuarioan ikusi zuen zona horretako zooplankton-komunitateak lotura handiagoa zuela ibai-lumaren eta neritikoaren komunitatearekin itsaso irekikoekin baino. Barroeta *et al.*-ek (2017) zehaztu zuten kopepodo-espezie desberdinek energia-dentsitate desberdina zutela. Antxoa *income breeder* edo “irabazien araberako ugaltzailea” (Gatti *et al.*, 2017, Stearns, 1992), hau da, ugalketaren energia-gastua zuzenean berreskuratzen da elikaduratik (Albo-Puigserver *et al.*, 2017; Bonet *et al.*, 1980; Drent & Dean, 1980; Jönsson, 1997). Antxoaren ugalketa-gailurra udaberrikoa da (Motos *et al.*, 1996), eta bat dator elikagaiaren eskuragarritasun-aldi handiarekin (Palomera, 1992). Horri esker, espezie horrek zuzenean erabil dezake, ugalketan, elikagai-ingestak eragindako energia-irabazia (Lisovenko & Andrianov, 1996). Bi gunetako zooplankton-populazioaren konposizioan dauden aldeak eta haien energia-dentsitateen arteko aldeak izan litezke UA-E diferentzien eragile.

Azkenik, tesi-lan honetan aztertutako gorputz-atalik txikienari dagokionez, azpimarratu behar da haren energia-eduki txikiak ez duela pentsarazi behar haren funtzioa ere garrantzi txikikoa dela. 1 adineko antxoa arraren hasierako G-E delakoa antxoaren bizilekuarekiko independentea

zen bi adinetan (≈ 66 J 1 adinekoetan eta 172 J, 2+ adinekoetan). Hala ere, leku bereko baina sexu desberdineko antxoak alderatuz gero, ikusi ahal izan zen hasierako G-E-aren arabera antxoak emeak arrak baino aberatsagoak zirela energetikoki. Izan ere, oraingo honetan, emeen hasierako G-E kantitatea ≈ 105 J zen bi eremuetan. 2+ adineko emeei dagokien balioa ≈ 654 J zen bi eremuetan. Tamaina hepatikoen arteko aldea ere tesi honetako 2. kapituluaren ikusi zen. Antxoek irentsitako energia-irabazia “zuzenean” ugalketari transferitzen badio ere, horrek ez du esan nahi osagai biokimikoen hesteko xurgapena eta osagai horiek genitalaren ehunetara gehitzea zuzenean lotuta dagoenik. Lipidoak eta aminoazidoak prozesatu egin behar dira bitelogenesian (Kaitaranta & Ackman, 1981; Mommsen & Korsgaard, 2008; Tocher, 2003), arrautzetan sartu aurretik. Hori izan daiteke arraren eta emeen gibelen tamainadesberdintasunaren arrazoa. Diferentzia hori Hardy & Keayk (1972) ere deskribatu zuten berdelarentzat (*Scomber scombrus*) eta Nunes *et al.* (2011a) eta sardinarentzat (*Sardina pilchardus*).

Hazkunde esperimentalaren amaieran lortutako G-E balioak ere eremuarekiko independenteak ziren, eta antxoaren adinaren eta sexuaren arabera. Hain zuzen, bi eremuetan, hazkundearen ondoren, urte bateko antxoa arraren G-E-ek hasierako G-E balioak 7,5 aldiz biderkatu zituzten; 2+ adineko antxoa arrek, berriz, hasierako G-E balioak 5 aldiz biderkatu zituzten.

Hazkunde dinamika errotik aldatu zen emeetan. Emeen gibeletan hauteman ziren energia-hazkundeak antxoaren adinaren arabera izan ziren batez ere. Urtebeteko antxoa emeen gibelek ≈ 20 aldiz biderkatu zuten hasierako G-E zona bietan, eta 2,2 KJ-etara iritsi ziren. 2+ adineko emeetan, Aturrin, hasierako G-E ≈ 7 aldiz biderkatu; Garonako emeetan, berriz, biderkatze-faktorea handixeagoa izan zen, $\approx 7,6$.

Azkenik, indize hepatosomatikoak oso modu erregularrean aldatu ziren bi eremuetako eta bi adinetako arretan. Oro har, arretan modelatutako indize hepatosomatikoak % 75,6 egin zuen gora hazkundearen hasieratik amaierara bitartean, hasi 0,44ko hasierako IHS_{ik} eta 0,77ko amaierako IHS_{raino}. Bitxia bada ere, urtebeteko emeen hasierako IHS_a, 0,79 Aturrin eta 0,76 Garonan, bat dator arrek hazkundearen amaieran duten IHS_{arekin}. Gertaera horren esanahi biologikoak ihes egiten digu, baina ziur gaude baduela eta ez dela kasualitate hutsa izango. Bestalde, ugalkortasuna egoera somatikoarekin lotuta zegoen bezala, Somarakis *et al.* (2012) ohartu ziren errunaldiaren maiztasuna gibelaren baldintzarekin lotuagoa zegoela (uste izatekoa da, autore horien arabera, elikagaiaren zuzeneko irenketarekin). Gure kasuan, muskuluan gertatzen zen bezala, gibelaren energia-edukia, alde batetik, zona-faktorearekiko independentea zen, eta, bestetik, antzeko balioa hartzen zuen adinaren, sexuaren eta hazkundearen (hasiera edo bukaera) egoera baliokideetan. Bizkaiko Golkoan Somarakis *et al.*-ek (2012) ikusitako korrelazioa ere emango balitz, errute-maiztasunaren eta egoera hepatikoaren artean, errunaldien maiztasuna berdina izango zen bi zonetan, gutxi gorabehera 4 egunetan behin errunaldi bat (3 eta 5 eguneko artean), Motos-en (1996) arabera, antxoaren kasuan. Bestalde, bibliografian aipatu da errunaldien maiztasuna handituz joaten dela ugalketa-garaiak aurrera egin ahala (Motos, 1996), une jakin batera arte; une horretatik aurrera, berriz ere murriztu egiten da (Arnold *et al.*, 2018; Hunter & Leong, 1981) hainbat arrazoiengatik (erreserba endogenoak agortzea, elikatze-iturria gutxitzea, tenperatura jaitea, etab.). Somarakis *et al.*-i (2012) kasu eginez gero, errunaldien maiztasuna handitzeak zerikusia izango luke G-E handitzearekin, eta, aldi berean, organo horren ahalmen metabolikoak handitzearekin.

4.4.2 Emeen adinaren garrantzia

EET eta ugalkortasunaren arteko erlazioa erlazio lineala da, non EET handieneko antxoek ugalkortasun handiagoa baitute. Casavola *et al.*-ek (1996) baita erlazio lineala aurkitu zuten; hala ere, ugalkortasuna edo arrautza-kopurua gonadarik gabeko indibiduoaren pisuarekin lotu zuten. Gure erregresioak kontuan hartuta, 80 KJ-eko (≈ 14 cm, ≈ 24 g) antxoa hartuko bagenu, hiru urteetako batez bestekoa 151,4 arrautza ingurukoa izango litzateke EETeko KJ bakoitzeko. Baina, urtez urte aztertuz gero, ugalkortasunaren emaitza honela aldatuko litzateke: 2008an, 80 KJ-eko EET antxoa horrek 153,5 arrautza jarriko lituzke EETaren KJ bakoitzeko; 2009an, 159,9 arrautza jarriko lituzke EETaren KJ bakoitzeko, eta 2016. urtean, 134,9 arrautza EETaren KJ bakoitzeko.

Adin bakoitzeko indibiduo-kopurua eta tamaina-heina zehatzago aztertzean, ikusten da bai 2008an bai 2009an 3 adineko antxoak aurkitu zirela, eta ez 2016. urtean. Gainera, 2016ko antxoak hiru urteetako antxoarik txikienak izan ziren. Era berean, aurreko urteko irailean antxoaren egoerak (ikus Tesi honen 3. kapitulua) eragina izango du kapitulu honetan aztertutako antxoaren ugalketa-arrakastan. Aurreko urteko irailean antxoaren egoera honakoa zen:

- Gazteen heriotza-tasa handiena 2007ko (2007-2008ko negua) eta 2015eko (2015eko negua) neguetan gertatu zen. Bestalde, 2015eko antxoak 2007koak baino nabarmen txikiagoak izan ziren.
- 2015. urteko helduak ere txikienak izan ziren.
- 2008ko gazteek izan zuten heriotza-tasa txikiena.
- 2008ko antxoa helduak, handienak ez izan arren, M-Prot eta M-Lip gehien izan zutenak izan ziren.

Horrela, hiru urteetako neguak antzekoak izan baziren, 2015. urteko antxoak, negutik bizirik irten zirenak, hurrengo udaberriko antxoarik txikienak izango ziren (2016ko ugalketa-garaia). Aldiz, 2008ko antxoak hurrengo udaberrira (2009ko udaberrira) iritsiko lirateke hobekien.

2+ adineko antxoek energia-eduki totala (EET) handiagoa izan zuten 1 adineko antxoek baino (ikus Tesi honetako 2. kapitulua). Hori dela eta, ondoriozta daiteke 2016ko antxoaren ugalkortasun txikia, dela indibiduo zaharragoen faltagatik, dela tamaina txikiagoko banakoen presentziagatik, (bai irailean eta bai maiatzean), edota, azkenik, aurreko urteko iraileko gazteen egoera txarragatik. Aitzitik, 2009ko antxoaren ugalkortasun handia baldintza hobearen eta iraileko antxoaren neurri handiagoaren ondorio izan zen. Aurkitutako emaitzak bat datoz adina eta neurria ugalkortasunarekin lotzen dituzten lan bibliografiko ugarietan aurkitutakoarekin (Dominguez-Petit & Saborido-Rey, 2010; Evans *et al.*, 1996; Gatti *et al.*, 2018; Koops *et al.*, 2004; Lambert, 1987; Lambert & Dutil, 2000; Marteinsdottir & Steinarsson, 1998; Mehault *et al.*, 2010; Millan, 1999; Mion *et al.*, 2018; Nunes *et al.*, 2011b; Pauly, 2019; Uriarte *et al.*, 2012). Carr & Kaufmanek (2008) ikusi zuten, Atlantikoko bakailaoaren kasuan, esperientzia handiena zuten ugaltzaileak, zaharrenak, garrantzitsuagoak zirela ugaltzaileen artean, arrautza gehiago eta kalitate hobekoak errun zituztelako, gutxien espermentatutako ugaltzaileak baino (indibiduo gazteagoak). Barneche *et al.*-ek (2018) erakutsi zuten itsas arrain handienetako emeak eme txikiagoak baino askoz gehiago ugaltzen zirela, ez bakarrik ugalkortasunean, baita ugalketa-energia osoan ere. Carter *et al.*-ek (2015) hala ere, zehaztu zuten emearen tamainak eragiten zuela, ez adinak, *Plectropomus leopardus* koralezko arrezife-arrainaren arrautzen kalitatean.

Ingurumen-baldintza txarretan, organismoek heldutasun sexualaren tamaina doitu behar dute beren egokitzapena (*fitness*) maximizatzeko (Stearns & Koella, 1986). Adibidez, hazkundera murrizteak, askotan, ugalketa goiztiarragoa eta txikiagoa eragiten du (Alm, 1959). Brosset *et al.*

(2016) ohartu ziren ezen, Liongo Golkoan, antxoaren errute-aldia zertxobait luzatu zela zirudiela (orain apirilaren amaieran hasten dira ugaltzen, maiatzean izan ordez), 1960ko hamarkadako ikerketekin (Aldebert & Tournier, 1971; Lee, 1961) alderatuta. Aldaketa horiek itsasoaren temperaturaren igoeraren eta ingurune aldakorraren egokitzapen fisiologikoen ondorio izan daitezke (Nunes *et al.*, 2011b): uraren berotzeak gonaden heltze goiztiarragoa bultzatu lezake (Erauskin-Extramiana *et al.*, 2019). Era berean, helduen biziraupen txikiagoko baldintzetan, lehenago ugaltzeko gai diren genotipoen alde egin beharko luke hautespen naturalak, tamaina txikiagoarekin eta ugalketa-ahalegin handiagoarekin (Monaghan, 2008). Horrek eragina izango du banakoen egoeran eta ugalketarako energia kanalizatuan (Leal *et al.*, 2009). Ugalketarako esfortzu handitze hori eme handien beheranzko proportzioaren ondorioa izan liteke, gehienetan arrautza gehiago eta handiagoak sortzen baitituzte.

Aurtengo maiatzean egin zen azken BIOMAN kanpaina ozeanografikoan antxoaren tamaina oso txikia izan zela kontuan hartuta, eta azken urteetan antxoaren neurriak txikitzeko joera ikusi dela kontuan hartuta (ICES, 2020), baliteke populazioaren ugalkortasunak behera egin izana, eta, etorkizunean, neurri eta ugalkortasun gutxitze horrek eragina izatea populazioaren egoeran.

4.5 Ondorioak

- Indize muskulosomatikoaren baliorik txikiak eta indize gonadomatikoaren balio altuenak Aturri inguruko 2+ adineko arretan aurkitu ziren. Bi indizeen arteko korrelazio negatiboak adierazten zuen banako horiek izan zirela Bizkaiko Golkoan antxoaren udaberriko ugalketarako prestatzen hasten lehenak.
- Beste muturrean, Garona ipar aldeko urtebeteko antxoa emeak zeuden, indize muskulosomatikoaren balio altuenak eta indize gonadosomatikoaren balio baxuenak baitzituzten.
- Egunaren gutxieneko argi-orduaren kopuru batetik gora, ugalketa hasteko unea antxoaren adinaren (edo tamainaren) eta bizi den eremuko uraren temperaturaren arabera da. Zenbat eta handiagoa izan adina (edo tamaina) eta zenbat eta handiagoa izan uraren temperatura, orduan eta lehenago hasten dira ugalketarako prestakuntzak. Kontrakoa ere egia da.
- Bizkaiko Golkoaren hego-ekialdeko muturrean bizi ziren ar zaharretan eman zen ugalketarako prestakuntzarik goiztiarrena eta Garonako iparraldearen inguruko eme gazteak (urte batekoak), aldiz, berantiarrenak izan ziren..
- Hasierako baldintzetan, edozein adinetako antxoetan, arren ugalketa-ahalegiaren emeek baino energia handiagoa zuten. Aztertutako hazkuntzan, emeen ugalketa-ahalegiaren arrenak baino energia-hazkunde handiagoa izan zuten. Hala, modelatutako aldiaren amaieran, 2+ adineko emeen ugalketa-ahalegiaren arrenak baino % 50 gehiago handitu zuten beren energia-edukia; 1 adinekoek, berriz, % 72.
- Arren indize hepatosomatikoa independentea zen zonarekiko eta antxoaren adinarekiko. Emeen kasuan, ordea, indize hori adinaren arabera da, Garonako 2+ adineko antxoetan balio altuenak hartzen zituen, eta Aturri inguruko antxoetan zertxobait balio baxuagoak.
- Ez zen alde nabarmenik hauteman 1 adineko antxoaren energia-eduki totalan, ez eremuen artean, ez urteen artean, baina bai sexuen artean; modelatutako hazkunderaren amaieran, emeen energia-eduki totalak handiagoak izan ziren arrenak baino.

- 2009ko emeak izan ziren ugalkortasun handiena izan zutenak, eta beste urteetan baino beren energia-eduki osoaren proportzio handiagoa inbertitu zuten. Aldiz, 2016. urtekoek izan zuten ugalkortasun txikiena. Guk aztertutako 2016ko lagina, zeinean eme nagusien (3 urtekoak) falta emeen tamaina txikiarekin batera ematen den, 2009ko laginarekin alderatzen denean, zeinean eme nagusien kopuru handia emeen tamaina handiagoarekin batera ematen den, bi urte horien arteko ugalkortasun-diferentziaren zergatia argia dagoela dirudi.

4.6 Bibliografia

- Abauza, P., A.C. Fariña & P. Carrera (1995). Geographic variations in sexual maturity of horse mackerel, *Trachurus trachurus*, in the Galician and Cantabrian shelf. *Scientia Marina*, **59** (3-4): 211–222.
- Ajiad, A., T. Jakobsen & O. Nakken (1999) Sexual difference in maturation of Northeast Arctic cod. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, **25**: 1–15.
- Albaina, A. & X. Irigoien (2004). Relationships between frontal structures and zooplankton communities along a cross-shelf transect in the Bay of Biscay (1995 to 2003). *Marine Ecology Progress Series*, **284**: 65-75.
- Albaina, A. (2007). Relationships between mesoscale oceanographic structures and zooplankton communities in the Bay of Biscay. Tesis Doctoral. UPV/EHU & AZTI-Tecnalia (Pasaia).
- Albaina, A. & X. Irigoien (2007). Zooplankton communities and oceanographic structures in a high-resolution grid in the south-eastern corner of the Bay of Biscay. *Estruarine, Coastal and Shelf Science*, **75**: 433-446.
- Albo-Puigserver, M., A. Muñoz, J. Navarro, M. Coll, H. Pethybridge, S. Sánchez & I. Palomera (2017). Ecological energetics of forage fish from the Mediterranean Sea: Seasonal dynamics and interspecific differences. *Deep-Sea Research II*, **140**: 74-82.
- Aldanondo, N., U. Cotano, N. Goikoetxea, G. Boyra, L. Ibaibarriaga, & X. Irigoien (2016). Interannual differences in growth and hatch-date distributions of early juvenile European anchovy in the Bay of Biscay: implications for recruitment. *Fisheries Oceanography*, **25** (2): 147–163.
- Aldebert, Y. & H. Tournier (1971). La reproduction de la sardine et de l'anchois dans le Golfe du Lion. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*, **35** (1): 57–75.
- Alheit, J., V.H. Alarcon & B.J. Macewicz (1984). Spawning frequency and sex ratio in the Peruvian anchovy, *Engraulis ringens*. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports*, **25**: 43-52.
- Allain, G., P. Petitgas & P. Lazure (2001). The influence of mesoscale ocean processes on anchovy (*Engraulis encrasicolus*) recruitment in the Bay of Biscay estimated with a three-dimensional hydrodynamic mode. *Fisheries Oceanography*, **10** (2): 151-163.
- Allain, G., P. Petitgas, P. Grellier & P. Lazure (2003). The selection process from larval to juvenile stages of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in the Bay of Biscay investigated by Lagrangian simulations and comparative otolith growth. *Fisheries Oceanography*, **12** (4/5): 407-418.

- Alm, G. (1959). Connection between maturity, size and age in fishes. *Institute of Freshwater Research Drottningholm Report*, **40**: 5–145.
- Arnold, L.M., W.D. Smith, P.D. Spencer, A.N. Evans, S.A. Heppell & S.S. Heppell (2018). The role of maternal age and context-dependent maternal effects in the offspring provisioning of a long-lived marine teleost. *Royal Society open science*, **3**: 170966.
- Atse, C.B., C. Audet & J. de la Noüe (2002). Effects of temperature and salinity on the reproductive success of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.): egg composition, milt characteristics and fry survival. *Aquaculture Research*, **33**: 299-309.
- Bachiller, E. & X. Irigoien (2015). Ingrauild predation between small pelagic fish in the Bay of Biscay: impact on anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) egg mortality. *Marine Biology*, **162**: 1351-1369.
- Bailey, K.M., M.F. Canino, J.M. Napp, S.M. Spring & A.L. Brown (1995). Contrasting years of prey levels, feeding conditions and mortality of larval wallege Pollock *Theragra chalcogramma* in the western Gulf of Alaska. . *Marine Ecology Progress Series*, **119**: 11-23.
- Bailey, K.M. & E.D. Houde (1989). Predation on Eggs and Larvae of Marine Fishes and the Recruitment Problem. *Advances in Marine Biology*, **25**: 1-83.
- Barneche, D.R., D.R. Robertson, C.R. White & D.J. Marshall (2018). Fish reproductive-energy output increases disproportionately with body size. *Science*, **360**: 642-643.
- Barroeta, Z., M.P. Olivar & I. Palomera (2017). Energy density of zooplankton and fish larvae in the southern Catalan Sea (NW Mediterranean). *Journal of Sea Research*, **124**: 1-9.
- Basilone, G., C. Guisande, B. Patti, S. Mazzola, A. Cuttitta, A. Bonanno, A.R. Vergara & I. Maneiro (2006). Effect of habitat conditions on reproduction of the European anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in the Strait of Sicily. *Fisheries Oceanography*, **15 (4)**: 271-280.
- Bellier, E., B. Planque & P. Petitgas (2007). Historical fluctuations in spawning location of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) and sardine (*Sardina plichardus*) in the Bay of Biscay during 1967-73 and 2000-2004. *Fisheries Oceanography*, **16 (1)**: 1-15.
- Beverton, J.H. & S.J. Holt (1957). On the Dynamics of Exploited Fish Populations. Chapman & Hall, London.
- Birkeland, C. & P.K. Dayton (2005). The importance in fishery management of leaving the big ones. *TRENDS in Ecology and Evolution*, **20 (7)**: 356–358.
- Bonet, X., D. Bradshaw & R. Shine (1998). Capital versus income breeding: an ectothermic perspective. *Oikos*, **83 (2)**: 333-342.
- Borja, A., A. Fontán, J. Saenz & V. Valencia (2008). Climate, oceanography, and recruitment: the case of the Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus*). *Fisheries Oceanography*, **17 (6)**: 477- 493.
- Botas, J.A., E. Fernandez, A. Bode & R. Anadon (1980). A Persistent Upwelling off the Central Cantabrian Coast (Bay of Biscay). *Estruarine, Coastal and Shelf Science*, **30**: 185-199.
- Brosset, P., J. Lloret, M. Muñoz, C. Fauvel, E. Van Beveren, V. Marques, J.-M. Fromentin, F. Ménard & C. Saraux (2016). Body reserves mediate trade-offs between life-history traits:

- new insights from small pelagic fish reproduction. *Royal Society Open Science*, **3 (10)**: 1-15.
- Brown, R.W. & W.W. Taylor (1992). Effects of egg composition and prey density on the larval growth and survival of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis* Mitchell). *Journal of Fish Biology*, **40**: 381-394.
- Buckley, L.J., A.S. Smigielski, T.A. Halavik, E.M. Caldaroni, B.R. Burns & G.C. Laurence (1991). Winter flounder *Pseudopleuronectes americanus* reproductive success. II. Effects of spawning time and female size on size, composition and viability of eggs and larvae. *Marine Ecology Progress Series*, **74**: 125-135.
- Burns, C.M. (2017). Fatty Acid Composition of the Maternal Diet Affects Egg and Larval Quality of Southern Flounder, *Paralichthys lethostigma*. Tesis Doctoral, University of Texas at Austin, Austin, Texas, USA.
- Burns, C.M. & L.A. Fuiman (2019). Maternally derived nutrients influence fatty acid composition and predator evasion behavior of larval southern flounder, *Paralichthys lethostigma*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **514-515**: 41-47.
- Canino, M.F., K.M. Bayley & L.S. Incze (1991). Temporal and geographic differences in feeding and nutritional condition of walleye pollock larvae *Theragra chalcogramma* in Shelikof Strait, Gulf of Alaska. *Marine Ecology Progress Series*, **79**: 27-35.
- Carr, J.P. & L. Kaufman (2008). Estimating the importance of maternal age, size, and spawning experience to recruitment of Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Biological Conservation*, **142**: 477-487.
- Carter, A.B., A.G. Carton, M.I. McCormick, A.J. Tobin & A.J. Williams (2015). Maternal size, not age, influences egg quality of a wild, protogynous coral reef fish *Plectropomus leopardus*. *Marine Ecology Progress Series*, **529**: 249-263.
- Casavola, N., A.G. Marano & E. Rizzi (1996). Batch fecundity of *Engraulis encrasicolus* L. in the south-western Adriatic sea. *Scientia Marina*, **60 (2-3)**: 369-377.
- Charbonneau, J.A., D.M. Keith & J.A. Hutchings (2019) Trends in the size and age structure of marine fishes. *ICES Journal of Marine Science*, **76 (4)**: 938-945.
- Costoya, X., D. Fernández-Nóvoa, M. deCastro, F. Santos, P. Lazure & M. Gómez-Gesteira (2016). Modulation of sea surface temperature warming in the Bay of Biscay by Loire and Gironde Rivers. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, **121**: 966-979.
- Danylchuk, A.J. & M.G. Fox (1994). Age and size-dependent variation in the seasonal timing and probability of reproduction among mature female pumpkinseed, *Lepomis gibbosus*. *Environmental Biology of Fishes*, **39**: 119-127.
- Díaz E., J.M. Txurrúka & F. Villate (2008). Biochemical composition and condition in anchovy larvae *Engraulis encrasicolus* during growth. *Marine Ecology Progress Series*, **361**: 227-238.
- Díaz E., J.M. Txurrúka & F. Villate (2009). Biochemical composition and somatic growth of pelagic larvae of three fish species from the Bay of Biscay. *Marine Ecology Progress Series*, **382**: 173-183.

- Domínguez-Petit, R. & F. Saborido-Rey (2010). New bioenergetic perspective of European hake (*Merluccius merluccius* L.) reproductive ecology. *Fisheries Research*, **104**: 83-88.
- Doray, M., C. Hervy, M. Huret & P. Petitgas (2018). Spring habitats of small pelagic fish communities in the Bay of Biscay. *Progress in Oceanography*, **166**: 88-108.
- Drent, R.H. & S. Dean (1980). The Prudent Parent: Energetic Adjustments in Avian Breeding. *Ardea*, **55 (1-2)**: 225-252.
- Escribano, A. N. Aldanondo, A. Urtizberea, G. Boyra & U. Cotano (2019). Size- and density-dependent overwinter mortality of anchovy juveniles in the Bay of Biscay. *Continental Shelf Research*, **183**: 28-37.
- Erauskin-Extramiana, M., P. Alvarez, H. Arrizabalaga, L. Ibaibarriaga, A. Uriarte, U. Cotano, M. Santos, L. Ferrer, A. Cabré, X. Irigoien & G. Chust (2019). Historical trends and future distribution of anchovy spawning in the Bay of Biscay. *Deep-Sea Research, Part II*, **159**: 169-182.
- Evans, R.P., C.C. Parrish, J.A. Brown & P.J. Davis (1996). Biochemical composition of eggs from repeat and first-time spawning captive Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*). *Aquaculture*, **139**: 139-149.
- Evans, J.P. & A.J. Geffen (1998). Male characteristics, sperm traits, and reproductive success in winter-spawning Celtic Sea Atlantic herring, *Clupea harengus*. *Marine Biology*, **132**: 179-186.
- Flath, L.E. & J.S. Diana (1985). Seasonal Energy Dynamics of the Alewife in Southeastern Lake Michigan. *Transaction of the American Fisheries Society*, **114**: 328-337.
- Fernandes, J.A., X. Irigoien, N. Goikoetxea, J.A. Lozano, I. Inza, A. Pérez & A. Bode (2010). Fish recruitment prediction, using robust supervised classification methods. *Ecological Modelling*, **221**: 338-352.
- Garrido, S., R. Rosa, R. Ben-Hamadou, M.E. Cunha, M.A. Chicharo & C.D. van der Lingen (2008). Spatio-temporal variability in fatty acid trophic biomarkers in stomach contents and muscle of Iberian sardine (*Sardina pilchardus*) and its relationship with spawning. *Marine Biology*, **154**: 1053-1065.
- Gatti, P., P. Petitgas & M. Huret (2017). Comparing biological traits of anchovy and sardine in the Bay of Biscay: A modelling approach with the Dynamic Energy Budget. *Ecological Modelling*, **348**: 93-109.
- Gatti, P., L. Cominassi, E. Duhamel, P. Grellier, H. Le Delliou, S. Le Mestre, P. Petitgas, M. Rabiller, J. Spitz & M. Huret (2018). Bioenergetic condition of anchovy and sardine in the Bay of Biscay and English Channel. *Progress in Oceanography*, **166**: 120-138.
- Goikoetxea, N., A. Borja, A. Fontán, M. González & V. Valencia (2009). Trends and anomalies in sea-surface temperature, observed over the last 60 years, within the southeastern Bay of Biscay. *Continental Shelf Research*, **29**: 1060-1069.
- Guevara Fletcher, C.E. (2011). Variación del tamaño de los huevos en la anchoa Europea (*Engraulis encrasicolus* Linnaeus, 1758) en el golfo de Vizcaya. Trabajo Fin de Master, UPV/EHU & AZTI-Tecnalia (Pasaia).

- Hardy, R. & J.N. Keay (1972). Seasonal variations in the chemical composition of Cornish mackerel, *Scomber scombrus* (L.), with detailed reference to the lipids. *Journal of Food Science and Technology*, **7**: 125-137.
- Houlihan D.F., E.M. Mathers & A. Foster (1993). Biochemical correlates of growth rate in fish, Chapter 2, 45-71 pp. *In: Fish Ecophysiology*. pp. 421. J.C. Ranking & F.B. Jensen (Eds.) Chapman & Hall, London.
- Hunter, J.R. & R. Leong (1981). The spawning energetics of female northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fishery Bulletin*, **79 (2)**: 215-230.
- Ibaibarriaga, L., A. Uriarte, U. Laconcha, M. Bernal, M. Santos, M. Chifflet & X. Irigoien (2013). Modelling the spatio-temporal distribution of age-1 Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus*) at spawning time, *Scientia Marina*, **77 (3)**: 461-472.
- ICES (2018). Working Group on Acoustic and Egg Surveys for Sardine and Anchovy in ICES Areas 7, 8 and 9 (WGACEGG). ICES WGACEGG REPORT 2017 3-17 November 2017. 388 pp.
- ICES (2019). Working Group on Southern Horse Mackerel, Ancovy and Sardine (WGHANSA). *ICES Scientific Reports*, 1:34. 662 pp.
- ICES (2020). Working Group on Acoustic and Egg Surveys for Sardine and Anchovy in ICES areas 7, 8 and 9 (WGACEGG; outputs from 2019 meeting). *ICES Scientific Reports*, 2:44. 490 pp.
- Jégou, A.M. & P. Lazure (1995). Quelques aspects de la circulation sur le plateau atlantique, pp. 99-106. *In: Actas del IV Coloquio Internacional sobre Oceanografía del Golfo de Vizcaya*. O. Cendrero & I. Olaso (Eds). Instituto Español de Oceanografía, Santander, España.
- Jönsson, K.I. (1997). Capital and income breeding as alternative tactics of resource use in reproduction. *Oikos*, **78**: 57-66.
- Jonsson, N., B. Jonsson & L.P. Hansen (1991). Energetic cost of spawning in male and female Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Journal of Fish Biology*, **39**: 739-744.
- Kaitaranta, J.K. & R.G. Ackman (1981). Total Lipids and Lipid Classes of Fish Roe. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part B*, **69**: 725-729.
- Kartas, F. & J.P. Quignard (1984). La fécondité des poissons téléostéens. *Collection de Biologie des Milieux Marins* (Vol 5). pp. 121. Masson (Eds). Paris, Francia.
- Koutsikopoulos, C. & B. Le Cann (1996). Physical processes and hydrological structures related to the Bay of Biscay anchovy. *Scientia Marina*, **60 (2)**: 9-19.
- Koutsikopoulos, C., P. Beillois, C. Leroy & F. Taillefer (1998). Temporal trends and spatial structures of the sea surface temperature in the Bay of Biscay. *Ocenologica Acta*, **21 (2)**: 335-344.
- Koops, M.A., J.A. Hutchings & T.M. McIntyre (2004). Testing hypotheses about fecundity, body size and maternal condition in fishes. *Fish and Fisheries*, **5**: 120-130.
- La Mesa, M., F. Donato, G. Giannetti & E. Arneri (2009) Growth and mortality rates of European anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in the Adriatic Sea during the transition from larval to juvenile stages. *Fisheries Research*, **96**: 275-280.

- Lam, T.J. (1983). Environmental influences on gonadal activity in fish, Chapter 2, 65-116 pp. *In: Fish Physiology*, Vol IX. Part B. pp. 477. W.S. Hoar, D.J. Randall & E.M. Donaldson (Eds.). Academic Press, New York, London.
- Lambert, T.C. (1987). Duration and intensity of spawning in herring as related to the age structure of the mature population. *Marine Ecology Progress Series*, **39**: 209–220.
- Lambert, Y. & J.-D. Dutil (2000). Energetic consequences of reproduction in Atlantic cod (*Gadus morhua*) in relation to spawning level of somatic energy reserves. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **87**: 815-825.
- Leal, E.M., L.R. Castro & G. Claramunt (2009). Variability in oocyte size and batch fecundity in anchoveta (*Engraulis ringeus*, Jenyns 1842) from two spawning areas off the Chilean coast. *Scientia Marina*, **73 (1)**: 59-66.
- Lee, J.Y. (1961). La Sardine du golfe du lion (*sardina pilchardus sardina regan*). *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*, **25**: 418–513.
- Lisovenko, L.A. & D.P. Andrianov (1996). Reproductive biology of anchovy (*Engraulis encrasicolus ponticus* Alexandrov 1927) in the Black Sea. *Scientia Marina*, **60 (2)**: 209-218.
- Marteinsdottir, G. & A. Steinarsson (1998). Maternal influence on the size and viability of Iceland con *Gadus morhua* eggs and larvae. *Journal of Fish Biology*, **52**: 1241-1258.
- Mehault, S., R. Domínguez-Petit, S. Cerviño & F. Saborido-Rey (2010). Variability in total egg production and implications of the southern stock of European hake. *Fisheries Research*, **104**: 11-122.
- Millan, M. (1999). Reproductive characteristics and condition status of anchovy *Engraulis encrasicolus* L. from the Bay of Cadiz (SW Spain). *Fisheries Research*, **41**: 73–86.
- Mion, M., A. Thorsen, F. Vitale, J. Dierking, J.P. Herrmann, B. Huwer, B. von Dewitz & M. Casini (2018). Effect of fish length and nutritional condition on the fecundity of distressed Atlantic cod *Gadus morhua* from the Baltic Sea. *Journal of Fish Biology*, **92**: 1016-1034.
- Mommsen, T.P. & B. Korsgaard (2008). Vitellogenesis, Chapter 4, 113-170 pp. *In: Fish Reproduction*. pp. 629. M.J. Rocha, A. Arukwe & B.G. Kapoor (Eds.) Science Publishers, Enfield, USA.
- Monaghan, P. (2008). Early growth conditions, phenotypic development and environmental change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **363**: 1635–1645.
- Morgan, M.J. (2004). The relationship between fish condition and the probability of being mature in American plaice (*Hippoglossoides platessoides*). *ICES Journal of Marine Science*, **61**: 64-70,
- Motos, L. (1996). Reproductive biology and fecundity of the Bay of Biscay anchovy population (*Engraulis encrasicolus* L.). *Scientia Marina*, **60 (2)**: 195-207.
- Motos, L., A. Uriarte & V. Valencia (1996). The spawning environment of the Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.). *Scientia Marina*, **60 (2)**: 117–140.
- Nunes, C., A. Silva, E. Soares & K. Gantias (2011a). The Use of Hepatic and Somatic Indices and Histological Information to Characterize the Reproductive Dynamics of Atlantic Sardine

- Sardine pilchardus* from the Portuguese Coast. *Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science*, **3**: 127–144.
- Nunes, C., A. Silva, V. Marques & K. Ganiás (2011b). Integrating fish size, condition, and population demography in the estimation of Atlantic sardine annual fecundity. *Ciencias Marinas*, **37 (4B)**: 565–584.
- Palomera, I. (1992). Spawning of anchovy *Engraulis encrasicolus* in the Northwestern Mediterranean relative to hydrographic features in the region. *Marine Ecology Progress Series*, **79**: 215-223.
- Parrish, R.H., D.L. Mallicoate & R.A. Klingbeil (1986). Age dependent fecundity, number of spawnings per year, sex ratio and maturation stages in northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fishery Bulletin*, **84 (3)**: 503-517.
- Pauly, D. (2019). Female Fish Grow Bigger- Let's Deal with it. *Trends in Ecology & Evolution*, **34**: 181-182.
- Perez, K.O. & L.A. Fuiman (2015). Maternal diet and larval diet influence survival skills of larval red drum *Sciaenops ocellatus*. *Journal of Fish Biology*, **86**: 1286–1304.
- Puillat, I., P. Lazure, A.M. Jégou, L. Lampert & P.I. Miller (2004). Hydrographical variability on the French continental shelf in the Bay of Biscay, during the 1990s. *Continental Shelf Research*, **24**: 1143-1163.
- Rainuzzo, J.R., I.R. Kjell & Y. Olsen (1997). The significance of lipids at early stages of marine fish: a review. *Aquaculture*, **155**: 103-115.
- Rideout, R.M. & J. Tomkiewicz (2011). Skipped Spawning in Fishes: More Common than You Might Think. *Dynamics, Management, and Ecosystem Science*, **3**: 176-189.
- Riveiro, I., C. Guisande, M. Lloves, I. Maneiro & J.M. Cabanas (2000). Importance of parental effects on larval survival in *Sardina pilchardus*, **205**: 249-258.
- Sanz, A. & A. Uriarte (1989). Reproductive cycle and batch fecundity of the bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in 1987. *CalCOFI Report*, **30**: 127–135.
- Sanz, N., J.-L. García-Marín, J. Viñas, M. Roldán & C. Pla (2008). Spawning groups of European anchovy: population structure and management implications. *ICES Journal of Marine Science*, **65 (9)**: 1635–1644.
- Sargent, J.R., L.A. McEvoy & J.G. Bell (1997). Requirements, presentation and sources of polyunsaturated fatty acids in marine fish larval feeds. *Aquaculture*, **155 (1-4)**: 117-127.
- Sargent, J.R., R.D. Tocher & J.G. Bell (2002). The Lipids, Chapter 4, 181-257 pp. *In*: Fish Nutrition. pp. 824. J.E. Halver & R.W. Hardy (Eds.). Academic Press, California, USA.
- Somarakis, S., E. Schismenou, A. Siapatis, M. Giannoulaki, A. Kallianiotis & A. Machias (2012). High variability in the Daily Egg Production Method parameters of an eastern Mediterranean anchovy stock: Influence of environmental factors, fish condition and population density. *Fisheries Research*, **117– 118**: 12– 21.

- Srivastava, R.K. & J.A. Brown (1991). The biochemical characteristics and hatching performance of cultured and wild Atlantic salmon (*Salmo salar*) eggs. *Canadian Journal of Zoology*, **69** (9): 2436-2441.
- Stearns, S.C. (1992) The evolution of life histories. 249 pp. Oxford University Press, Oxford. UK.
- Stearns, S.C. & J.C. Koella (1986). The evolution of phenotypic plasticity in life-history traits: predictions of reaction norms for age and size at maturity. *Evolution*, **40**: 893–913.
- Takahashi, A., M. Kuroki, Y. Niizuma, A. Kato, S. Saitoh & Y. Watanuki (2001). Importance of the Japanese anchovy (*Engraulis japonicas*) to breeding rhinoceros auklets (*Cerorhinca monocerata*) on Teuri Island, Sea of Japan. *Marine Biology*, **139**: 361-371.
- Tocher, D.R. (2003). Metabolism and functions of lipids and fatty acids in teleost fish. *Reviews in Fisheries Science*, **11**: 107–184.
- Tsikliras, A.C. & K.I. Stergiou (2014). Size at maturity of Mediterranean marine fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **24**: 219-268.
- Uriarte, A., P. Prouzet & B. Villamor (1996). Bay of Biscay and Ibero Atlantic anchovy populations and their fisheries. *Scientia Marina*, **60** (2): 237-255.
- Uriarte, A., A. Alday, M. Santos & L. Motos (2012). A re-evaluation of the spawning fraction estimation procedures for Bay of Biscay anchovy, a species with short interspawning intervals. *Fisheries Research*, **117-118**: 96-111.
- Vaz, S. & P. Petitgas (2002). Study of the Bay of Biscay anchovy population dynamics using spatialised age-specific matrix models. ICES, CM 2002 / 0 : 07
- Villamor, B., P. Abaunza, P. Petitgas, J. Massé & A. Uriarte (2007). Bay of Biscay anchovy: a resource in crisis. ICES Insight 9–10.
- Wang, S.B. & E.D. Houde (1994). Energy storage and dynamics in bay anchovy *Anchoa mitchilli*. *Marine Biology*, **121**: 219-227.
- Wiegand M.D. (1996). Composition, accumulation and utilization of yolk lipids in teleost fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **6**: 259-286.

Eztabaida orokorra

Antxoa gazte eta helduen organoen bidez osagai biokimikoak (proteinak, lipidoak eta karbohidratoak) translokatzearekin zerikusia duten zenbait alderdi aztertzen ditu Tesi honek (muskulua, gibela eta, helduen kasuan, baita ugai- aparatua ere). Eztabaida orokorrak ez du erabat jarraitzen kapituluaren ordena. Antxoaren bizi-sekuentziari jarraitzen dio, ordea, irailean hasi eta maiatzeko helduekin amaitzen da.

Antxoaren aldaketa fisiologikoak eta konposizio biokimikoa

Populazio batek, batez ere urtaro bakoitzeko ingurumen-baldintza aldakorren mende bizi bada, denboran iraun ahal izango badu, populazio hori osatzen duten banakoek erantzun biologiko bat eman beharko dute; beti egokia izango ez bada ere, bai, behintzat, etengabeko erronkak gainditzeko bezain ona izan beharko du, erronkak biotiko zein abiotikoak izan, gutxienez behin ugaltze arte bizirik irauteko. Urteko ziklo bat baino gehiago bizi diren banakoentzat, lehen ugalketara arte bizirik irautea da haien arrakasta biologikoaren faktore erabakigarria. Ingurumen-baldintzetan gertatzen diren aldaketez gain, organismo horiek aurre egin behar diete elikagai-horniduraren gorabeherei (Cushing, 1975), harrapariek egiten duten presioari (Aldanondo *et al.*, 2016; Díaz *et al.*, 2008; Garrido *et al.*, 2015; Huret *et al.*, 2018, besteak beste), eta, gainera, behar adina erreserba pilatu behar dituzte, unea iritsitakoan ugaltzeko (Tytler & Calow, 1985), eta horrek gatazka sortuko ditu baliabideak esleitzerakoan (Calow, 1985; Hendry *et al.*, 2001; Kaspari *et al.*, 2000).

Arrain-espezie obiparotetan, beren bizi-zikloaren etapa goiztiarrenetan dauden indibiduoek soberako energia guztia hazkuntza somatikora bideratu behar dute, larba-fasea ahalik eta azkarren atzean utzi ahal izateko. Fase horretan gertatzen da heriotza-tasa handiena, besteak beste, harraparitzaren ondorioz (Alheit, 1987; Butler, 1991; Chambers *et al.*, 1989; Hewitt *et al.*, 1985; Irigoien *et al.*, 2011; McGurk, 1986; Tagart & Leggett, 1987; Valdes-Szeinfeld, 1991; Ware & Lambert, 1985). Hala ere, larba fasea gainditu eta gazte-fasera iritsi ondoren, biologikoki komenigarria hasten da izaten soberan dagoen energia guztia hazkuntzara ez bideratzea. Hori dela eta, hautespen naturalak lagundu egin die behar adina erreserba energetiko pilatzen hasten diren banakoei, elikagaien eskasiari (iraupen aldakorrekoak) aurre egin ahal izateko; esaterako, gure latitudeetako negu epeletan gertatzen direnak. Gorputzaren funtzioen eta organoen artean baliabideak banatzeko dauden gatazken ikuspegitik, *Engraulis encrasicolus* antxoa gazteen energia esleitzeko dinamika fisiologikoa aztertu zen (**1go Kapitulua**). Azterketa horretan ikusi ahal izan zenez, antxoa gazteek 6,3 cm-ko luzera zutenean aldaketa fisiologiko bat izan zuten. Izan ere, tamaina hori baino txikiagoak diren ale gazteetan (3 cm-tik 6,3 cm-ra bitartekoak), lipido-edukiaren gehikuntza lipidorik gabeko materia organikoan zuen pisua baino abiadura txikiagoan handitzen zen. Hau da, tamaina horretatik behera, badirudi antxoak egitura funtzionalak egiteari ematen ziola lehentasuna, hala nola muskulua, batez ere proteinetan oinarritutakoak, gehien bat lipidoetan oinarritutako energia-erreserben aurrean. Luzera horretatik aurrera (>6,3 cm), badirudi energia-aborokinen zati bat erreserba-metaketara bideratzen hasi zela antxoa, hiperplasiak eragindako hazkunde garbiaren kaltetan. Post & Parkinson-ek (2001) ikusi zutenez, aldaketa fisiologiko hori 10 cm-ra gertatzen zen ortzadar amuarrainean (*Oncorhynchus mykiss*).

Energia-erreserba nahikoa izatea eta handia izatea, ordea, baliteke ez izatea nahikoa garai zail batzuetan bizirik irauteko, hala nola neguan. Pangle *et al.*-ek (2005), adibidez, laketako

sardinzarren ale gazteen (*Coregonus artedi*) tamainak ez zuela eraginik hozte azkarreko gertaerek eragindako hilkortasunean ikusi zuten. Hala, bada, Tesi honetan (**3. Kapituluak**) ikusi zen neguko heriotza-tasa handiagoa izan zela irailean muskuluko proteinen eta materia organikoaren ehunekoak, hurrenez hurren, pisu biziaren % 10 eta % 11 baino txikiagoak izan ziren urteetan, nahiz eta antxoak ez izan beti txikiak. Egoera horretan, seguru asko, antxoaren muskuluak ez du behar adinako indar fisikorik igeriketa eraginkorra bermatzeko eta neguko itsaski gogorrek eragindako eraso mekanikoari kalte fisikorik jasan gabe aurre egiteko. Era berean, aipatu behar da, kasu jakin batzuetan, proteinen katabolismoak aminoazido glukogenikoak horni ditzakeela, eta aminoazido horiek energia-xedeetarako erabil daitezkeela, banakoaren etorkizuneko biziraupena arriskuan jarri gabe; izan ere, muskulu-proteinen katabolismoak berekin dakar igeriketa-funtzioa kaltetzea.

Negua gaintitu ondoren, indibiduoek beste energia-gatazka bati egin behar diote aurre: hazten jarraitu edo ugalketarako genitala garatzen hasi (**2. eta 4. Kapituluak**). Alde horretatik, genitalaren heltze-prozesuan adinaren arabera aldeak aurkitu ziren, eta hori beste klupeiforme-espezie batzuetan ere aurkitu da (Abad & Giraldez, 1992; Lamber, 1987; Ware & Tanasichuk, 1989). Bizkaiko Golkoko antxoa europarrari dagokionez, gutxieneko atalase-temperatura gaintitu ondoren, ura azkar berotzen denean hasten da errunaldia (Motos *et al.*, 1996). Baina, antxoa handienak eta zaharrenak dira ugaltzen lehenak (maiatzean eta ekainean ugalketa maximoa lortuz eta beroriek izanik populazio osoaren ugalketa-zikloaren hasiera eta amaiera markatzen dutenak) (Motos *et al.*, 1996; Sanz & Uriarte, 1989; Uriarte *et al.*, 1996). Antxoa gazteenak, berriz, geroago iristen dira heldutasun-sexualera, eta ugalketa-etapa motzagoa dute (ugalketa-intentsitate maximora udaberriaren amaieran eta udaren erdialdean iristen dira) (Bacha *et al.*, 2010; Bas & Morales, 1954; Lucio & Uriarte, 1990; Millan, 1999). Hala, 1 adineko antxoa handienek martxoan hazten jarraitzen zuten bitartean, beranduago heltzen baitziren heldutasun-sexualera, sasoi berean 2 urtekoak, errute-garairako prestatzen hasiak ziren.

Era berean, ugal-aparatuaren garapenean eta errunaldian osagai biokimikoen translokazioa ikusi zen (2. eta 4. kapituluak). Energiari dagokionez, ugal-aparatuaren garapena eskakizun handiko prozesua da (Flath & Diana, 1985). Garatzeko behar diren proteinak jatorri bikoitzeko aminoazidoen poolaren bidez sintetizatuko dira: exogenoa (elikaduratik eratorriak) eta endogenoa (antxoaren beraren proteinen katabolismotik datozenak, batez ere muskulutik). Era berean ikusi zen kohorte bereko antxoa handiek proportzioan kohorte bereko antxoa txikiak baino lipido gutxiago metatzen zituztela gibelean, osagai hori ugal-aparatura gehiago esportatzen zelako ziurrenik. Lekualdaketa hori nabariagoa izan zen 2 urteko antxoetan, eta horrek iradokitzen zuen haien gibeletan ahalmen metaboliko handiagoa zutela lipidoak prozesatzeko eta genitalera bideratzeko.

Era berean, errunaldiaren aurreko garaiaren (martxoa) eta errute-fasearen (apirila eta maiatza) artean desberdintasun anatomikoak hauteman ziren, bai eta ugalketa-garaian bi sexuen artean ere (**2. Kapituluak**), era horretan berretsiz Zastrow *et al.*-ek (1991) behatutakoa *Antxoa mitchillini*. Martxoan ez zen aurkitu desberdintasun grabimetrikorik bi sexuetakoko gibelen artean; ugalketa hasi ondoren, ordea, emeek arrak baino gibel handiagoa erakutsi zuten (3 eta 4 aldiz handiagoa), eta ez zen inolako harremanik antzeman arren gibelaren tamainaren eta ugal-aparatuaren garapenearen eta gametoak askatzearen artean (**2. eta 4. Kapituluak**), horrela Noguchi & Bito-k (1953) aurkitutako emaitzak berretsiz. Itsas arrainen arrautzen gorringoak proteina, lipido eta karbohidrato guztiak ematen dizkie enbrioiei eta jaioberriei, exogenoki elikatzen hasi aurretik. Hala ere, muskulutik, gibeletik (Garrido *et al.*, 2008; Mommsen &

Korsgaard, 2008; Somarakis *et al.*, 2012) edo elikagaietatik transferitutako lipidoek arrautzetan sartu aurretik metabolikoki prozesatzea behar izaten dute (Kaitaranta & Ackman, 1981), eta, goimailako ornodunen gibelaren gaitasun biokimikoak ikusita, beharrezko aldaketa biokimikoak organo horretan egin daitezkeela pentsa daiteke (Mommensen & Korsgaard, 2008; Tocher, 2003). Hori izan daiteke gibleko dimorfismo sexual horren arrazoia, Perezek *et al.*-ek (2007) muxar handi arruntean ere aurkitu zutena.

Era berean, martxoan antxoek erakutsi zuten ugaltza-aparatu apirilean eta maiatzean zutenaren % 10 inguru zen. Era berean, emeek arrek baino ugaltza-aparatu handiagoa zuten (% 18 apirilean eta % 32 maiatzean). Hala ere, emeek izan zuten desbideratze estandar handiaren ondorioz, desberdintasun horiek ez ziren estatistikoki esanguratsuak izan. Hala ere, emeen ugaltza-aparatuak arrek baino energia-dentsitate handiagoa zuten, urte batzuk lehenago Takahashi *et al.*-ek (2007) eta Berg & Finstan-ek (2008) ere ikusitako berezitasuna berau. Hala, ondorioztatu zen energia-inbertsioa ugaltza-aparatuan handiagoa zela emeetan arretan baino, eta, horregatik, argi geratu zen emeek arrak baino erreserba gehiago erabiltzen zituztela ugaltzarako. Era berean, 2 urteko antxoan hiperlometriak, materia organiko totalaren eta ugaltza-aparatuan dagoen materia organikoaren arteko erlazioari buruzkoak, adierazi zuen kohorte bereko antxoa handienek kohorte horretako antxoa txikiak baino gehiago inbertitzen zutela, agian txikiak energiaren zati bat hazkuntza somatikora (Bromley, 2003; Flath & Diana, 1985; Kjesbu *et al.*, 1998; Kjesbu, 2009; Lambert & Dutil, 2000; Ramsay & Withames, 1996; Ware & Tanisichuk, 1989) bideratu behar zutelako edo baliabide horien zati bat ohiko metabolismoaren energia-gastuak asetzeko erabili behar zutelako, normalean indibiduo txikietan handietan baino handiagoak baitira (Shuter *et al.*, 1980; Shuter & Post, 1990).

Halaber, ikusi ahal izan zen ugaltzaren aurreko prestaketak lehenago hasten zituztela arrek emeek baino (**4. Kapitulua**); ezaugarri hori Ajiad *et al.*-ek (1999) ere deskribatua. Horren erakusgarri ziren gure lanean aurkitutako indize muskulosomatiko txikiak eta gonadomatiko handiak (bi indizeen arteko korrelazio negatiboa ugaltza aurreko prestatze horren adierazgarri litzateke). Abaunza *et al.* (1995) ohartu ziren ingurumen-faktoreek ez ziotela berdin eragiten txixarroaren bi sexuei (*Trachurus trachurus*). Horren arrazoia izan daiteke ingurune-baldintzek neurri txikiagoan eragiten diotela espermatozoideen eraketari obozitoen heltzeari eta obulazioari baino (Lam, 1943). Horrela, arrek emeek ugaltza prestatzen hasteko beharko luketen gutxieneko tenperatura-atalasetik beherako tenperaturetan has litezke ugaltzarako prestaketa-lanetan.

Era berean, ikusi ahal izan zen Bizkaiko Golkoko antxoetan udaberriko ugaltza prestatzen hasi ziren lehenak Aturri inguruko 2+ adineko arrek izan zirela (**4. Kapitulua**). Beste muturrean, Garona aldeko antxoa emeak zeuden, urte betekoak, azken horiek izan baitziren prestaketa lanetan azkenak. Fotoperiodoa antzekoa da bi eremuetan, baina gradiente termiko bat dago Aturri inguruko hegoaldeko kokapenaren (hau da, Kantauriko kostatik gertuen dagoena, 43° 30' N) eta Garona inguruko iparraldekoenaren (46° 30' N) artean; hau da, 3 bat gradu latitude-diferentzia. Hala, urak tenperatura gero eta handiagoa hartzen du, hegoaldeetik hasi eta iparralderantz. Esan bezala, antxoaren errute-garaiaren hasiera hegoaldeetik hasten den igoera termikoarekin lotuta dagoenez Bizkaiko Golkoan (Motos *et al.*, 1996), Aturri inguruko antxoak izango dira lehenak ugaltzen.

Bestalde, emeen tamaina ez ezik, adina ere garrantzitsua zela ikusi zen. Ildo horretatik, ikusi zen tamaina bererako (SL=12,4 cm), apirilean 2 urteko antxoek % 9,5 materia organiko gehiago zutela ugaltza-aparatuan antxoa gazteenek baino, berriro ere berrestsiz antxoa zaharrenean errunaldia lehenago hasten zela gazteena baino. Era berean, emaitzek erakutsi zuten antxoa

zaharrenek 1 urteko antxoek baino % 5 eta % 7 arteko lipido gehiago inbertitzen zutela ugalketan (**2. Kapitulua**). Peterson *et al.* (1986) eta Evans *et al.* (1996) ohartu ziren emeak erruten hasi berriak izateak edo ez izateak eragina zuela platuxa atlantikoko arrautzen lipido-kopuruan (*Hippoglossus hippoglossus*).

Azkenik, antxoen ugalkortasuna handiagoa izan zen urteetan, populazioan 3 urteko antxoak sarriago agertu ziren (**4. Kapitulua**). Carter *et al.* (2015) hipotesi hori berretsi zuten, eta aurkitu zuen arrautzaren lipido-kantitatea zuzenean lotuta zegoela antxoaren tamainarekin eta adinarekin, eta antxoa zaharrenek arrautzak handiagoak zirela. Urte horretan ugalkortasuna gainerako urteetan baino txikiagoa izatearen arrazoiak hauek dira: antxoa emeak txikiagoak izatea 2016. urtean, eta 3 urteko antxoen falta. Temperatura igotzeak eragindako aldaketa fisiologikoen lehenago (alegia, tamaina txikiagoarekin eta ugaltze-efortzu handiagoarekin) ugaltzeko gai ziren genotipo batzuen agerpena erraztu zezaketen, horrek, epe luzera, haien egoera biologikoa eta arrautzen kalitatea gutxitzea ekarriko badu ere, eta, ondorioz, etorkizuneko gazte eta ugaltzaileei era kaltegarrian eragingo dien arren. Hala, banako zaharrenek kopurua nabarmen murrizteak (edo desagertzeak) gutxitu lezake populazioaren ugalketa-ahalmena (Birkeland & Dayton, 2005).

Antxoen urtetik urterako desberdintasunak irailean eta maiatzean

Fulton-en (Fulton, 1904) egoera-faktoreari besterik gabe jaramon eginez gero, antxoa astunenak (pisu bizian) baldintza hobean daudela ondorioztatzen bada, pentsa liteke 2007ko iraileko antxoak (bai gazteak, bai helduak) egoera onenean zeudenak zirela, lan honetan aurkitutako antxoen tamaina eta pisu biziak handiak izan baitziren. Hala ere, tesi honetan lortu ziren energia-dentsitate totalen balio txikiak guztiz kontrako adierazi zuten (**3. Kapitulua**), hau da, egoera okerrean zeudenak zirela. Paradoxa horren arrazoiak agerian geratzen da baldin eta esaten badugu, gutxiespen-kutsua duen esaldia dela onartuta, 2007ko iraileko antxoak “urtsuenak” izan zirela. Era berean, aztertutako urte guztietako banako guztietariko (gazteek zein helduek) balio baxuenak erakusteak, urte horretako ingurumen-baldintzak antxoak egoera onean egoteko egokienak ez zirela izango esan daiteke. Hori dela eta, urte horretan antxoek gainerako urteetan baino baldintza okerragoetan egin beharko lieke neguari aurre. Aitzitik, 2016ko iraileko antxoen (gazteen eta helduen) energia-dentsitate totala handiena izan zen. Horregatik, esan daiteke antxoa horiek liratekeela neguari aurre egiteko egoera onenean egongo liekeenak.

Azkenik, urte bateko antxoetan ez zen urte arteko desberdintasunik aurkitu erruteko bi guneetako (Aturri eta Garona) batean ere ez (ez arretan ez eta emeetan) ugalketa-garaian, bai ordea, 2+ adineko emeetan (**4. Kapitulua**). Alde horretatik, 2016ko maiatzeko emeek Aturri eremuan energia-eduki totalen eta muskuluko energia-edukian ohi baino balio baxuagoak erakutsi zituzten, bai eta Garona aldeko genitalaren energia-edukian ere. Urte horretan, bi ibaien emaria gainerako urteetako baino txikiagoa izan zen, eta antxoa ugaltzen den aldi berean elikatzen denez (irabazien araberako ugaltzailea denez edo *income breeder*) (Gatti *et al.*, 2017, Stearns, 1992), urte hartako isurketa txikiagoek, hau da, ibai horien emari txikien ondorioz itsasora egindako lurreko materialen ekarpen txikiagoek, zooplanktonaren ugartasunean eragina izan zezaketen (urte hartan zooplanktonaren udaberriko furxada edo *blooma* eskasa izatea eragin zezaketen). Eta zaharrenek ugaltze-inbertsioa gazteenena baino handiagoa denez, zooplankton-kopuru txikiagoak “baliabideen sarrera” txikiagoa ekarriko luke antxoentzat. Murrizketa hori, azken batean, 2+ antxoetan urte horretan aurkitutako energia-kopuru txikiagoan islatuko litzateke.

