



**UNIVERSIDAD
AUTÓNOMA
METROPOLITANA**
Unidad Iztapalapa

**DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD**

**“ECOLOGÍA DEL DESARROLLO, REPRODUCCIÓN Y ALIMENTACIÓN DE ANCHOAS
(OSTEICHTHYES: ENGRAULIDAE) EN UN SISTEMA ESTUARINO TROPICAL
PROTEGIDO”**

TESIS

QUE PARA OBTENER

EL GRADO DE DOCTORA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

PRESENTA:

GUADALUPE MORGADO DUEÑAS

Matrícula: 2193803880

ORCID: 0000-0001-6580-8068

Correo: lupdaddy@gmail.com

Comité tutorial:

Director: Dr. Manuel Arnoldo Castillo Rivera

Asesor: Dr. Abraham Kobelkowsky Díaz

Asesora: Dra. Marina Sánchez Ramírez

Jurado:

Presidente: Dr. Manuel Arnoldo Castillo Rivera

Secretario: Dr. Abraham Kobelkowsky Díaz

Vocal: Dra. Marina Sánchez Ramírez

Vocal: Dra. Alfonsina Eugenia Romo Curiel

Vocal: Dr. Luis Amado Ayala Pérez

Iztapalapa, Ciudad de México, a 04 de octubre del 2024.



El presente trabajo se desarrolló bajo la dirección del Dr. Manuel Castillo Rivera, del Departamento de Biología de la Universidad Autónoma Metropolitana, Iztapalapa (UAMI-I); y el asesoramiento de la Dra. Marina Sánchez Ramírez, del Departamento de Zoología, en la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional (IPN) y del Dr. Abraham Kobelkowsky Díaz, del Departamento de Biología, de la UAM-I. Todo el análisis de muestras y datos se realizó en el Laboratorio de Peces del Departamento de Biología, UAM-I y en el Laboratorio de Ecología del Departamento de Zoología, en la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN.

Agradezco al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencia y Tecnología (CONAHCyT) por la beca otorgada para mis estudios de doctorado, con el número de registro 868711, que comprendió del 01 de enero del 2020 al 31 de diciembre del 2023. El Doctorado de Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana pertenece al Sistema Nacional de Posgrados CONAHCyT, con número de referencia 001480.



El jurado designado por La Comisión Académica del Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud, de la Universidad Autónoma Metropolitana aprobó la tesis que presentó:

Guadalupe Morgado Dueñas

04 de octubre del 2024

JURADO:

Dr. Manuel Castillo Rivera
Presidente

Dr. Abraham Kobelkowsky Díaz
Secretario

Dra. Alfonsina Eugenia Romo Curiel
Vocal 1

Dra. Marina Sánchez Ramírez
Vocal 2

Dr. Luis Amado Ayala Pérez
Vocal 3



AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, agradezco infinitamente a mi familia, Enrique Morgado Sánchez, Teresa Dueñas Gómez y Mariana Morgado Dueñas por haberme apoyado incondicionalmente y alentado desde siempre a seguir en este camino, independientemente de si creían que era lo más conveniente o no. Es gracias a ellos principalmente que he logrado llegar hasta este momento.

Agradezco especialmente a Luis Alfonso Nieto Cruz, quien me ha acompañado a lo largo de este proceso desde el inicio y que ahora es una parte crucial para mí como mi compañero de vida, gracias por haber caminado conmigo de la mano durante estos cuatro años y por comenzar una nueva etapa en nuestras vidas justo cuando voy culminando otra muy importante, te amo.

Agradezco a mi director, el Dr. Manuel Castillo Rivera por siempre confiar en mí, por siempre orientarme y apoyarme incondicionalmente. Todo mi conocimiento y experiencia como investigadora se las debo a él y siempre estaré agradecida por las oportunidades que me dió, además de siempre sacarme una carcajada y hacer que el trabajo fuera menos pesado con sus ocurrencias.

También agradezco a mis compañeros y amigos del laboratorio Monserrat Martínez Sarabia, Omar Beltrán Vinalay, Sergio Valdez Rivas y Guillermo Constante Pérez con quienes he constuido una gran relación de amistad, por haber hecho todo más fácil y divertido cada día, además de darme ánimos cada vez que los necesitaba.

Finalmente agradezco a la UAM-I por haberme dado la oportunidad y el espacio para continuar desarrollándome y creciendo profesionalmente, y a CONAHCyT por el financiamiento otorgado, lo que me permitió dedicarme a este proyecto de tiempo completo.



DECLARACIÓN DE ORIGINALIDAD

La que suscribe **Guadalupe Morgado Dueñas**, alumna del Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud, de la Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, y autora de la tesis o idónea comunicación de resultados titulada “**Ecología del desarrollo, reproducción y alimentación de anchoas (Osteichthyes: Engraulidae) en un sistema estuarino tropical protegido**”,

Declaro que:

1. La tesis o idónea comunicación de resultados que presento ante el honorable jurado para la obtención del grado de **Doctora en Ciencias Biológicas y de la Salud** es de mi autoría y original creación, producto de mi trabajo de investigación personal e individual; el cual cuenta con las correspondientes citas textuales del material bibliográfico utilizado y con el debido otorgamiento de los créditos autorales.
2. En la tesis o idónea comunicación de resultados no he producido párrafos completos: ilustraciones, fotografías, diagramas, cuadros y tablas, sin el otorgamiento del crédito autoral y fuente correspondiente.
3. En consecuencia, relevo de toda responsabilidad a la Universidad Autónoma Metropolitana de cualquier demanda o reclamación que llegara a formular alguna persona física o moral que se considere con derecho sobre la tesis o idónea comunicación de resultados, respondiendo por la autoría y originalidad de la misma, asumiendo todas las consecuencias económicas y jurídicas si ésta no fuese de mi creación.

La presente declaración de originalidad se firma en la Ciudad de México el 04 de octubre del 2024.

Atentamente

Guadalupe Morgado Dueñas



Carta de Cesión de Derechos

En la Ciudad de México, el día 04 de octubre del año 2024, quien suscribe Guadalupe Morgado Dueñas, alumna del Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana, manifiesta que es autora intelectual de la tesis titulada “ECOLOGÍA DEL DESARROLLO, REPRODUCCIÓN Y ALIMENTACIÓN DE ANCHOAS (OSTEICHTHYES: ENGRAULIDAE) EN UN SISTEMA ESTURINO TROPICAL PROTEGIDO”, bajo la dirección del Comité Tutoral conformado por el Dr. Manuel Castillo Rivera, la Dra. Marina Sánchez Ramírez y el Dr. Abraham Kobelkowsky Díaz, cede los derechos del trabajo de tesis a la Universidad Autónoma Metropolitana para su difusión, con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin permiso expreso de la autora o del Comité Tutoral del trabajo. Con el fin de solicitar autorización, los usuarios podrán escribir al correo electrónico lupdaddy@gmail.com; si el permiso es otorgado, el usuario deberá dar el seguimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

Guadalupe Morgado Dueñas
Matrícula 2193803880



CONTENIDO

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
Capítulo 1. INTRODUCCIÓN.....	3
Capítulo 2. MARCO TEÓRICO	5
2.1 PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN.....	7
2.2 HIPÓTESIS.....	8
2.3 OBJETIVO GENERAL.....	8
2.4 OBJETIVOS PARTICULARES	8
Capítulo 3. MATERIALES Y MÉTODOS	8
3.1 ÁREA DE ESTUDIO	8
3. 2 TRABAJO DE CAMPO	9
3. 3 TRABAJO DE LABORATORIO	10
3. 3.1 DESARROLLO Y CRECIMIENTO.....	10
3. 3.2 REPRODUCCIÓN	11
3.3.3 ALIMENTACIÓN	13
Capítulo 4. RESULTADOS	14
4. 1 DIVERSIDAD Y ABUNDANCIA DE ESPECIES	14
4. 2 DISTRIBUCIÓN DE TALLAS Y CRECIMIENTO.....	16
4. 2.1 DISTRIBUCIÓN MENSUAL DE TALLAS	16
4. 2.2 DISTRIBUCIÓN NICTÍMERA DE TALLAS	18
4. 2.3 RELACIONES PESO-LONGITUD.....	19
4. 2.4 PROGRESIÓN MODAL Y PARÁMETROS DE CRECIMIENTO	20
4. 2.5 FACTOR DE CONDICIÓN.....	27
4. 3 REPRODUCCIÓN	31
4. 3.1 PROPORCIONES SEXUALES	32
4. 3.2 ÍNDICE GONADOSOMÁTICO (IGS) MENSUAL.....	34
4. 3.3 ÍNDICE HEPATOSOMÁTICO (IHS) MENSUAL.....	43
4. 3.4 ÍNDICE GONADOSOMÁTICO Y HEPATOSOMÁTICO NICTÍMERO	45
4. 3.5 FECUNDIDAD	48
4. 4 ALIMENTACIÓN	49
4. 4.1 ÍNDICE DE REPLECIÓN (IR) MENSUAL.....	52



4. 4.2 ÍNDICE DE REPLECIÓN NICTÍMERO.....	52
4. 4.3 CURVA DE ACUMULACIÓN DE GRUPOS ALIMENTICIOS.....	55
4. 4.4 AMPLITUD DE NICHOS TRÓFICO	55
4. 4.5 SIMILITUD DE DIETA ENTRE ESPECIES	59
Capítulo 5. DISCUSIÓN	61
5.1 CRECIMIENTO	61
5.2 REPRODUCCIÓN	65
5.3 ALIMENTACIÓN	71
Capítulo 6. CONCLUSIÓN.....	76
Literatura citada	78

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Localización geográfica de la laguna “La Mancha”, Veracruz.....	9
Figura 2. Abundancia en número mensual promedio de <i>Anchoa mitchilli</i> , <i>A. lamprotaenia</i> y <i>A. hepsetus</i>	15
Figura 3. Abundancia en número promedio por horas de <i>Anchoa mitchilli</i> y <i>A. lamprotaenia</i>	15
Figura 4. Longitud patrón (mm) promedio de a) <i>Anchoa mitchilli</i> , b) <i>A. lamprotaenia</i> y c) <i>A. hepsetus</i> por mes.....	17
Figura 5. Longitud patrón (mm) promedio a) <i>Anchoa mitchilli</i> , b) <i>A. lamprotaenia</i> y c) <i>A. hepsetus</i> por horas.....	18
Figura 6. Relación peso total (g)-longitud patrón (mm) de <i>Anchoa mitchilli</i>	19
Figura 7. Relación peso total (g)-longitud patrón (mm) de <i>Anchoa lamprotaenia</i>	20
Figura 8. Relación peso total (g)-longitud patrón (mm) de <i>Anchoa hepsetus</i>	20
Figura 9. Frecuencia de tallas de <i>Anchoa mitchilli</i>	21
Figura 10. Modelo de crecimiento de von Bertalanffy para <i>Anchoa mitchilli</i>	23
Figura 11. Frecuencia de tallas de <i>Anchoa lamprotaenia</i>	24
Figura 12. Modelo de crecimiento de von Bertalanffy para <i>Anchoa lamprotaenia</i>	25
Figura 13. Frecuencia de tallas de <i>Anchoa hepsetus</i>	26
Figura 14. Curva y modelo de crecimiento de von Bertalanffy para <i>Anchoa hepsetus</i>	27
Figura 15. Relación entre el crecimiento promedio de <i>Anchoa mitchilli</i> , <i>A. lamprotaenia</i> y <i>A. hepsetus</i> y el gradiente de temperatura superficial del agua y salinidad.....	28
Figura 16. Factor de condición promedio mensual de a) <i>Anchoa mitchilli</i> , b) <i>A. lamprotaenia</i> y c) <i>A. hepsetus</i>	29
Figura 17. Relación entre el factor de condición de <i>Anchoa mitchilli</i> , <i>A. lamprotaenia</i> y <i>A. hepsetus</i> , y la concentración promedio de clorofila <i>a</i> entre meses.....	31
Figura 18. Relación entre el factor de condición de <i>Anchoa mitchilli</i> , <i>A. lamprotaenia</i> y <i>A. hepsetus</i> , y la temperatura promedio del agua entre meses.....	31
Figura 19. Porcentaje de abundancia mensual de machos y hembras de <i>Anchoa mitchilli</i>	33



Figura 20. Porcentaje de abundancia mensual de machos y hembras de <i>Anchoa lamprotaenia</i>	33
Figura 21. Porcentaje de abundancia mensual de machos y hembras de <i>Anchoa hepsetus</i>	34
Figura 22. Comportamiento mensual del Índice gonadosomático (IGS) promedio de machos y hembras de a) <i>Anchoa mitchilli</i> , b) <i>A. lamprotaenia</i> y c) <i>A. hepsetus</i> ...	36
Figura 23. Índice gonadosomático (IGS) promedio mensual de <i>Anchoa mitchilli</i> relacionado con el valor promedio mensual de clorofila <i>a</i>	37
Figura 24. Índice gonadosomático (IGS) promedio mensual de <i>Anchoa mitchilli</i> relacionado con el valor promedio mensual de la concentración de oxígeno.....	37
Figura 25. Índice gonadosomático (IGS) promedio mensual de <i>Anchoa mitchilli</i> relacionado con el valor promedio mensual de salinidad.	38
Figura 26. Índice gonadosomático (IGS) promedio mensual de <i>Anchoa mitchilli</i> relacionado con el factor de condición promedio mensual.....	38
Figura 27. Índice gonadosomático (IGS) promedio mensual de <i>Anchoa lamprotaenia</i> relacionado con la densidad promedio mensual de zooplancton.....	38
Figura 28. Índice gonadosomático (IGS) promedio mensual de <i>Anchoa lamprotaenia</i> relacionado con el valor promedio mensual de la temperatura del agua.	38
Figura 29. Índice gonadosomático (IGS) promedio mensual de <i>Anchoa lamprotaenia</i> relacionado con el valor promedio mensual de clorofila <i>a</i>	40
Figura 30. Índice gonadosomático (IGS) promedio mensual de <i>Anchoa hepsetus</i> relacionado con el valor promedio mensual de clorofila <i>a</i>	40
Figura 31. Índice gonadosomático (IGS) promedio mensual de <i>Anchoa hepsetus</i> relacionado con el valor promedio mensual de la temperatura del agua.	41
Figura 32. Índice gonadosomático (IGS) promedio mensual de <i>Anchoa hepsetus</i> relacionado con el factor de condición promedio mensual.....	41
Figura 33. Índice gonadosomático (IGS) promedio mensual e intervalo de tallas promedio de <i>Anchoa mitchilli</i>	42
Figura 34. Índice gonadosomático (IGS) promedio mensual e intervalo de tallas promedio de <i>Anchoa lamprotaenia</i>	42
Figura 35. Índice gonadosomático (IGS) promedio mensual e intervalo de tallas promedio de <i>Anchoa hepsetus</i>	43
Figura 36. Índice hepatosomático (IHS) promedio mensual de machos y hembras de <i>Anchoa mitchilli</i>	44
Figura 37. Índice hepatosomático (IHS) y gonadosomático (IGS) promedio mensual de <i>Anchoa mitchilli</i>	44
Figura 38. Índice hepatosomático (IHS) promedio mensual de a) <i>Anchoa lamprotaenia</i> , b) <i>A. hepsetus</i> y c) <i>A. mitchilli</i>	46
Figura 39. Índice gonadosomático (IGS) promedio de las hembras de a) <i>Anchoa lamprotaenia</i> , b) <i>A. hepsetus</i> y c) <i>A. mitchilli</i> por horas de muestreo.....	47
Figura 40. Regresión lineal entre la fecundidad y la longitud patrón (LP) de <i>Anchoa lamprotaenia</i>	48
Figura 41. Regresión lineal entre la fecundidad y la longitud patrón (LP) de <i>Anchoa hepsetus</i>	48



Figura 42. Regresión lineal entre la fecundidad y la longitud patrón (LP) de <i>Anchoa mitchilli</i>	49
Figura 43. Esquema general de la cavidad visceral y la disposición de los órganos de una anchoa (<i>Anchoa</i> sp.).....	50
Figura 44. Comportamiento mensual del índice de repleción estomacal (IR) promedio de a) <i>Anchoa lamprotaenia</i> , b) <i>A. hepsetus</i> y c) <i>A. mitchilli</i>	53
Figura 45. Comportamiento por horas del índice de repleción estomacal (IR) promedio de a) <i>Anchoa mitchilli</i> , b) <i>A. lamprotaenia</i> y c) <i>A. hepsetus</i>	54
Figura 46. Curva de acumulación de especies (categorías alimenticias) de <i>Anchoa mitchilli</i> , <i>A. lamprotaenia</i> y <i>A. hepsetus</i>	55
Figura 47. Tendencia mensual del índice de diversidad trófica (H') de <i>Anchoa mitchilli</i>	56
Figura 48. Tendencia mensual del índice de diversidad trófica (H') de <i>Anchoa lamprotaenia</i>	57
Figura 49. Tendencia por horas del índice de diversidad trófica (H') de <i>Achoa lamprotaenia</i>	57
Figura 50. Promedios mensuales del Índice de diversidad trófica (H') de a) <i>Anchoa mitchilli</i> , b) <i>A. lamprotaenia</i> y c) <i>A. hepsetus</i> y la salinidad.....	59
Figura 51. Dendrograma del agrupamiento de A.m) <i>Anchoa mitchilli</i> , A.h) <i>A. hepsetus</i> y A.l) <i>A. lamprotaenia</i> con base en su dieta. La Mancha, Veracruz.....	60

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Análisis permutacional de varianza multifactorial (mes y día/noche) de la longitud patrón de <i>Anchoa mitchilli</i> , <i>A. lamprotaenia</i> y <i>A. hepsetus</i>	16
Tabla 2. Modas (mm) obtenidas por mes por especie según el método de Bhattacharya.....	22
Tabla 3. PERMANOVA multifactorial (mes y día/noche) del factor de condición promedio de <i>Anchoa mitchilli</i> , <i>A. lamprotaenia</i> y <i>A. hepsetus</i>	30
Tabla 4. Grupos alimenticios identificados en los contenidos estomacales de <i>A. mitchilli</i> , <i>A. hepsetus</i> y <i>A. lamprotaenia</i> con la frecuencia de ocurrencia y la abundancia relativa.....	51



ABREVIATURAS

ANCOVA	Análisis de Covarianza
ANOSIM	Análisis de Similitud
ANOVA	Análisis de Varianza
FC	Factor de Condición
H'	Índice de diversidad de Shannon-Wiener
IHS	Índice Hepatosomático
IGS	Índice Gonadosomático
IR	Índice de Repleción
L∞	Longitud Infinita
Lp	Longitud Patrón
LF	Longitud Furcal
PERMANOVA	Análisis Permutacional de Varianza
Pt	Peso Total



RESUMEN

Los engraulidos son un grupo de peces importantes por el valor comercial de ciertas especies, así como por ser fuente de alimento de otras de importancia comercial. Ecológicamente, son el enlace entre la producción primaria y los peces de niveles tróficos superiores, permitiendo así el flujo de energía en la red trófica. Información sobre sus procesos biológicos, además de las interacciones de éstos con su entorno, permite tener una mejor comprensión sobre su dinámica poblacional que permita implementar estrategias de manejo adecuadas para el uso sostenible de sus poblaciones. El objetivo de este estudio fue identificar la influencia que ejercen las condiciones ambientales sobre las estrategias de desarrollo, reproducción y alimentación de tres especies de anchoas en un sistema tropical. De mayo del 2012 a octubre del 2013, se realizaron colectas mensuales de peces muestreando cada dos horas hasta completar un ciclo de 24 horas. En total se realizaron 18 ciclos de muestreo. Los especímenes se capturaron con un chinchorro playero con red de 1 cm de luz de malla. Se registraron variables abióticas y bióticas *in situ* como temperatura del agua, salinidad, oxígeno disuelto, densidad de zooplancton y fitoplancton y concentración de clorofila a además de considerar promedios históricos mensuales de temperatura atmosférica y precipitación. Se seleccionaron como objeto de estudio a tres especies: *Anchoa mitchilli*, *A. lamprotaenia* y *A. hepsetus*. A partir de la relación peso-longitud se estimó el factor de condición y el tipo de crecimiento. Con el método de Bhattacharya se hizo un análisis de progresión modal para obtener el modelo de crecimiento de von Bertalanffy. Se evisceró una submuestra de ejemplares de cada especie para calcular la proporción sexual, el índice gonadosomático (IGS), la fecundidad y el índice hepatosomático (IHS). A partir del análisis del contenido estomacal se calculó el índice de repleción. La amplitud del nicho trófico se obtuvo con el índice de Shannon-Wiener y a partir del Análisis de Similitud se compararon las dietas entre especies. Finalmente, se aplicó un Análisis de Varianza Permutacional a nivel temporal, entre tallas y entre sexos para reconocer diferencias significativas entre los factores estimados y posteriormente se correlacionaron con una Correlación de Spearman con las variables ambientales para identificar asociaciones. Como resultado se determinó que las tres especies tienen crecimiento alométrico positivo. Las tallas de las tres especies varían significativamente entre meses y entre el día y la noche. Los parámetros de crecimiento de von Bertalanffy para *A. mitchilli* son $L_{\infty} = 79.18$ mm, $k = 0.9$ año⁻¹ y $t_0 = 0.049$; para *A. lamprotaenia*, $L_{\infty} = 94.74$ mm, $k = 1.25$ año⁻¹ y $t_0 = 0.009$ y para *A. hepsetus*, $L_{\infty} = 133.67$ mm, $k = 0.91$ año⁻¹ y $t_0 = 0.018$. El factor de condición de las tres especies varió significativamente entre meses. La proporción sexual de *A. mitchilli* y *A. hepsetus* fue de 1:1, y de *A. lamprotaenia* de 1:2.3, dominando las hembras, en los tres casos se observaron variaciones a lo largo del año. La proporción de machos aumentó durante los meses cercanos a la época reproductiva, que, con base en el IGS, en *A. mitchilli* ocurre entre junio-julio y enero-abril, para *A. lamprotaenia* en abril, y en *A. hepsetus* de enero-abril. Este índice fue mayor en hembras de *A. lamprotaenia* y de *A. hepsetus* ($\bar{x} = 1.37$ y 0.74 respectivamente), pero fue mayor en los machos de *A. mitchilli* ($\bar{x} = 3.21$). La fecundidad de las tres especies se relacionó significativamente con la talla de los individuos, siendo *A. hepsetus* la especie con mayor fecundidad ($\bar{x} = 3523$) y *A. mitchilli*, la menor ($\bar{x} = 2692$). La salinidad, temperatura y clorofila a fueron las variables más importantes sobre la tasa de crecimiento, el factor de condición y la época reproductiva de las especies. En los análisis de contenido estomacal, en total se identificaron 28 grupos alimenticios. *A. lamprotaenia* tuvo el mayor índice de diversidad alimenticia, mientras que *A. mitchilli* fue la menos diversa. En las tres especies,



predominaron los copépodos, larvas zoea, larvas megalopa y larvas de peces, cambiando significativamente su abundancia relativa entre meses, entre el día y la noche, y entre tallas. La dieta de las tres especies varió significativamente, siendo *A. mitchilli* y *A. lamprotaenia* quienes tienen mayor diferencia en sus dietas ($R = 0.153$, $p = 0.001$), y *A. lamprotaenia* y *A. hepsetus* quienes tienen mayor similitud ($R = 0.068$, $p = 0.001$). En conclusión, las tres especies presentaron similitudes en cuanto a reproducción, alimentación y crecimiento, sin embargo, se observaron diferencias en cuanto a época reproductiva, tipo de alimentación y óptimos fisiológicos es lo que les permite utilizar los mismos recursos en diferentes momentos del año u horas del día, lo cual les permite coexistir en el sistema.

Palabras clave: Boquerones, Sitio Ramsar, Biología, Reparto de recursos, Coexistencia

ABSTRACT

Engraulids are an important group due to the commercial value of certain species, as well as being the source of food for other commercially important species. Ecologically, they are the link between primary production and fish of higher trophic levels, thus allowing the flow of energy in the food web. Information about their biological processes, as well as their interactions with their environment, allows to generate relevant information for a better understanding of population dynamics and thus implement an adequate management of them. The aim of this study was to identify the influence of environmental conditions on the development, reproduction and feeding strategies of three species of anchovies in a tropical system. Fish collections were carried out monthly, sampling every two hours until completing a 24-hour cycle. In total, 18 sampling cycles were carried out, from May 2012 to October 2013. The capture of the specimens was done using a beach seine with a 1 cm mesh size. Abiotic and biotic variables in situ were recorded, such as water temperature, salinity, dissolved oxygen, zooplankton and phytoplankton density, and chlorophyll a concentration, in addition to considering historical monthly averages of atmospheric temperature and precipitation. Abiotic and biotic variables in situ were recorded, such as water temperature, salinity, dissolved oxygen, zooplankton and phytoplankton density, and chlorophyll a concentration, in addition to considering historical monthly averages of atmospheric temperature and precipitation. Specimens were counted and identified at species level. Individuals of the three most abundant species *Anchoa mitchilli*, *A. lamprotaenia* and *A. hepsetus* were weighed (g) and measured (mm) to calculate their condition factor. The type of growth was identified using weight-length relationships. Their slopes were compared between species via Analysis of Covariance (ANCOVA) to identify differences in their growth rate. With the Bhattacharya method a modal progression analysis was performed to obtain the growth parameters by species and the von Bertalanffy model. A subsample of specimens of each species was eviscerated to calculate the sexual ratio using a Chi-square analysis (X^2), the gonadosomatic index (GSI), fecundity, the hepatosomatic index (HSI) and to analyze the stomach contents to calculate their repletion index, to know their trophic niche amplitude by applying the Shannon-Wiener index and to compare the diets between species with a Similarity Analysis (ANOSIM). Finally, each result obtained was analyzed by a Permutational Analysis of Variance (PERMANOVA) at temporal level, between sizes and between sexes to recognize significant differences between these factors and subsequently correlated (Spearman Correlation) with the environmental variables to identify associations. As a result, was determined that the three species have positive allometric growth. The sizes of the three species vary significantly between months and between day and night. The von Bertalanffy growth parameters for *A. mitchilli* are $L_{\infty} = 79.18$ mm, $k = 0.9$ year⁻¹ and $t_0 = 0.049$; for *A. lamprotaenia*, $L_{\infty} = 94.74$ mm, $k = 1.25$ year⁻¹ and $t_0 = 0.009$ and for *A. hepsetus*, $L_{\infty} = 133.67$ mm, $k = 0.91$ year⁻¹ and $t_0 = 0.018$. The condition factor of the three species varied significantly between months. The sex ratio of *A. mitchilli* and



A. hepsetus was 1:1 and of *A. lamprotaenia* was 1:2.269, with females dominating, in all three cases, variations were observed throughout the year. The proportion of males increased during the months close to the reproductive season which, according to the IGS for *A. mitchilli* occurs between June-July and January-April. For *A. lamprotaenia* in April and January-April for *A. hepsetus*. This index was higher in females of *A. lamprotaenia* and *A. hepsetus* (\bar{x} =1.37 and 0.74 respectively) but was higher in males of *A. mitchilli* (\bar{x} = 3.21). The fecundity of the three species was significantly related to the size of the specimen, therefore, *A. hepsetus* was the species with the highest fecundity (\bar{x} = 3523) and *A. mitchilli*, the least (\bar{x} = 2692). Salinity, temperature, and chlorophyll *a* were the most important variables on the growth rate, condition factor and reproductive season of the species. In the stomach content analyses, a total of 28 food groups were identified. *A. lamprotaenia* was the one with the highest dietary diversity index, while *A. mitchilli* was the least diverse. In all three species, predominated copepods, zoea larvae, megalopa larvae and fish larvae, but significantly changing their relative abundance between months, between day and night, and between sizes. The diet of the three species varied significantly, with *A. mitchilli* and *A. lamprotaenia* having the greatest difference in their diets ($R = 0.153$, $p = 0.001$), *A. lamprotaenia* and *A. hepsetus* having the greatest similarity ($R = 0.068$, $p = 0.001$). In conclusion, the three species presented similarities in terms of reproduction, feeding and growth, however, differences were observed in terms of reproductive season, type of feeding and physiological optimum, which is what allows them to use the same resources at different times of the year or daytime hours, allowing them to achieve coexistence in the system

Key words: Anchovies, Ramsar Site, Biology, Distribution of resources, Coexistence

Capítulo 1. INTRODUCCIÓN

Los peces comúnmente conocidos como anchoas o boquerones pertenecen a la familia Engraulidae (Orden Clupeiformes). Tienen un cuerpo alargado fusiforme cuyo tamaño varía entre los 10 y 50 cm de longitud; se caracterizan por tener un hocico prominente que sobrepasa el ápice de la mandíbula inferior (Whitehead *et al.*, 1988). A nivel mundial, esta familia está conformada por 17 géneros y aproximadamente 190 especies (Eschmeyer & Fong, 2023) que se distribuyen en aguas tropicales y templadas de la zona costera del océano Pacífico, Índico y Atlántico (Froese & Pauly, 2023). La mayoría de estas especies son marinas, aunque las hay salobres y dulceacuícolas; se alimentan principalmente de zooplancton y materia orgánica (filtradoras), sin embargo, algunas especies son de hábitos carnívoros (Nizinski & Munroe, 2002). En las costas orientales de México están presentes cinco géneros y ocho especies: *Anchoa mitchilli*, *A. hepsetus*, *A. lamprotaenia*, *A. lyolepis*, *Anchoviella perfasciata*, *Anchovia clupeoides*, *Cetengraulis edentulus* y *Engraulis eurystole* (Díaz-Ruiz *et al.*, 2018; Morgado-Dueñas & Catillo-Rivera, 2022).

Los engráulidos son un grupo importante desde el punto de vista biológico y económico, ya que muchas de las especies son explotadas comercialmente como alimento



o para la fabricación de otros productos de consumo humano, inclusive en algunos países como Uruguay, Brasil y Argentina son una de las principales fuentes de ingresos económicos en el sector pesquero ya que se exportan más de 20,000 toneladas anuales (Madureira *et al.*, 2009). Además, por el hecho de ser consumidores de plancton, son el enlace entre la producción primaria y los peces depredadores de nivel trófico superior, lo que permite el flujo de la red trófica; de esta manera, pueden controlar la productividad de los estuarios y su nivel de biomasa puede limitar la producción íctica (Wang & Houde, 1995; Díaz-Avalos *et al.*, 2003). Diversas especies pertenecientes a esta familia frecuentemente se encuentran dentro de los grupos de peces más abundantes de lagunas costeras y estuarios tanto en estadios juveniles como adultos, ocupando diferentes áreas de la zona dependiendo de sus requerimientos en la etapa del ciclo vital en la que se encuentren (Araújo *et al.*, 2008).

El crecimiento, la reproducción y la alimentación son aspectos que están íntimamente ligados entre sí y son sumamente importantes para entender la historia natural de las especies de peces y su importancia dentro de la dinámica de los ecosistemas acuáticos. El desarrollo biológico representa los cambios progresivos en la talla, forma, función y condición (robustez) durante el ciclo de vida de un organismo, por lo tanto, es un proceso complejo que involucra una gran cantidad de mecanismos adyacentes, entre ellos, la biología trófica y reproductiva de las especies, por lo que tener conocimiento sobre éste representa también conocer los potenciales efectos de los factores bióticos y abióticos y sus interacciones, modificando los procesos fisiológicos y de comportamiento de las especies (Mayank *et al.*, 2015). La información que genera este tipo de estudios permite evaluar procesos biológicos como el reclutamiento, longevidad, mortalidad y productividad, los cuales, a su vez, son la base para evaluar el estatus actual de la población (Khan & Khan, 2014).

El conocimiento de la biología reproductiva de los peces, como períodos reproductivos (estacionales y nictímeros), fecundidad, proporción de sexos, y madurez sexual, entre otros, proporciona información para una mayor comprensión de la dinámica poblacional y así lograr un manejo adecuado de las poblaciones, e implementar planes de protección y conservación de especies que pueden estar bajo explotación directa o de aquellas que son importantes reguladoras de otras especies, lo que, en consecuencia, va a repercutir de manera positiva en el equilibrio del ecosistema (Parvez & Rashed-Un-Nabi, 2015; Velip & Rivonker, 2018). A su vez, el conocimiento de la ecología trófica, a través del



estudio de los hábitos alimenticios, contribuye al entendimiento de las interacciones intra-específicas, inter-específicas, patrones estacionales y nictímeros en el reparto de recursos, intensidad en la alimentación, transferencia, intercambio y almacenamiento de energía dentro de la red trófica (Pineda-Peralta *et al.*, 2016). En este sentido la diferenciación de nicho trófico facilita la coexistencia de especies dentro de una comunidad a través de la evasión de la competencia vía mecanismos que involucran las dimensiones espacial, temporal y trófica (Guo *et al.*, 2017).

Diversos estudios coinciden en que estos aspectos biológicos presentan altas fluctuaciones diarias y estacionales, sujetas a la variabilidad ambiental (Takasuka & Aoki, 2006; Bacha & Amara, 2009; El-Etreby *et al.*, 2015; Pineda-Peralta *et al.*, 2016). Por esta razón, los sistemas estuarino-lagunares son sitios propicios para probar tales premisas puesto que son sistemas con una gran variabilidad ambiental, y suelen ser de gran importancia ecológica ya que fungen como sitios de crianza, reproducción, alimentación y resguardo de diferentes grupos de especies. Asimismo, al ser zonas de transición entre el ambiente terrestre y acuático contienen una gran variedad de hábitats, cuyas comunidades se ven afectadas principalmente por el ambiente físico (Arceo-Carranza & Vega-Cendejas, 2009; Lara-Domínguez *et al.*, 2011).

La laguna de La Mancha es un sistema estuarino-lagunar del estado de Veracruz, México, cuyas características morfológicas, profundidad, clima y aportes temporales y permanentes de agua dulce, salada y de sedimentos generan patrones que determinan el nivel de producción primaria y secundaria (Juárez *et al.*, 2006). Debido a diversas características físicas y a que alberga una gran diversidad de biota, incluyendo especies en alguna categoría de riesgo, en el 2004 fue decretada como sitio Ramsar, junto con la laguna El Llano (Ramsar, 2020). Para evaluar el valor de este tipo de sistema estuarino y determinar su importancia ecológica como sitios de crianza, es importante realizar estudios enfocados en el análisis simultáneo de múltiples especies del mismo gremio taxonómico y/o funcional, incluyendo la influencia de diversas variables ambientales (Verdiell-Cubedo *et al.*, 2013).

Capítulo 2. MARCO TEÓRICO

Las variaciones en las condiciones abióticas influyen en las estrategias biológicas de los organismos costero-marinos (Spies & Steele, 2016). En este sentido se ha observado que las variaciones estacionales en la temperatura y condiciones hidrometeorológicas



ejercen una fuerte influencia sobre el crecimiento y la condición de los peces (Galli & Norbis, 2016). También se ha registrado que los cambios estacionales en el régimen de precipitación y temperatura tienen una incidencia directa sobre los patrones de desove, reclutamiento, fecundidad y proporciones sexuales (Albieri *et al.*, 2010; Griffiths *et al.*, 2014; Anteneh *et al.*, 2017; Compaire *et al.*, 2018). Por otro lado, los hábitos alimenticios, como la intensidad en la alimentación y la amplitud trófica, pueden estar afectados tanto por factores bióticos como las diferencias morfológicas entre especies (da Silva *et al.*, 2012) y cambios ontogénicos intra-específicos, así como por factores abióticos y su variación estacional y nictímera (Frehse *et al.*, 2014; Bernal *et al.*, 2015; Pineda-Peralta *et al.*, 2016; Frederich *et al.*, 2017; Guo *et al.*, 2017; Park *et al.*, 2017).

En el caso particular de los estudios sobre engráulidos, generalmente destacan los que involucran a las especies *Anchoa mitchilli* y *Engraulis encrasicolus*, sobre reproducción, alimentación y crecimiento. Sin embargo, en pocos estudios que analizan estos aspectos considerando sus fluctuaciones temporales y la relación de éstas con las variaciones ambientales.

Respecto a la biología trófica, Plounevez y Champalbert (1999) encontraron que el ciclo luz/oscuridad es determinante para la alimentación de *Engraulis encrasicolus* en época de desove en la bahía de Vizcaya, ya que se alimenta principalmente durante el día, además de que la eficiencia de alimentación depende principalmente de una composición específica de zooplancton y no de la abundancia de este. Los resultados obtenidos por Bacha & Amara (2009) demuestran que la dieta de *E. encrasicolus*, en la costa de Argelia, varía entre las estaciones del año y que tales cambios están asociados a la fluctuación temporal de la concentración de clorofila *a*. Zhang *et al.* (2013), reportaron que la variación en la dieta de la especie *Coilia brachygnathus*, en el lago Poyang (China), y su tamaño corporal están en función de los cambios hidrológicos estacionales (temporada de secas y temporada de lluvias). Finalmente, Suzuki *et al.* (2014), demostraron que la distribución de las larvas de la especie *Coilia nasus*, en un estuario en Japón, está dada principalmente por el grado de turbidez ya que, a mayor turbidez, mayor probabilidad de sobrevivencia, y a la abundancia de grupos tróficos los cuales estaban sujetos principalmente a la concentración de salinidad.

En cuanto al tamaño corporal y la tasa de crecimiento asociados a variaciones ambientales, Jordan *et al.* (2000) estudiaron la tasa de crecimiento espacial y temporal de *A. mitchilli* durante dos años, en el río Hudson, considerando la temperatura y salinidad



como posibles variables predictivas, sin embargo, en este caso concluyen que ninguna de estas dos variables explica las diferencias en la tasa de crecimiento, sino se relacionan con los pulsos temporales de zooplancton. Por el contrario, Takasuka y Aoki (2006) mostraron que los cambios en las tasas de crecimiento de *Engraulis japonicus* entre sitios se deben, en primer lugar, a la temperatura regional.

En México, los estudios realizados sobre este grupo de peces en particular son escasos. Ocaña-Luna *et al.* (1987) y Flores-Coto *et al.* (1988), reportaron la abundancia y distribución de huevos, juveniles y adultos de *A. mitchilli*, *A. hepsetus* y *C. edentulus* en la laguna de Términos, Campeche, además de otros parámetros reproductivos como fecundidad y proporción sexual. De acuerdo con Flores-Coto *et al.* (1988) la abundancia de los diferentes estadios es afectada principalmente por la salinidad y la temperatura, siendo menos abundantes a bajas temperaturas (21° C) y aumentan en abundancia cuando la temperatura incrementa alrededor 26° C, de igual forma que ocurre con la salinidad, el decremento e incremento de la densidad refleja los procesos de desalinización y resalinización de la laguna. Por otro lado, Sánchez-Ramírez y Ocaña-Luna (2002) y Díaz-Avalos *et al.* (2003), basaron sus estudios en el análisis *A. mitchilli* solamente, reportaron que la temperatura y la salinidad son los principales factores que determinan el periodo de desove ya que, a menor salinidad, existe una menor cantidad de huevos, pudiendo incluso inhibir el desove si la salinidad es muy baja, así como la temperatura, la cual debe ser alta (19-20 °C) para que exista un mayor pulso de desove y viceversa. Asimismo, Ayala-Pérez *et al.* (1996-1997) indicaron que el 50% de los organismos capturados de *A. mitchilli* se asocia con salinidades entre 20.4 y 26.5, además de que tuvieron un importante incremento numérico en época de lluvias (septiembre) y en época de secas (mayo). Santos-Valencia *et al.* (1998) identificaron las características reproductivas de *A. hepsetus* en Seybaplaya, Campeche, como la talla mínima de madurez sexual, época de reproducción, y fecundidad, concluyendo que las condiciones del área donde se lleva a cabo la reproducción son muy importantes para que ésta sea exitosa y se reduzca al máximo la alta mortalidad característica de los primeros estadios del ciclo de vida de estos peces.

2.1 PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN

¿En qué grado y bajo qué condiciones la variación de los factores ambientales abióticos y bióticos influyen las estrategias de desarrollo, reproducción y alimentación de las anchoas en la laguna costera de La Mancha, Veracruz?



2.2 HIPÓTESIS

Las estrategias de desarrollo, reproducción y alimentación de las anchoas están influenciadas en diferente grado por factores ambientales abióticos, principalmente temperatura, salinidad, régimen de precipitación y estado de la boca del sistema (incluidos máximos, mínimos, índices de cambio y efectos de retraso), o en sinergia con factores bióticos (morfología, ontogenia, competencia, depredación).

2.3 OBJETIVO GENERAL

Identificar la influencia que ejercen las condiciones ambientales sobre las estrategias de desarrollo, reproducción y alimentación de anchoas en sistemas tropicales.

2.4 OBJETIVOS PARTICULARES

- Analizar las variaciones estacionales en las estrategias de desarrollo, reproducción y alimentación de las anchoas en un sistema estuarino-lagunar tropical.
- Determinar las variaciones nictímeras en las estrategias de desarrollo, reproducción y alimentación de las anchoas en un sistema estuarino-lagunar tropical.
- Identificar la influencia directa, indirecta o en sinergia de los factores abióticos y bióticos sobre los procesos de reproducción, alimentación y desarrollo de las anchoas.
- Reconocer las características anatómicas de los sistemas digestivo y urogenital de las anchoas.

Capítulo 3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 ÁREA DE ESTUDIO

La laguna La Mancha forma parte de uno de los nueve sitios Ramsar del estado de Veracruz. Está ubicada entre los 19° 33' y 19° 35' N y los 96° 22' a los 96° 23' O, tiene una extensión de 3 km aproximadamente, una superficie de 1.742 km² (Morgado-Dueñas & Castillo-Rivera, 2022) y tiene una barra que la separa del mar, la cual se abre durante la época de lluvias (Figura 1). Esta laguna se encuentra rodeada por manglar y recibe descargas del río Caño Grande y el arroyo El Caño, los cuales son los únicos aportes permanentes de agua dulce a la misma (Moreno-Casasola, 2006).

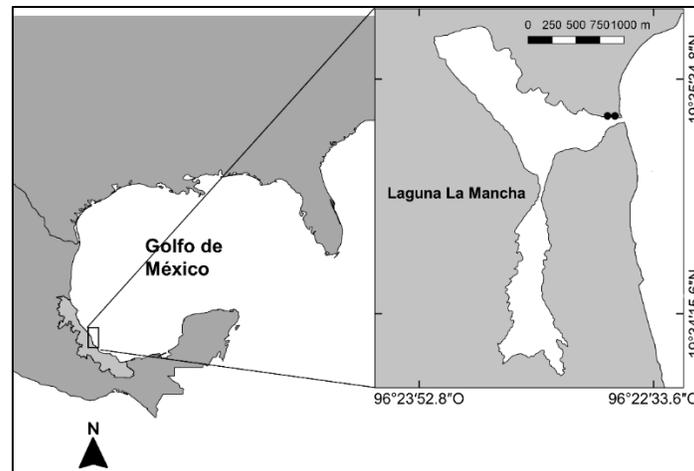


Figura 1. Localización geográfica de la laguna “La Mancha” en Veracruz, México. Ubicación del sitio de muestreo en la boca de la laguna (●●).

3. 2 TRABAJO DE CAMPO

El periodo de estudio comprende 18 ciclos de 24 horas (uno cada mes), de mayo del 2012 a octubre del 2013. En cada ciclo se tomó una muestra con réplica cada dos horas (24 muestras por ciclo, 428 en total). Las recolectas de los ejemplares se realizaron utilizando un chinchorro playero de 37 m de largo, 1 m de profundidad y 1 cm de luz de malla, en un sitio cercano a la boca para tener una estimación adecuada de los patrones de migración hacia la laguna. Cada ciclo de 24 horas se realizó durante luna nueva, para maximizar los efectos de luz/oscuridad y de las mareas.

Simultáneamente en cada muestreo se registraron variables abióticas del agua como la temperatura y el oxígeno, los cuales se midieron con un Oxímetro YSI 550^a, y salinidad cuya medición se efectuó con un refractómetro de campo ATAGI S-10E, así como el estado de la boca de la laguna (abierta o cerrada). También se obtuvieron muestras de zooplancton y fitoplancton, consideradas como variables bióticas. Las muestras de zooplancton se obtuvieron con una red estándar de 150 μm de luz de malla, 30 cm de diámetro y 1 m de longitud la cual fue arrastrada circularmente en 160 m durante 10 minutos a una velocidad aproximada de 0.5 nudos y a una profundidad de 1.5 m. Las muestras de fitoplancton se obtuvieron a través de una submuestra de 400 mL de agua tomada con una botella tipo Van Dorn a 1 m de profundidad. La densidad de zooplancton expresada como número de individuos por metro cúbico se calculó dividiendo el número de organismos estimados en cada muestra por el volumen de agua filtrada en cada arrastre, definido por el área de apertura neta y longitud de arrastre. La concentración de clorofila *a* se determinó



con un espectrofotómetro Beckman Du-65, después de haber sido extraída en acetona al 90% en la oscuridad a 4° C por 24 h (Mecalco-Hernández *et al.*, 2018).

3. 3 TRABAJO DE LABORATORIO

Se determinó la abundancia estacional y nictímera de todas las especies de engraulidos recolectadas en la laguna La Mancha. Posteriormente, considerando la alta abundancia de *Anchoa mitchilli*, *A. lamprotaenia* y *A. hepsetus* fueron seleccionadas como caso de estudio (Morgado-Dueñas & Castillo-Rivera, 2022).

3. 3.1 DESARROLLO Y CRECIMIENTO

Para evaluar el desarrollo y crecimiento de las tres especies seleccionadas, en cada especie se midió la longitud patrón (L_p) y el peso total (P_t) por individuo. Posteriormente se estimó la relación peso-longitud de acuerdo con la ecuación (Keys, 1928):

$$P_t = aL_p^b$$

en donde L_p es la longitud patrón (mm), a y b son las constantes, que en este caso fueron estimados usando un análisis de regresión lineal transformando los datos con logaritmo natural: $\ln(P_t) = \ln(a) + b \ln(L_p)$ (Clark, 1928). El ajuste de esta regresión se evaluó por medio del coeficiente de determinación R y por un análisis de residuos. Para determinar el tipo de crecimiento de las especies, se empleó una prueba de t-student:

$$t = \frac{b - 3}{S_b}$$

en donde b es la pendiente del modelo regresivo y S_b es el error estándar de b . Esto permitió verificar si los valores de b obtenidos en las regresiones son significativamente diferentes del valor de crecimiento isométrico ($b = 3$). Los valores de $b < 3$ son considerados como crecimiento alométrico negativo lo que significa que los individuos tienden a aumentar en longitud más que en peso. Los valores > 3 indican un crecimiento alométrico positivo, cuando los individuos aumentan más en peso que en longitud (Ricker, 1958; Tesch, 1968). Finalmente, se aplicó un Análisis de Covarianza (ANCOVA) para identificar diferencias significativas en el tipo de crecimiento de las especies analizadas.

El estado de salud, robustez y nutrición de los individuos se evaluó a partir del factor de condición (FC), el cual se estimó utilizando la ecuación de Le Cren (1951) (Froese, 2006):

$$FC = \frac{P_t}{aL_p^b}$$



en donde P_t es el peso corporal total observado en gramos, a y b son constantes de la regresión y L_p la longitud patrón observada en milímetros.

A partir de la frecuencia de tallas de cada especie se hizo un análisis de progresión modal según el método de Bhattacharya utilizando en el paquete FISAT II, con el propósito de identificar posibles grupos de edad lo cuales fueron resaltados trazando líneas sobre los meses que se consideró que pertenecen al mismo grupo de edad. Con la rutina “Length-at-age” incluida en el mismo paquete, se obtuvieron los parámetros de crecimiento de longitud asintótica (L_∞) y el coeficiente de crecimiento (k): en este análisis para *A. mitchilli* se utilizó la información de la cohorte de julio 2012 a julio 2013, para *A. lamprotaenia*, el de septiembre 2012 a septiembre 2013 y para *A. hepsetus*, la cohorte de mayo 2012 a mayo 2013. La longitud teórica a la edad cero (t_0) se calculó con la linealización de la ecuación de von Bertalanffy de acuerdo al método de Beverton & Holt (1957) (Gayaniño *et al.*, 2005). Con base en los parámetros anteriores se obtuvo el modelo de crecimiento de von Bertalanffy (1938) por especie:

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

Se aplicó un Análisis de Varianza univariado común (ANOVA) en *A. mitchilli*, y un Análisis de Varianza Permutacional (PERMANOVA) univariado en *A. lamprotaenia* y *A. hepsetus*, según lo permitió el software de acuerdo al tamaño de muestra, para corroborar la existencia de diferencias significativas en las tallas promedio de los individuos por especie, y determinar las variaciones estacionales y nictímeras. Finalmente, se evaluó la correspondencia de estos resultados con las épocas de reclutamiento y con las estrategias de protección y evasión de depredadores, respectivamente.

La tasa de crecimiento mensual de las especies (k_{mp}) se obtuvo restando la moda del mes inmediato anterior a la moda del mes que se estimó que pertenecían al mismo grupo de edad y así sucesivamente para todos los meses que tuvieron una progresión modal congruente.

3. 3.2 REPRODUCCIÓN

El análisis de los aspectos reproductivos se llevó a cabo con una submuestra de entre 120 y 278 individuos por especie (la cual dependió de la disponibilidad de individuos por mes), ya que ese número permitió tener mejor representadas todas las horas, los meses de muestreo y las tallas, incluyendo el individuo más grande y el más pequeño por mes.



Posterior a la identificación de diferencias significativas entre sexos por especie, los individuos fueron disectados en la zona ventral, desde la abertura anal hasta la cintura escapular, extrayendo el sistema digestivo y urogenital.

Con la intención de conocer el desarrollo gonádico, la periodicidad de desove y época de reproducción, se determinó el índice gonadosomático aplicando la siguiente ecuación:

$$IGS = (pg/Pt) \times 100.$$

donde *pg* es el peso de la gónada y *Pt* el peso total del pez en gramos (Nikolsky, 1963). Se aplicó un PERMANOVA univariado para determinar si había diferencias significativas en el IGS entre machos y hembras, y a nivel temporal.

Las proporciones sexuales se calcularon con la ecuación:

$$\%M = 100 \times Nm/Nt$$

donde *%M* es el porcentaje de machos, *Nm*, el número de machos y *Nt*, el número total de individuos. La distribución de proporciones sexuales a lo largo de los meses se evaluó aplicando una χ^2 .

La fecundidad de hembra por desove se estimó utilizando el método gravimétrico, en el cual se considera el número total de huevos maduros y la masa total del ovario en gramos (Holden & Raitt, 1974). Se seleccionaron 10 hembras por especie, recolectadas durante de los meses en donde el IGS fue mayor. De cada ovario, se tomaron tres submuestras ováricas (una de cada extremo y una en el punto medio), se pesaron con una balanza analítica, fueron colocadas en una caja Petri y se observaron con un microscopio estereoscópico para contar los ovocitos maduros. El estado de madurez de los ovocitos se determinó a partir del tamaño y apariencia, con base en las descripciones específicas de Holden & Raitt (1974), Luo & Musick (1991) y Santos-Valencia *et al.* (1998).

La fecundidad total de hembra por desove (*F*) (ovocitos maduros/hembra) se calculó utilizando la ecuación:

$$F = (No \times pg)/pm$$

donde *No* es el número total de ovocitos maduros contabilizados, *pg* el peso total de la gónada y *pm* el peso de la submuestra (Murua *et al.*, 2023).



Finalmente se aplicó un análisis de regresión lineal para determinar la relación existente entre la talla y la fecundidad de las hembras, incluyendo un análisis de residuos para identificar casos influyentes y errores de captura de datos.

3. 3.3 ALIMENTACIÓN

El contenido estomacal de cada especie se determinó a partir del análisis de 120 estómagos por especie. Una vez registrado el peso total de cada estómago, se extrajo el contenido y se analizó bajo un microscopio estereoscópico. Se siguió el método para medir volúmenes estomacales pequeños (Hyslop, 1980). Las presas fueron identificadas hasta el nivel taxonómico posible y se clasificaron en categorías alimenticias. Posteriormente, se evaluó la importancia relativa de cada grupo, expresada en porcentaje.

Se realizó una gráfica de acumulación de grupos alimenticios para evaluar si el número de contenidos estomacales analizados fue suficiente para representar de manera adecuada la dieta de las especies, utilizando el paquete Primer-Ev6.

La intensidad de alimentación se estimó a partir del Índice de Repleción (IR), que de acuerdo con Hureau (1969) la ecuación es:

$$IR = (pce/Pt) \times 100$$

donde *pce* representa el peso del contenido estomacal y *Pt* el peso total del pez, ambos en gramos. Para determinar el estado de llenado del estómago, se consideró la escala propuesta por Franco & Bashirullah (1992), donde $IR < 0.5$ indica un estómago vacío, $0.5 < IR < 1.0$ indica un estómago semi-lleno, e $IR > 1.0$ corresponde a un estómago lleno.

Finalmente, se empleó el índice de Shannon-Wiener (Begon *et al.*, 1996) para estimar la amplitud de nicho trófico a nivel individual y promediarla para obtenerla a nivel específico, con base en la ecuación:

$$H = - \sum_{i=1}^S (P_i)(\log_2 P_i)$$

donde *S* es el número total de especies encontradas, o en este caso, de categorías alimenticias (no se consideraron en el análisis los restos de materia orgánica, materia inorgánica, plástico y materia no identificada) y *P_i* es la proporción que ocupa cada una de las categorías.

Se aplicó un análisis de MANOVA con la finalidad de identificar diferencias significativas entre los grupos alimenticios de cada especie a nivel mensual, nictímero, entre



sexos y entre clases de talla, las cuales se definieron considerando el intervalo total de LP de las tres especies, formando grupos cada 20 mm obteniendo seis clases de talla. Se utilizó un Análisis de Cluster para reconocer posibles agrupamientos de las especies con base en su dieta, y se aplicó un Análisis de Similitud (ANOSIM) para identificar cuál de las especies se diferencia más con respecto a las otras. En este análisis se utiliza un valor de R para expresar la similitud o diferencia entre las muestras, si $R \sim 1$ existe una mayor diferencia entre los grupos, si $R \sim 0$ los grupos son similares (Chapman & Underwood, 1999). Para ambos análisis se utilizaron matrices de similitud de Bray-Curtis con los datos sin transformación.

Se consideraron variables abióticas con registros históricos y de cobertura regional: los promedios mensuales normales, máximos y mínimos de temperatura atmosférica y precipitación (1951-2010; Sistema Meteorológico Nacional, estación 00030353, La Mancha), así como la cantidad de horas luz por mes y la aplitud de mareas (Instituto de Geofísica de la UNAM).

Finalmente se realizaron análisis de correlación simple paramétrica y no paramétrica (evaluando supuestos) entre los registros de las variables bióticas y abióticas, con las diferencias observadas en talla, factor de condición, índice gonadosomático y hepatosomático, fecundidad y aspectos alimenticios para identificar si se relacionaban con los cambios ambientales.

Capítulo 4. RESULTADOS

4. 1 DIVERSIDAD Y ABUNDANCIA DE ESPECIES

Durante el periodo de muestreo de mayo del 2012 a octubre del 2013 se registraron aproximadamente 90 especies. La familia Engraulidae representó el 23 % de la muestra total, con siete especies que en orden decreciente de abundancia fueron *A. mitchilli* (77.5%), *A. lamprotaenia* (10.4%), *A. hepsetus* (7%), *Cetengraulis edentulus* (3.5%), *A. lyolepis* (1.6%), *Anchoviella perfasciata* (0.04%) y *Engraulis eurystole* (0.01%). Considerando solo las tres especies más abundantes, *A. mitchilli* (Pseudo-F=8.405, $p=0.0001$), *A. lamprotaenia* (Pseudo-F=5.813, $p=0.0001$) y *A. hepsetus* (Pseudo-F=6.887, $p=0.0001$) tuvieron diferencias en su abundancia a nivel estacional (Figura 2), y solo *A. mitchilli* (Pseudo-F=23.563, $p=0.0001$) y *A. lamprotaenia* (Pseudo-F=15.155, $p=0.0001$) las tuvieron a nivel nictímero siendo más abundantes durante la noche (Figura 3).

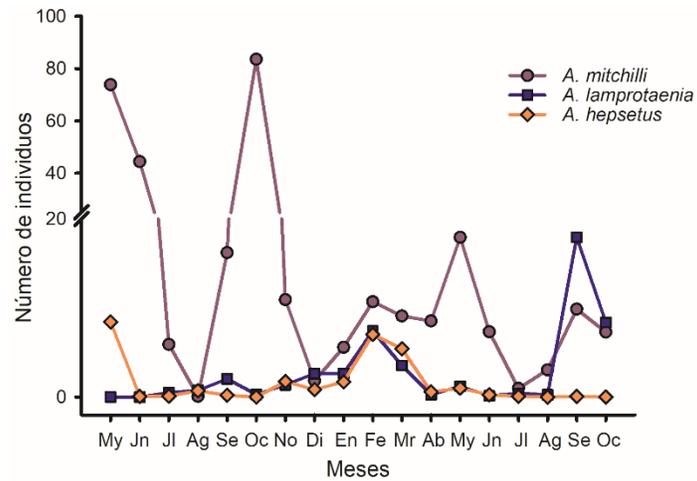


Figura 2. Abundancia en número mensual promedio de *Anchoa mitchilli* (n= 7489), *A. lamprotaenia* (n= 1003) y *A. hepsetus* (n= 680). La Mancha, Veracruz.

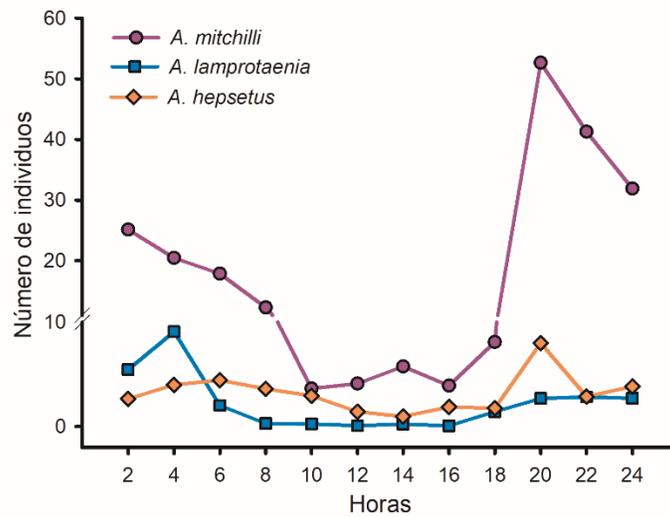


Figura 3. Abundancia en número promedio por horas de *Anchoa mitchilli* (n= 7489), *A. lamprotaenia* (n= 1003) y *A. hepsetus* (680). La Mancha, Veracruz.



4. 2 DISTRIBUCIÓN DE TALLAS Y CRECIMIENTO

4. 2.1 DISTRIBUCIÓN MENSUAL DE TALLAS

En *A. mitchilli* la Lp promedio mínima ($\bar{x} = 39.8 \pm 6.9$ mm) y máxima ($\bar{x} = 52.9 \pm 2.2$ mm) se registraron en abril y febrero, respectivamente (Figura 4a). La Lp mínima de *A. lamprotaenia* fue de 30.1 mm (± 5.4) registrada en noviembre y alcanzó su mayor tamaño en agosto ($\bar{x} = 67.1 \pm 3.7$ mm) (Figura 4b). Finalmente, la Lp más pequeña de *A. hepsetus* se obtuvo en abril ($\bar{x} = 28.2 \pm 10.7$ mm) y las más grandes en marzo ($\bar{x} = 74.2 \pm 14.7$ mm) (Figura 4c). Se observaron diferencias significativas a nivel estacional en el promedio de la Lp de las tres especies (Tabla 1). Sin embargo, los análisis de correlación entre las tallas promedio de cada especie y las variables ambientales, tanto bióticas como abióticas, demuestran que no existe alguna asociación significativa entre ellas.

Tabla 1. Análisis permutacional de varianza multifactorial (mes y día/noche) de la longitud patrón de *Anchoa mitchilli*, *A. lamprotaenia* y *A. hepsetus*. Mayo 2012-octubre 2013, La Mancha, Veracruz.

Especie	Variable	g. l.	Cuadrados medios	Pseudo-F	P
<i>A. mitchilli</i>	Mes	17	35.9421	189.99	<0.0001
	Día/noche	1	1.2541	6.63	0.01
	Mes*Día/noche	17	1.2858	6.8	<0.0001
<i>A. lamprotaenia</i>	Mes	15	1.4052	49.926	0.001
	Día/noche	1	0.14014	4.9792	0.033
	Mes*Día/noche	7	0.12773	4.5382	0.001
<i>A. hepsetus</i>	Mes	14	1.9338	28.846	0.001
	Día/noche	1	0.923	13.769	0.006
	Mes*Día/noche	10	0.4584	6.837	0.001

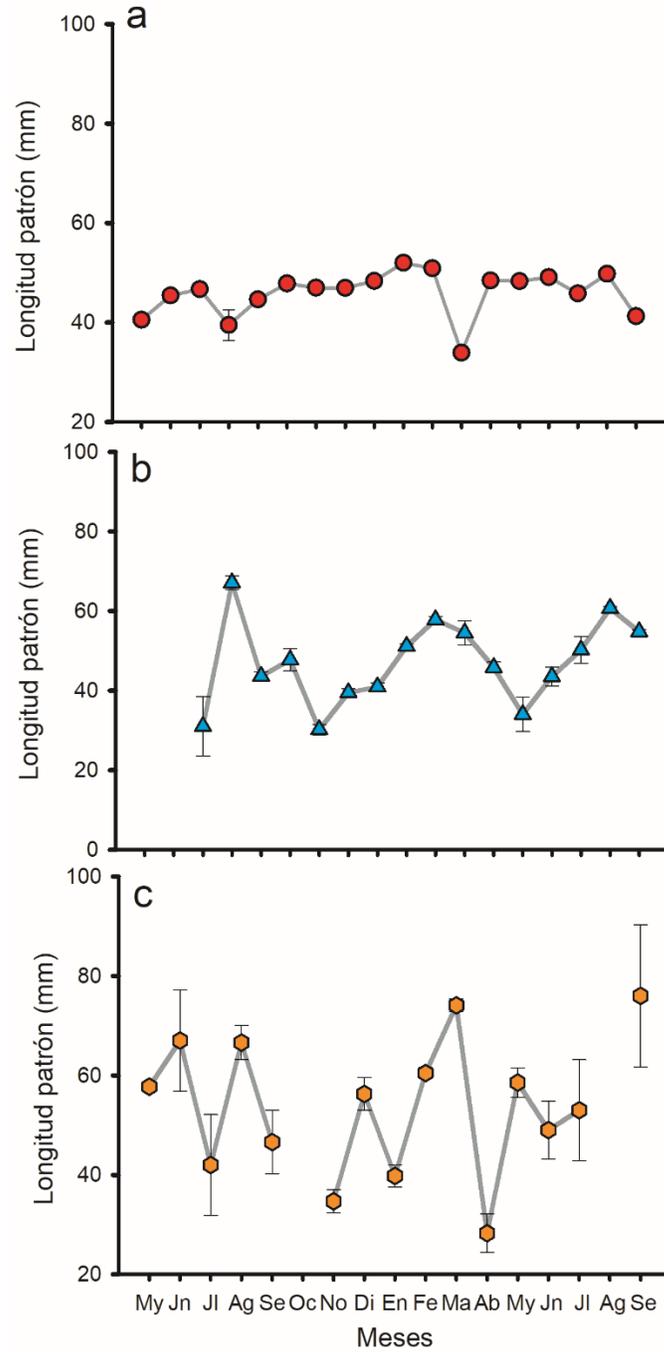


Figura 4. Longitud patrón (mm) promedio con error estándar de a) *Anchoa mitchilli*, b) *A. lamprotaenia* y c) *A. hepsetus* por mes. La Mancha, Veracruz.



4. 2.2 DISTRIBUCIÓN NICTÍMERA DE TALLAS

La Lp de los individuos capturados durante el día y la noche variaron significativamente (Tabla 1). Los individuos de tallas pequeñas de las tres especies se capturaron durante el día, siendo en promedio de 44.9 mm, 50.3 mm, 55.2 mm para *A. mitchilli*, *A. lamprotaenia* y *A. hepsetus*, respectivamente (Figura 5).

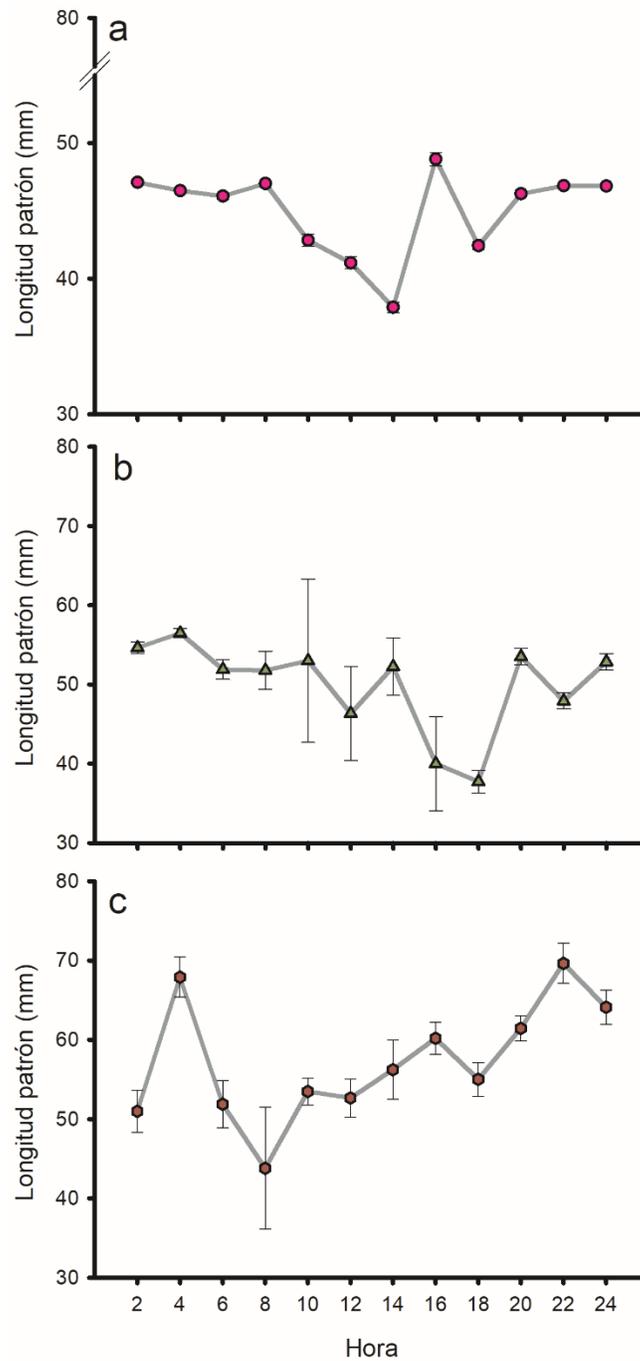


Figura 5. Longitud patrón (mm) promedio con error estándar de a) *Anchoa mitchilli*, b) *A. lamprotaenia* y c) *A. hepsetus* por horas. La Mancha, Veracruz.



4. 2.3 RELACIONES PESO-LONGITUD

Los intervalos de longitud patrón (Lp) y peso total (Pt) variaron entre especies. Las Lp de *A. mitchilli* variaron de 23 a 73 mm con un promedio y desviación estándar de 46.07 ± 5.64 mm, el Pt varió de 0.08 a 4.13 g ($\bar{x} = 1.01 \pm 0.39$ g). Las Lp de *A. lamprotaenia* variaron de 22 a 87 mm, con un promedio y desviación estándar de 52.33 ± 11.24 y el Pt osciló entre 0.05 y 6.72 g ($\bar{x} = 1.84 \pm 1.1$ g). Finalmente, la Lp mínima y máxima de *A. hepsetus* fue de 20 y 112 mm ($\bar{x} = 58.37 \pm 18.27$ mm), y su Pt varió de 0.03 a 16.78 g ($\bar{x} = 2.88 \pm 3.09$ mm). Con base en el análisis de relación peso-longitud, las tres especies presentaron un crecimiento alométrico positivo (*t-student* $p < 0.0001$; Figuras 6, 7 y 8), con diferencias significativas entre especies ($F = 28.886$, $p < 0.0001$).

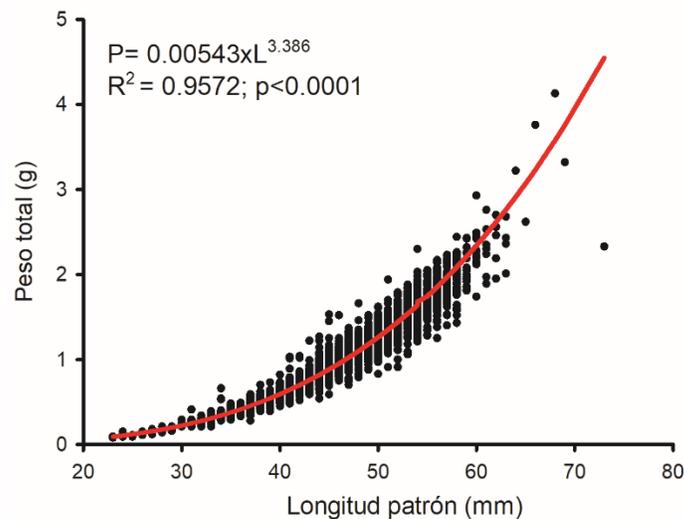


Figura 6. Relación peso total (g)-longitud patrón (mm) de *Anchoa mitchilli* (n=7489). La Mancha, Veracruz.

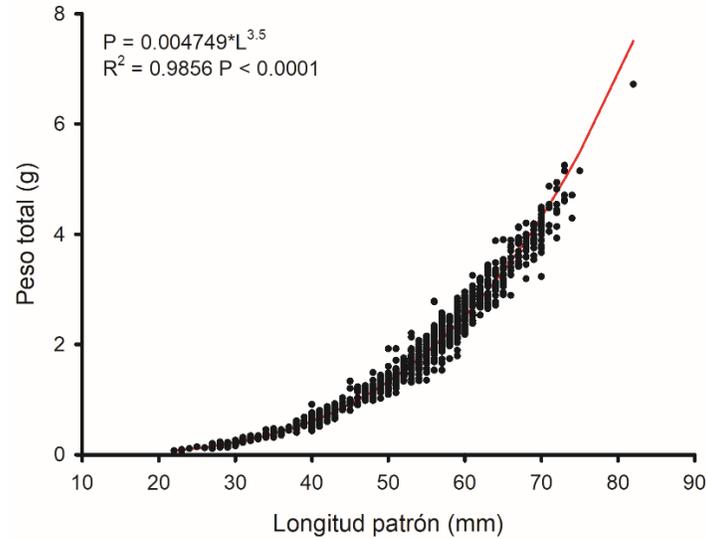


Figura 7. Relación peso total (g)-longitud patrón (mm) de *Anchoa lamprotaenia* (n=1003). La Mancha, Veracruz.

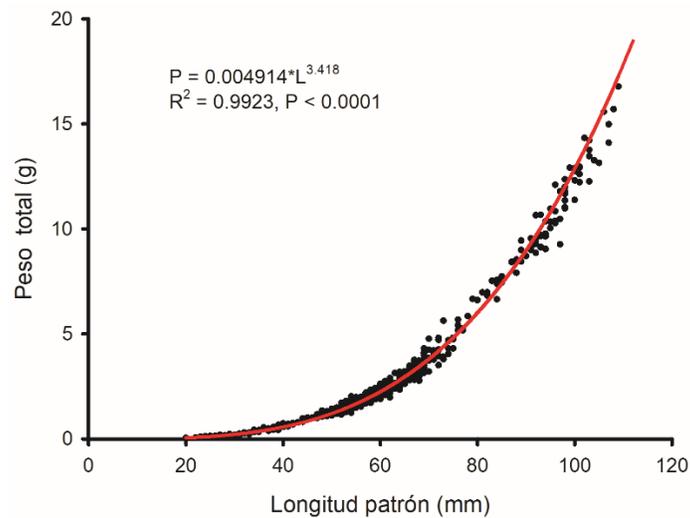


Figura 8. Relación peso total (g)-longitud patrón (mm) de *Anchoa hepsetus* (n=680). La Mancha, Veracruz.

4. 2.4 PROGRESIÓN MODAL Y PARÁMETROS DE CRECIMIENTO

En *A. mitchilli* la mayor parte de los meses presentaron distribución unimodal a excepción julio 2012 y abril 2013 en los que se observan distribuciones bimodales, y julio 2013, con distribución trimodal. Es posible observar a través de los meses cómo las distribuciones se van recorriendo ligeramente hacia la derecha, lo que evidencia el crecimiento progresivo de los ejemplares a lo largo del año (Figura 9). Así, considerando



las modas de los meses donde se observa la progresión (Tabla 2), esta especie tuvo un ritmo de crecimiento mensual promedio de 5.19 mm (K_{mp}), equivalente a 0.17 mm/día.

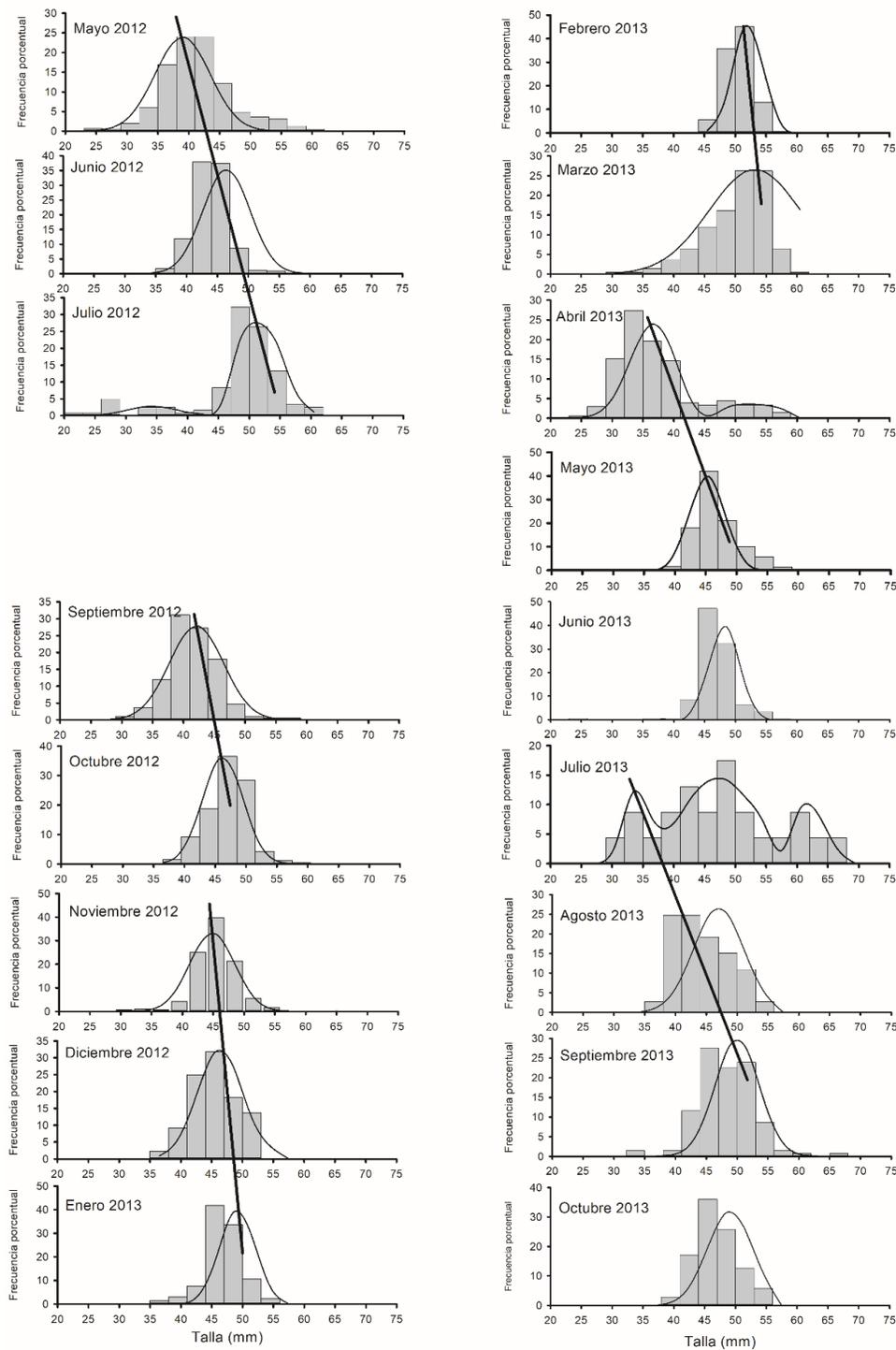


Figura 9. Frecuencia de tallas de *Anchoa mitchilli* del periodo mayo del 2012 a octubre del 2013. La Mancha, Veracruz.



Tabla 2. Modas (mm) obtenidas por mes por especie según el método de Bhattacharya. En los meses marcados con N/A no hubo suficientes datos para realizar la distribución.

	Mes	<i>A. mitchilli</i>	<i>A. lamprotaenia</i>	<i>A. hepsetus</i>
2012	Mayo	39.51	N/A	58.00
	Junio	46.46	N/A	N/A
	Julio	34.22, 52.09	N/A	N/A
	Agosto	N/A	74.97	68.0
	Septiembre	42.11	30.98, 60.01	N/A
	Octubre	47.84	N/A	N/A
	Noviembre	46.23	N/A	23.02
	Diciembre	46.36	31.18, 54.11	26.00, 92.00
2013	Enero	49.16	37.18, 54.04	34.79
	Febrero	52.06	49.52	51.1, 91.53
	Marzo	53.18	56.16	65.19, 93.95
	Abril	36.63, 51.76	N/A	N/A
	Mayo	48.24	40.50, 62.00	49.45, 80.00
	Junio	48.19	N/A	N/A
	Julio	35.00, 47.12, 62.42	N/A	N/A
	Agosto	47.00	N/A	N/A
	Septiembre	50.00	58.00	N/A
	Octubre	49.13	52.72	N/A

Los parámetros de crecimiento estimados para *A. mitchilli* a partir de la L_p son $L_\infty = 79.18$ mm, $k_{vbl} = 0.9 \text{ año}^{-1}$ y $t_0 = 0.049$, por lo que el modelo de crecimiento de von Bertalanffy es:

$$L_p = 79.18 (1 - e^{-0.9(t-0.049)}) \text{ (Figura 10)}$$

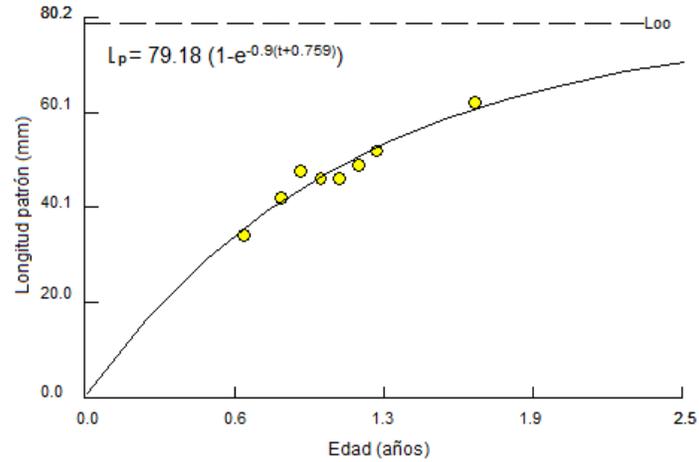


Figura 10. Modelo de crecimiento de von Bertalanffy para *Anchoa mitchilli* (n= 1442). La Mancha, Veracruz.

Para la distribución mensual de frecuencias de *A. lamprotaenia* no fue posible hacer el mismo seguimiento del crecimiento a lo largo del año puesto que solo se lograron obtener nueve frecuencias (Figura 11). El crecimiento promedio mensual para esta especie es de 5.37 mm (K_{mp}), lo que equivale a 0.18 mm/día. Los parámetros de crecimiento estimados son $L_{\infty} = 94.74$ mm, $k_{vbl} = 1.25$ año⁻¹ y $t_0 = 0.009$, dando como resultado el modelo:

$$L_p = 94.74 (1 - e^{-1.25(t-0.009)}) \text{ (Figura 12)}$$

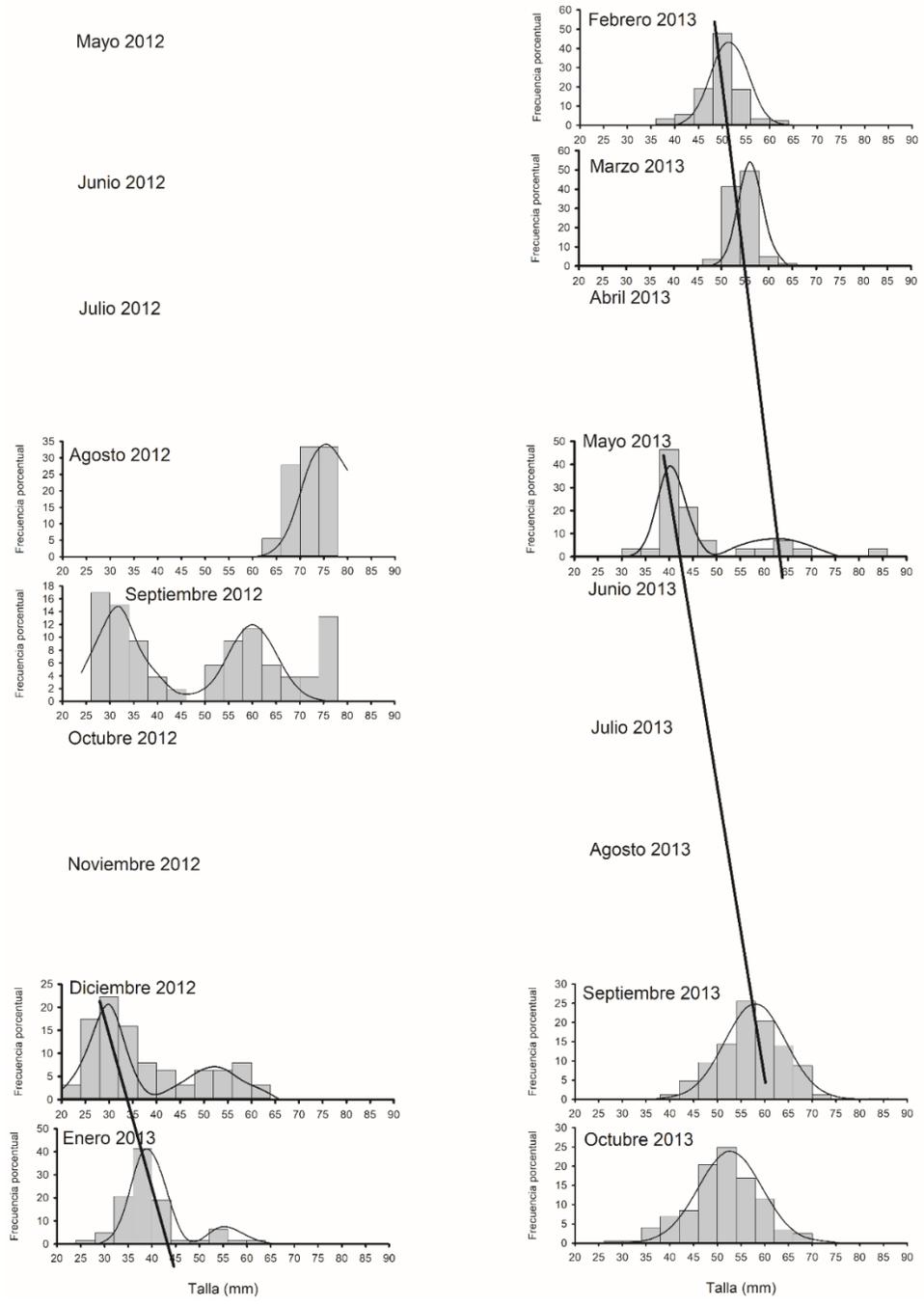


Figura 11. Frecuencia de tallas de *Anchoa lamprotaenia*, del periodo de mayo 2012 a octubre 2013. La Mancha, Veracruz.

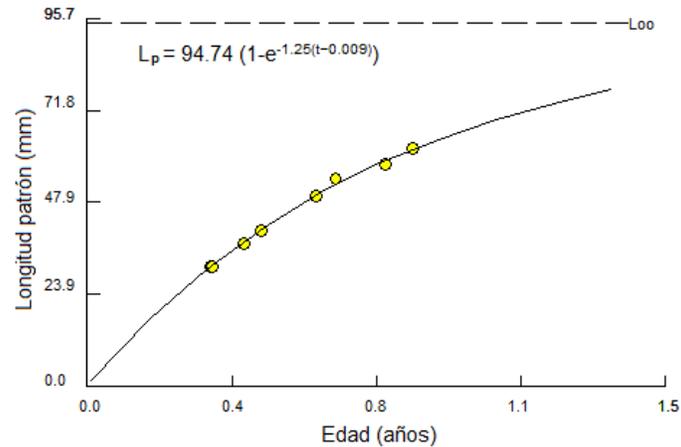


Figura 12. Modelo de crecimiento de von Bertalanffy para *Anchoa lamprotaenia* (n=608). La Mancha, Veracruz.

Las distribuciones de frecuencias obtenidas para *A. hepsetus* fueron solamente ocho, por lo que tampoco fue posible calcular el crecimiento en todos los meses (Figura 13), sin embargo, se estimó el ritmo de crecimiento mensual con base en las frecuencias disponibles, cuyo promedio fue de 5.6 mm (K_{mp}), lo que equivale a 0.19 mm/día.

Los resultados de los parámetros de crecimiento para esta especie son $L_{\infty} = 133.67$ mm, $k_{vbl} = 0.91 \text{ año}^{-1}$ y $t_0 = 0.018$ por lo que el modelo de crecimiento de von Bertalanffy es:

$$L_p = 133.67 (1 - e^{-0.91(t-0.018)}) \text{ (Figura 14)}$$

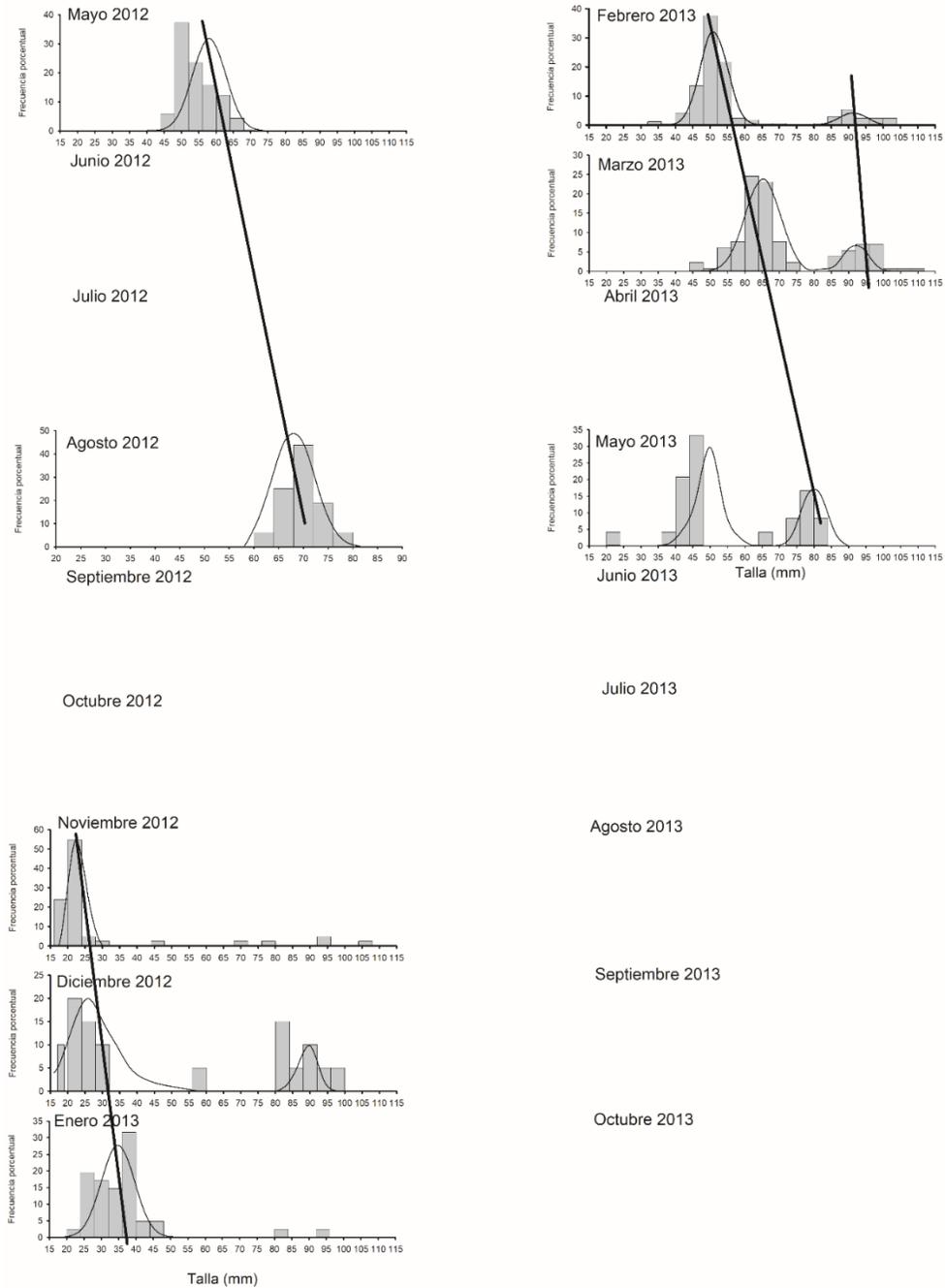


Figura 13. Frecuencia de tallas de *Anchoa hepsetus* del periodo de mayo 2012 a octubre 2013. La Mancha, Veracruz.

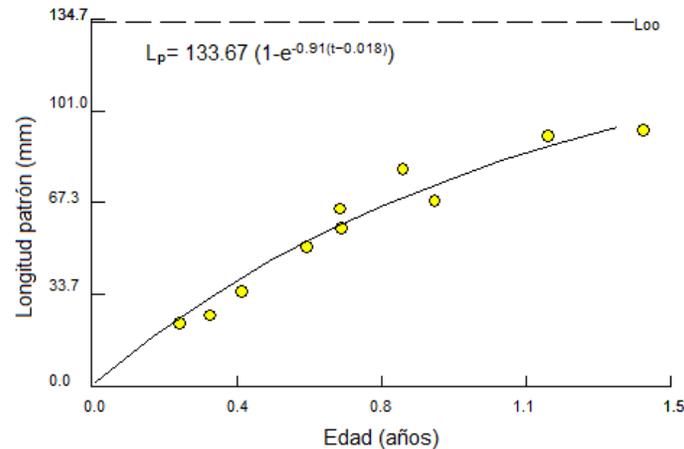


Figura 14. Curva y modelo de crecimiento de von Bertalanffy para *Anchoa hepsetus* (n=586). La Mancha, Veracruz.

La K_{mp} de *A. mitchilli* tiene una correlación positiva significativa con la temperatura superficial del agua ($r = 0.685$, g.l. = 8, $p = 0.029$), es decir, que crece más rápido cuando la temperatura aumenta (24-31°C) (Figura 15a) mientras que la K_{mp} de *A. lamprotaenia* tuvo una relación lineal negativa con la salinidad ($r = -0.709$, g.l. = 7, $p = 0.033$) (Figura 15b). *A. hepsetus* no mostró correlación significativa con alguna de las variables tanto bióticas como abióticas (Figura 15c; 15f).

4. 2.5 FACTOR DE CONDICIÓN

El factor de condición (K) promedio de las tres especies presentó diferencias significativas entre los meses del periodo de estudio (Tabla 3), variando del valor más pequeño en noviembre al máximo en julio del 2012 para las tres especies (Figura 16): *A. mitchilli* tuvo un K_{min} : 0.93 ± 0.07 (n= 258) y K_{max} de 1.07 ± 0.08 (n= 117), *A. lamprotaenia* un K_{min} de 0.92 ± 0.14 (n= 32) y K_{max} de 1.24 ± 0.09 (n= 7), y *A. hepsetus* el K_{min} fue de 0.91 ± 0.15 (n= 37) y el K_{max} de 1.35 ± 0.07 (n= 5). Analizando K por época de secas (noviembre-mayo) y de lluvias (junio-octubre), también existieron diferencias significativas en las tres especies, siendo mayor en la época de lluvias: *A. mitchilli*, $F = 8.37$, g.l.= 1, $p = 0.004$; 1.02 ± 0.09 ; *A. lamprotaenia* $F = 48.25$, g.l.= 1, $p < 0.0001$; 1.14 ± 0.09 y *A. hepsetus* $F = 50.81$, g.l.= 1, $p < 0.0001$; 1.14 ± 0.09 . Tales diferencias no fueron significativas entre el día y la noche (Tabla 3).

El valor de K de *A. mitchilli* no se vio afectado por el estado de la boca de la laguna, ya fuera abierta o cerrada. Sin embargo, para *A. lamprotaenia* y *A. hepsetus* sí se



observaron diferencias en su factor de condición, siendo mayor cuando la boca está abierta, para la primera especie (Pseudo-F = 41.583, g.l. = 1, $p = 0.001$) y mayor cuando está cerrada para la segunda (Pseudo-F = 16.279, g.l. = 1, $p = 0.001$).

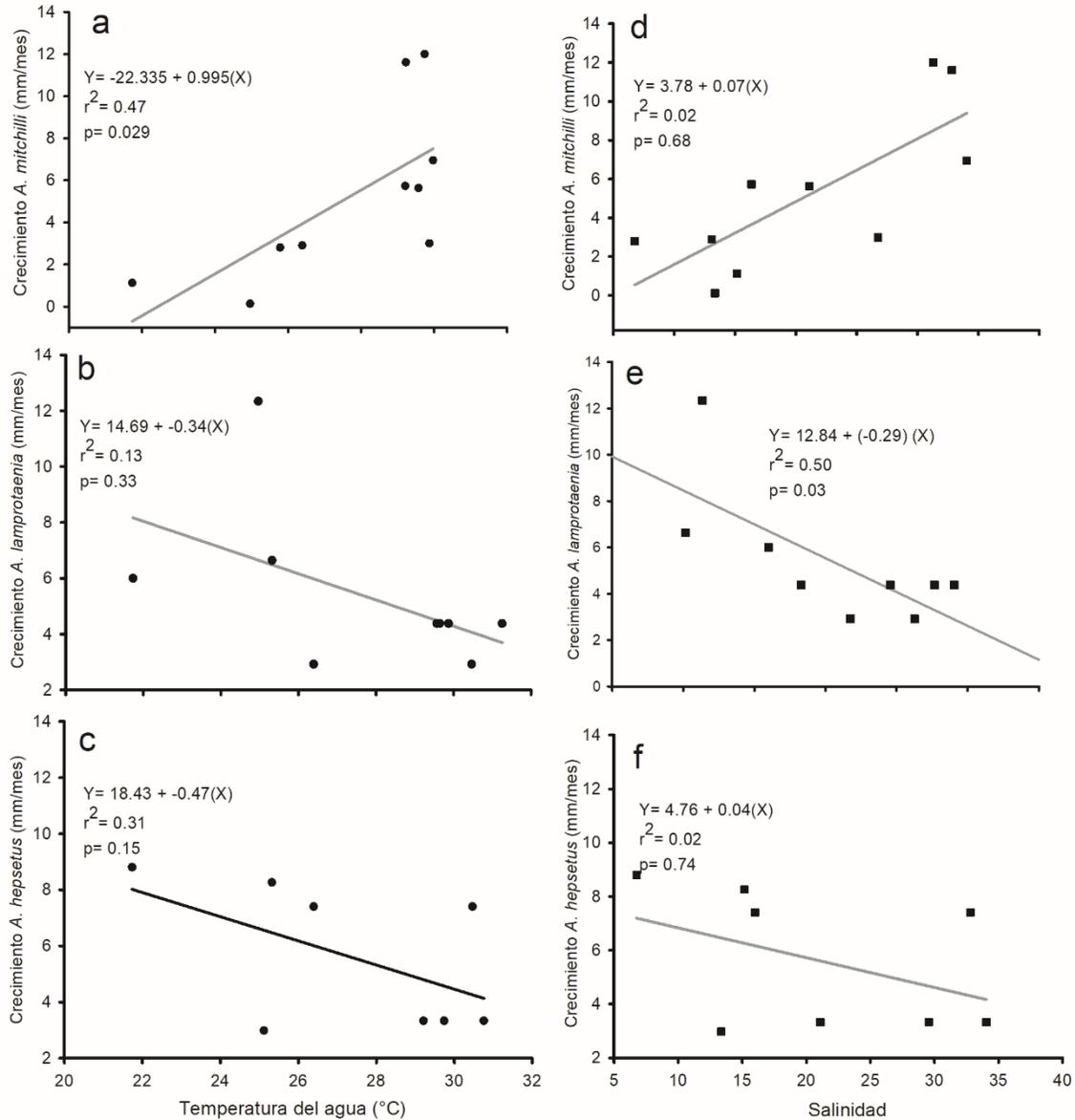


Figura 15. Relación entre el crecimiento promedio (K_{mp}) de *Anchoa mitchilli*, *A. lamprotaenia* y *A. hepsetus* y el gradiente de temperatura superficial del agua y la salinidad. La Mancha, Veracruz.

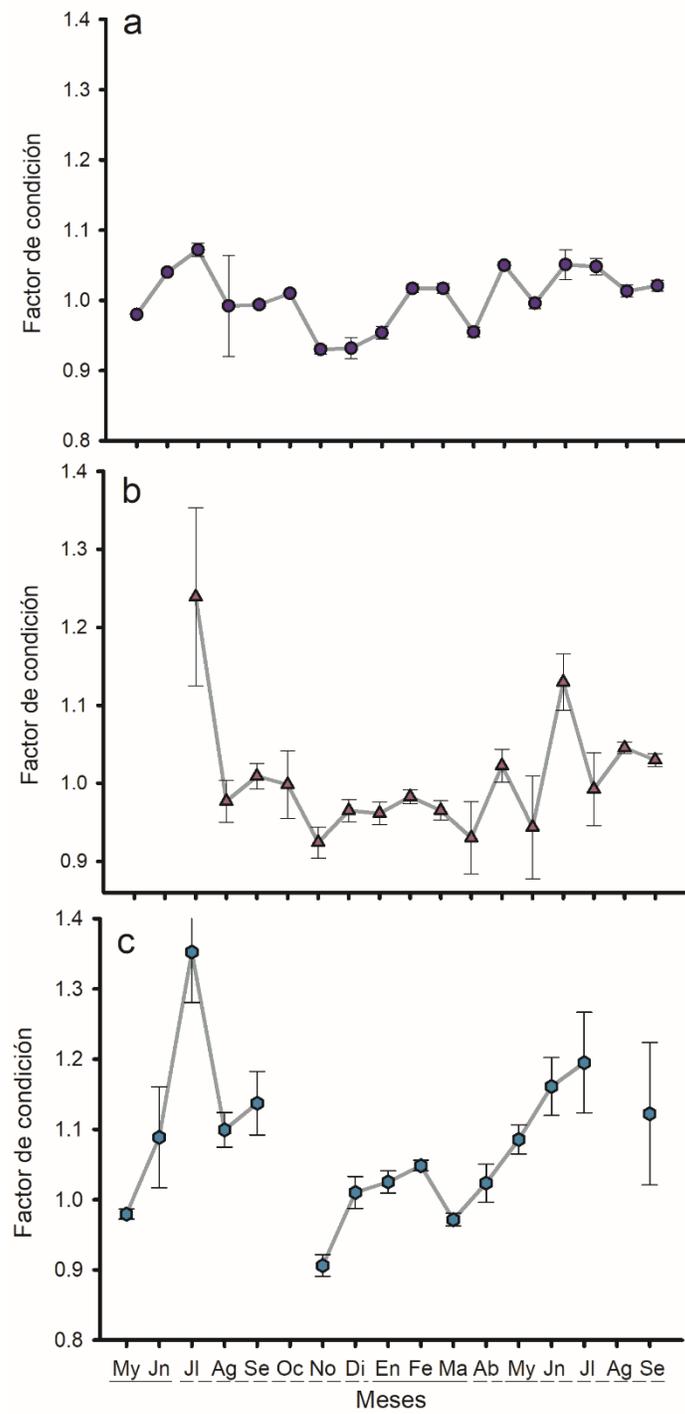


Figura 16. Factor de condición (K) promedio mensual de a) *Anchoa mitchilli*, b) *A. lamprotaenia* y c) *A. hepsetus*. La Mancha, Veracruz. — Meses con boca de laguna cerrada; - - - Meses con boca abierta.



Tabla 3. PERMANOVA multifactorial del factor de condición de *Anchoa mitchilli*, *A. lamprotaenia* y *A. hepsetus*. La Mancha, Veracruz.

Especie	Variable	g. l.	Cuadrados medios	Pseudo-F	p
<i>A. mitchilli</i>	Mes	17	0.266	34.57	0.000
	Día/noche	1	2.84E-14	0.00	0.999
	Mes(Día/noche)	17	0.007	0.87	0.605
<i>A. lamprotaenia</i>	Mes	15	0.018	8.13	0.001
	Día/noche	1	0.000	0.24	0.619
	Mes(Día/noche)	7	0.006	2.58	0.040
<i>A. hepsetus</i>	Mes	14	0.161	8.48	0.001
	Día/noche	1	2.624E-5	0.00	0.916
	Mes(Día/noche)	10	0.004	1.89	0.054

El factor de condición de las tres especies estuvo asociado a la producción primaria puesto que, en los tres casos, su tendencia siguió un el patrón de la concentración de clorofila *a* (mg/m^3) (Figura 17). Asimismo, las correlaciones entre los datos de clorofila *a* y los datos del factor de condición de cada especie corroboran la relación ya que en los tres casos fueron altas, positivas y significativas (*A. mitchilli*: $r_s = 0.669$, $p = 0.0172$; *A. lamprotaenia*: $r_s = 0.892$, $p = 0.0005$; *A. hepsetus*: $r_s = 0.684$, $p = 0.0202$). También se encontró una correlación significativa entre el factor de condición y la temperatura del agua para las tres especies (*A. mitchilli*: $r_s = 0.668$, $p = 0.002$; *A. lamprotaenia*: $r_s = 0.564$, $p = 0.008$; *A. hepsetus*: $r_s = 0.811$, $p = 0.0001$) (Figura 18). Posteriormente se buscó una asociación entre la densidad de zooplancton (ind/m^3) y la concentración de clorofila *a* (mg/m^3), pero la correlación no fue significativa, como tampoco lo fue entre la densidad de zooplancton y el factor de condición de cada especie.

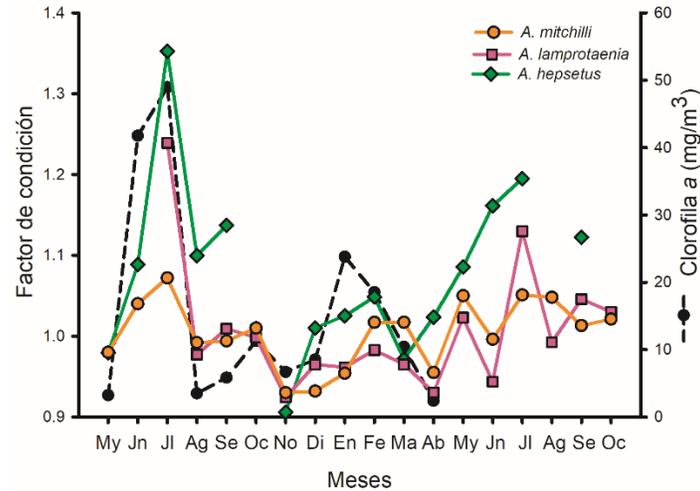


Figura 17. Relación entre el factor de condición de *Anchoa mitchilli*, *A. lamprotaenia* y *A. hepsetus*, y la concentración promedio de clorofila a (mg/m^3) entre meses. La Mancha, Veracruz.

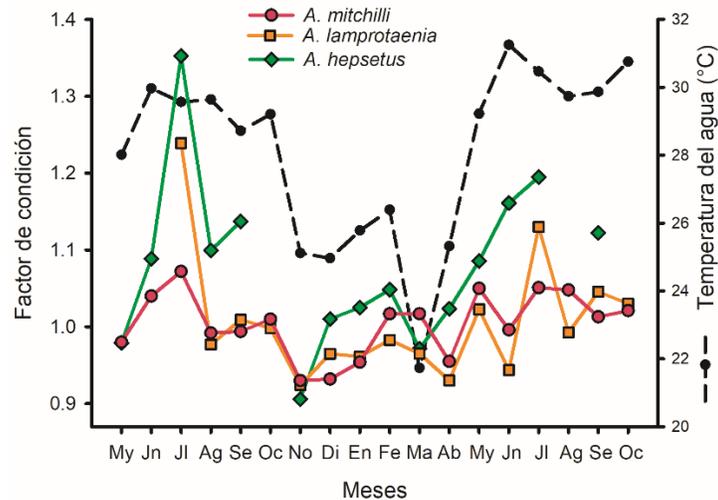


Figura 18. Relación entre el factor de condición de *Anchoa mitchilli*, *A. lamprotaenia* y *A. hepsetus*, y la temperatura promedio del agua ($^{\circ}\text{C}$) entre meses. La Mancha, Veracruz.

4. 3 REPRODUCCIÓN

Se evisceraron en total 278 individuos de *A. mitchilli*, de los cuales 133 fueron machos (48%), 140 hembras (50%) y 5 indeterminados (2%). De *A. lamprotaenia* se analizaron 178 ejemplares, de los cuales 118 fueron hembras (66%), 52 machos (29%) y 8 indefinidos (5%). En el caso de *A. hepsetus* fueron 120 individuos que incluyeron 48 hembras (40%), 48 machos (40%) y 24 indeterminados (20%).

El sistema urogenital de las anchoas se compone de dos gonadas asimétricas, aplanadas lateralmente, que se ubican entre la vejiga gaseosa y el tracto digestivo. Generalmente la gónada izquierda es más grande que la derecha, extendiéndose hacia el



intestino. Los conductos espermáticos, en el caso de los machos, son cortos e independientes uno del otro pero se fusionan en la parte terminal para desembocar en el ano, mientras que en las hembras, los ovarios se fusionan en la parte terminal formando un corto oviducto que también desemboca en el ano. Los testículos son de color blanquesino, lechoso y es posible observar los túbulos seminíferos a simple vista; por otro lado, los ovarios son traslúcidos/amarillentos cuando las hembras son inmaduras y se vuelven amarillos cuando se acerca la temporada reproductiva, también es posible observar los ovocitos a simple vista.

La diferencia en tamaño entre las gónadas izquierda y derecha fue significativa solo para *A. mitchilli* ($t = -6.056$, g.l. = 510, $p < 0.0001$). No existieron diferencias significativas en el peso de las gónadas entre sexos, incluso considerando solo los meses de madurez reproductiva, aunque los ovarios fueron ligeramente más pesados que los testículos en *A. lamprotaenia* ($\bar{x}_{\text{♀}} = 1.93$, $\bar{x}_{\text{♂}} = 1.35$) y *A. hepsetus* ($\bar{x}_{\text{♀}} = 4.57$, $\bar{x}_{\text{♂}} = 3.39$), pero en el caso de *A. mitchilli*, los testículos fueron ligeramente más pesados que los ovarios ($\bar{x}_{\text{♂}} = 1.22$, $\bar{x}_{\text{♀}} = 1.15$).

4. 3.1 PROPORCIONES SEXUALES

La proporción sexual total de *A. mitchilli* fue 1:1.1 la cual no difiere significativamente de la proporción 1:1 ($\chi^2 = 0.132$, g.l. = 1, $p = 0.715$). A pesar de que la predominancia de sexos cambia en algunos meses, solamente en junio y julio 2012 fueron significativamente diferentes con una abundancia del 80% de machos ($n_{\text{♂}} = 12$, $n_{\text{♀}} = 3$; $\chi^2 = 4.267$, g.l. = 1, $p = 0.039$, en ambos casos; Figura 19).

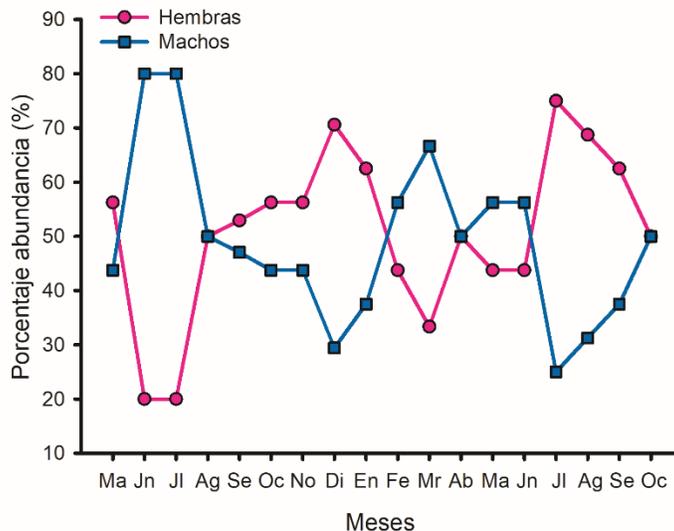


Figura 19. Porcentaje de abundancia mensual de machos y hembras de *Anchoa mitchilli*. La Mancha, Veracruz.

Las hembras de *A. lamprotaenia* fueron más abundantes a lo largo de todo el periodo de estudio, por lo que la proporción sexual fue de 1:2.3, distando mucho de la proporción 1:1 ($\chi^2 = 24.852$, g.l.= 1, $p < 0.0001$). La distribución de los sexos entre meses no fue homogénea; en agosto 2012 ($n_{\text{♂}} = 0$, $n_{\text{♀}} = 15$; $\chi^2 = 13.067$, g.l.=1, $p = 0.0003$) y julio ($n_{\text{♂}} = 0$, $n_{\text{♀}} = 8$; $\chi^2 = 6.125$, g.l.=1, $p = 0.013$), septiembre ($n_{\text{♂}} = 0$, $n_{\text{♀}} = 16$; $\chi^2 = 14.062$, g.l.= 1, $p = 0.0001$) y octubre 2013 ($n_{\text{♂}} = 3$, $n_{\text{♀}} = 13$; $\chi^2 = 5.062$, g.l. = 1, $p = 0.024$) son los meses en donde la abundancia de las hembras fue significativamente mayor a la de los machos (Figura 20).

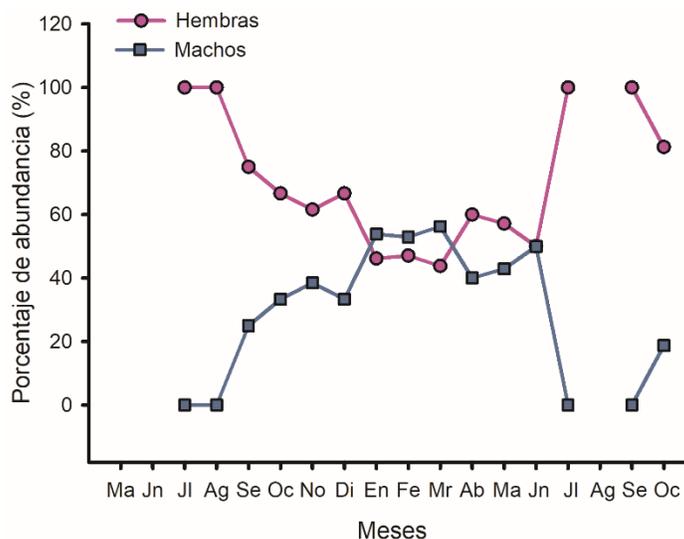


Figura 20. Porcentaje de abundancia mensual de machos y hembras de *Anchoa lamprotaenia*. La Mancha, Veracruz.



Finalmente, la proporción de sexos de *A. hepsetus* fue equitativa de 1:1 ($\chi^2=0.011$, g.l.= 1, $p=0.915$) con variaciones en el porcentaje de abundancia de cada sexo a lo largo del año (Figura 21) sin diferencias significativas entre meses.

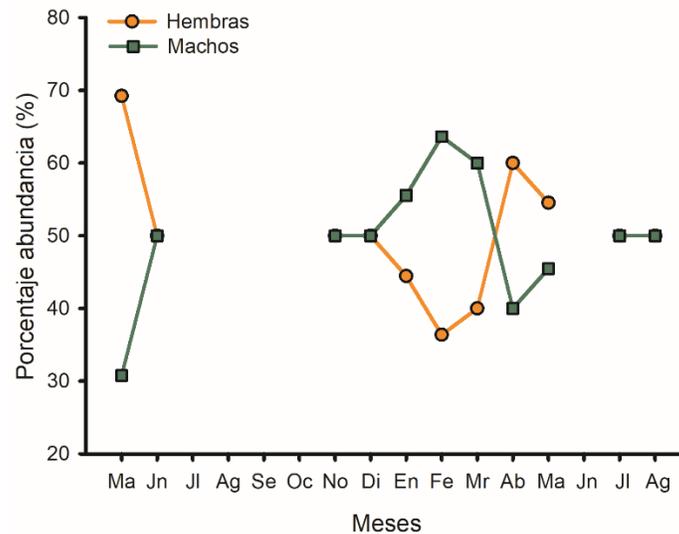


Figura 21. Porcentaje de abundancia mensual de machos y hembras de *Anchoa hepsetus*. La Mancha, Veracruz.

4. 3.2 ÍNDICE GONADOSOMÁTICO (IGS) MENSUAL

El índice gonadosomático (IGS) promedio en machos (4.92 ± 2.58) de *A. mitchilli* fue significativamente mayor que en las hembras ($\bar{x} = 3.21 \pm 2.49$; Pseudo-F = 34.621, g.l. = 1, $p = 0.001$). De igual forma se observaron diferencias entre meses considerando el total de la submuestra (Pseudo-F = 6.48 g.l.= 17, $p = 0.001$), siendo febrero 2013 y junio 2012 los meses con el valor más alto ($\bar{x} = 6.72 \pm 3.57$; $n = 15$ y 6.45 ± 2.67 ; $n = 16$, respectivamente) y mayo 2012 con el promedio más bajo ($\bar{x} = 2.89 \pm 1.47$; $n = 16$), así como en cada sexo por separado (σ , $n = 126$, Pseudo-F = 5.264, g.l. = 17, $p = 0.001$; ϕ , $n = 135$, Pseudo-F = 6.078, g.l.= 17, $p = 0.001$). En ambos sexos se observaron pulsos reproductivos a lo largo del año, siendo los más conspicuos de junio a julio y de enero a abril (Figura 22a), sin embargo, no se observaron diferencias significativas del IGS entre épocas climáticas.

El IGS de *A. lamprotaenia* fue estadísticamente distinto entre sexos (Pseudo-F = 31.023, g.l.= 1, $p = 0.001$), con un valor promedio mayor en las hembras (1.37 ± 1.40), que los machos (0.23 ± 0.29). Considerando toda la submuestra, se estimaron diferencias significativas entre meses ($n = 165$, Pseudo-F = 18.592, g.l. = 14, $p = 0.001$), con valores



más altos en abril (3.24 ± 1.21 , $n= 5$) y agosto (3.22 ± 0.87 , $n= 15$), y los menores en junio con $0.03 (\pm 0.02, n= 10)$ y noviembre con $0.06 (\pm 0.02, n= 13)$. En el análisis por sexo se observaron diferencias significativas (♀ , $n= 110$, Pseudo-F = 12.604, g.l. = 13, $p = 0.001$; ♂ , $n= 53$, Pseudo-F = 6.541, g.l. = 10, $p = 0.001$). Las hembras tuvieron tres pulsos muy evidentes, siendo el más importante en abril. Por el contrario, los machos, presentaron solo un pulso importante que coincide con el valor mayor de las hembras (Figura 22b). Esta especie sí presentó diferencias significativas en su IGS entre épocas climáticas ($F = 24.19$, g.l. = 1, $p < 0.0001$, siendo más alto en la época de lluvias (1.54 ± 1.35) que en la época de secas (0.59 ± 1.08)

El IGS estimado para *A. hepsetus* fue significativamente diferente entre sexos (Pseudo-F = 5.901, g.l. = 1, $p = 0.017$) siendo mayor en las hembras que en los machos con valores de $0.74 (\pm 1.45)$ y $0.17 (\pm 0.33)$, respectivamente. Igualmente, las diferencias estadísticas se observaron entre meses, considerando ambos sexos y los ejemplares indeterminados (Pseudo-F = 2.572, g.l. = 10, $p = 0.01$, $n= 110$), pero no así entre épocas climáticas. Los dos puntos promedio más altos del IGS ocurren en febrero (0.71 ± 1.34 , $n= 14$) y marzo (0.89 ± 1.96 , $n= 14$), mientras que el más bajo fue en julio ($\bar{x} = 0.01 \pm 0.00$, $n=7$) con una media total de 0.41. Al analizar los sexos por separado, solo en los machos hubo diferencias significativas entre meses (Pseudo-F = 5.835, g.l.= 8, $p = 0.001$, $n= 43$). El mayor pulso en machos se presentó en febrero ($n= 10$) y otro con menor intensidad en noviembre ($n= 7$), mientras que el de las hembras se presentó de enero a marzo (Figura 22c).

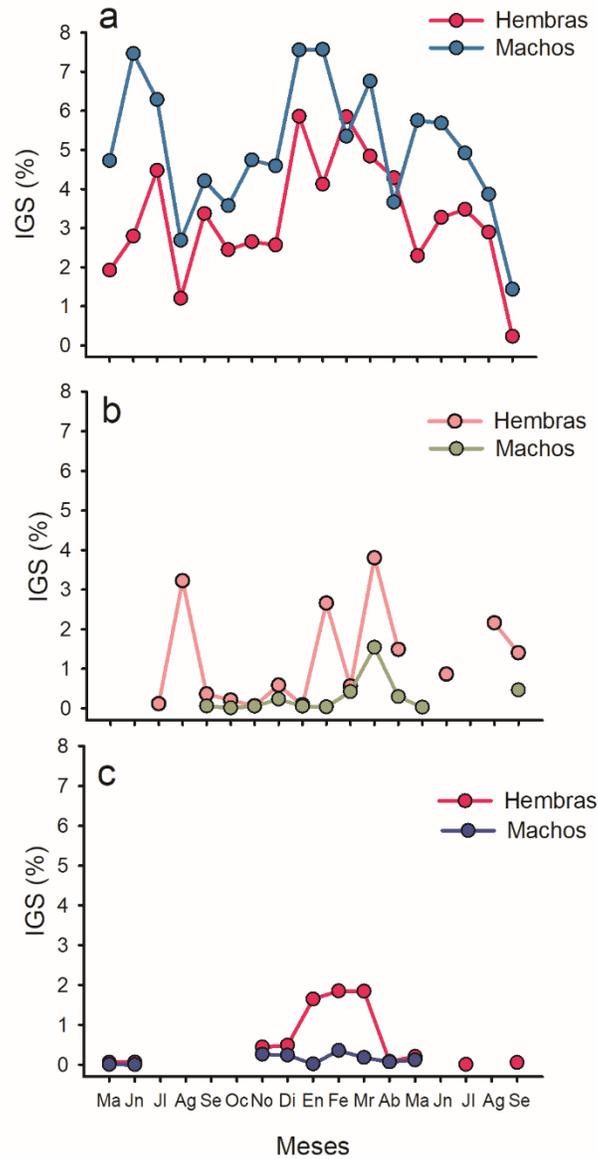


Figura 22. Comportamiento mensual del Índice gonadosomático (IGS) promedio de machos y hembras de a) *Anchoa mitchilli*, b) *A. lamprotaenia* y c) *A. hepsetus*. La Mancha, Veracruz.

El IGS de *A. mitchilli* estuvo correlacionado significativamente con la concentración de clorofila *a* (mg/m^3) ($r_s = 0.363$, g.l. = 65, $p = 0.0025$), con la concentración de oxígeno (mg/m^3) ($r_s = 0.251$, g.l. = 218, $p = 0.0002$) y con la salinidad ($r_s = -0.175$, g.l. = 223, $p = 0.009$) (Figuras 23,24 y 25). Asimismo, se observó una correlación positiva entre el factor de condición de los ejemplares eviscerados y el IGS ($r_s = 324$, g.l. = 233, $p < 0.0001$), contrario a lo esperado (Figura 26). Por otro lado, el IGS de *A. lamprotaenia* tuvo una asociación positiva con la densidad de zooplancton (ind/m^3) ($r_s = 0.326$, g.l. = 95, $p = 0.0011$) (Figura 27) y con la temperatura del agua ($^{\circ}\text{C}$) ($r_s = 0.319$, g.l. = 150, $p = 0.0001$) (Figura 28). Con relación a la concentración de clorofila *a* (mg/m^3), la correlación fue negativa ($r_s = -0.326$,



g.l. = 103, $p = 0.0007$) (Figura 29). No se identificó alguna correlación entre el IGS y el factor de condición.

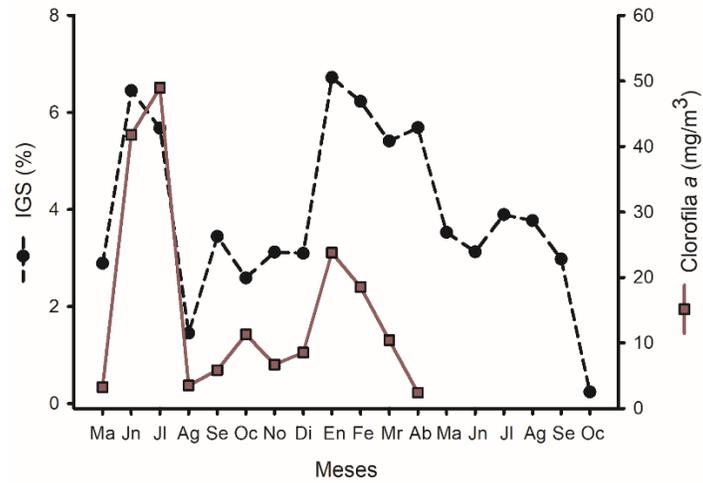


Figura 23. Índice gonadosomático (IGS) promedio mensual de *Anchoa mitchilli* y el valor promedio mensual de clorofila a. La Mancha, Veracruz.

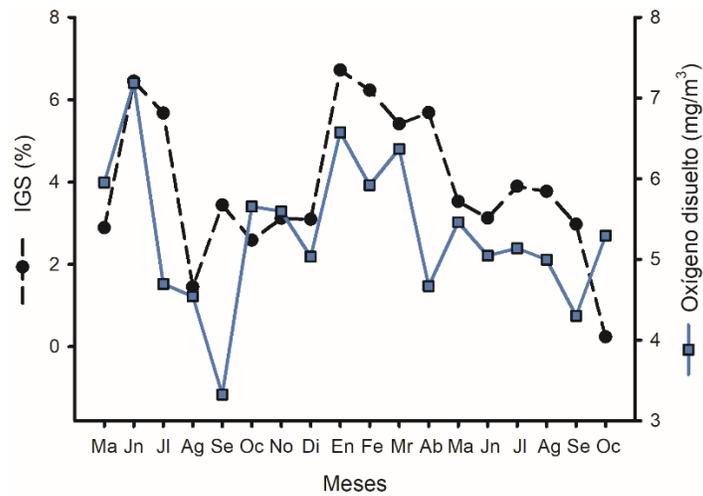


Figura 24. Índice gonadosomático (IGS) promedio mensual de *Anchoa mitchilli* y el valor promedio mensual de la concentración de oxígeno. La Mancha, Veracruz.

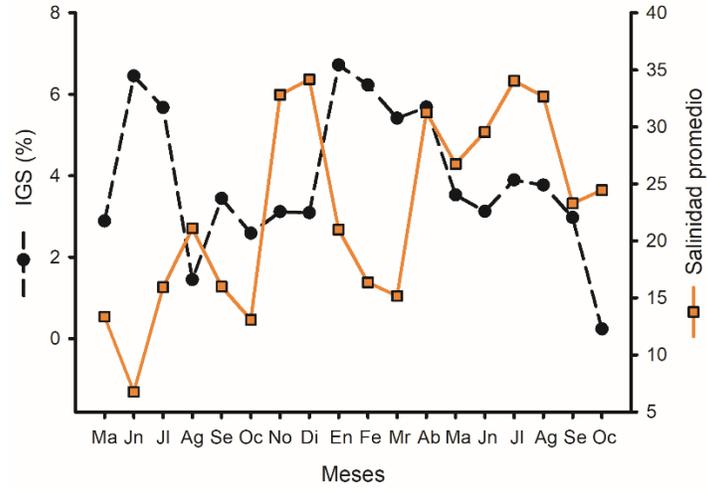


Figura 25. Índice gonadosomático (IGS) promedio mensual de *Anchoa mitchilli* y el valor promedio mensual de salinidad. La Mancha, Veracruz.

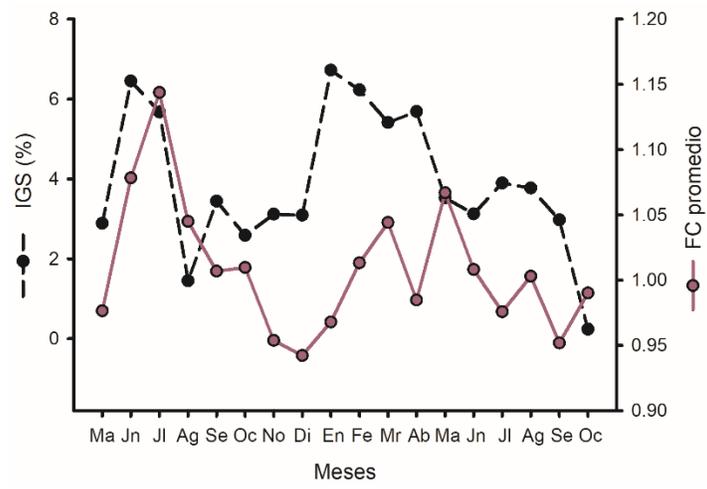


Figura 26. Índice gonadosomático (IGS) promedio mensual de *Anchoa mitchilli* y el factor de condición promedio mensual. La Mancha, Veracruz.

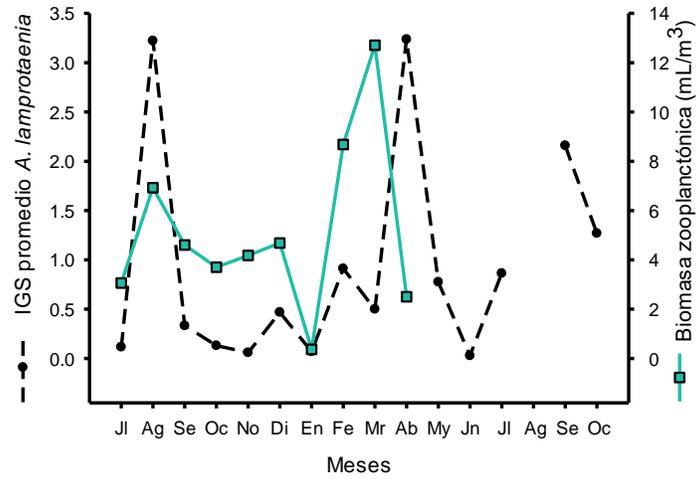


Figura 27. Índice gonadosomático (IGS) promedio mensual de *Anchoa lamprotaenia* y la biomasa zooplanctónica promedio mensual. La Mancha, Veracruz.

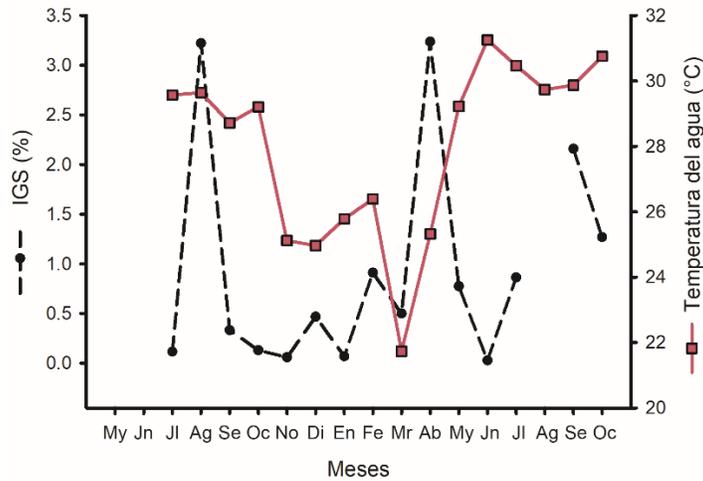


Figura 28. Índice gonadosomático (IGS) promedio mensual de *Anchoa lamprotaenia* y el valor promedio mensual de la temperatura del agua. La Mancha, Veracruz.

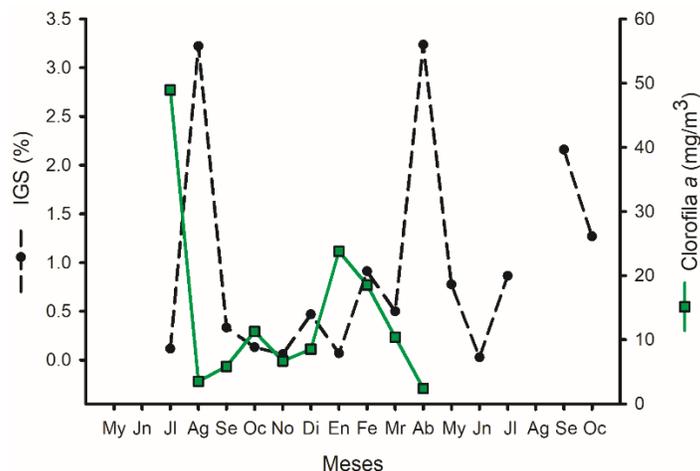


Figura 29. Índice gonadosomático (IGS) promedio mensual de *Anchoa lamprotaenia* y el valor promedio mensual de clorofila *a*. La Mancha, Veracruz.

Finalmente el IGS de *A. hepsetus* tuvo una correlación negativa con la concentración de clorofila *a* ($r_s = -0.389$, g.l. = 28, $p = 0.041$) (Figura 30) y con la temperatura del agua ($r_s = -0.249$, g.l. = 96, $p = 0.018$) (Figura 31). También se observó que el factor de condición tiene una correlación significativa e inversa con el IGS ($r_s = -0.254$, g.l. = 97, $p = 0.015$), demostrando que, durante la época reproductiva, el factor de condición de esta especie disminuye significativamente (Figura 32).

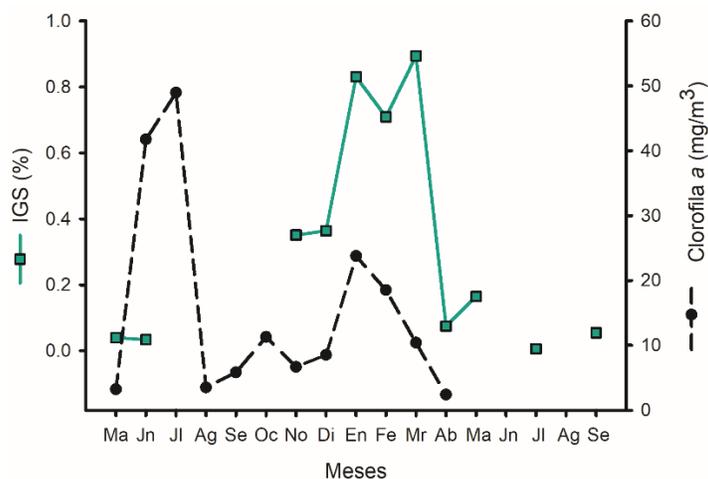


Figura 30. Índice gonadosomático (IGS) promedio mensual de *Anchoa hepsetus* relacionado con el valor promedio mensual de clorofila *a*. La Mancha, Veracruz.

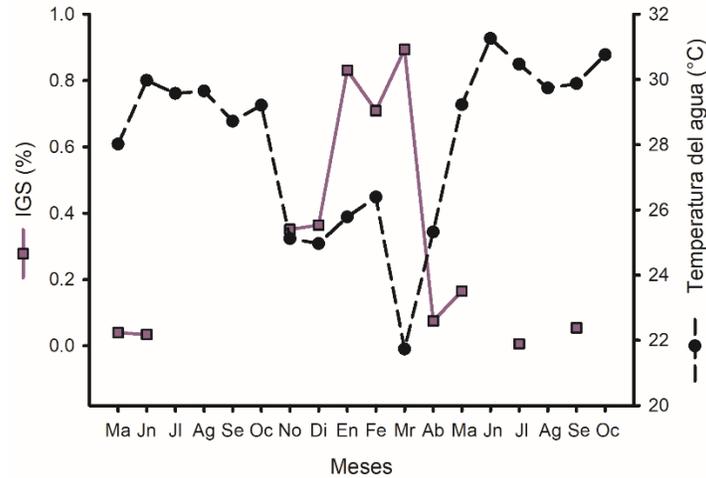


Figura 31. Índice gonadosomático (IGS) promedio mensual de *Anchoa hepsetus* relacionado con el valor promedio mensual de la temperatura del agua. La Mancha, Veracruz.

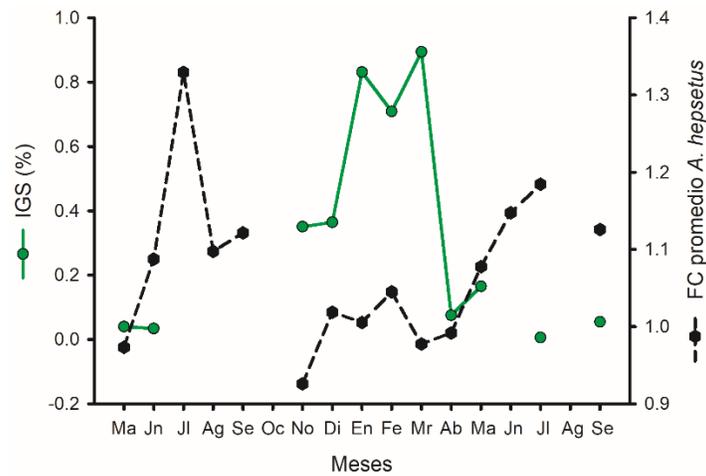


Figura 32. Índice gonadosomático (IGS) promedio mensual de *Anchoa hepsetus* relacionado con el factor de condición promedio mensual. La Mancha, Veracruz.

Al comparar el IGS con el intervalo de tallas por mes de cada especie (Figuras 33, 34y 35), se observó que los mayores valores de éste coinciden con las tallas más grandes de los individuos, en los meses en los que presuntamente es la época reproductiva de cada especie.

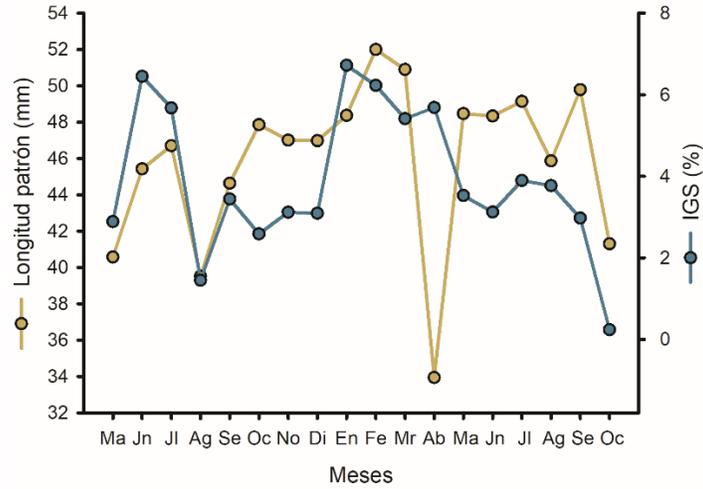


Figura 33. Índice gonadosomático (IGS) promedio mensual e intervalo de tallas promedio de *Anchoa mitchilli*. La Mancha, Veracruz.

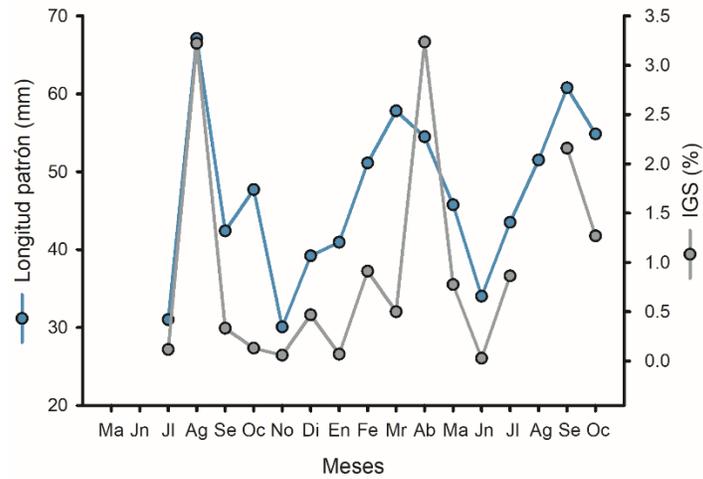


Figura 34. Índice gonadosomático (IGS) promedio mensual e intervalo de tallas promedio de *Anchoa lamprotaenia*. La Mancha, Veracruz.

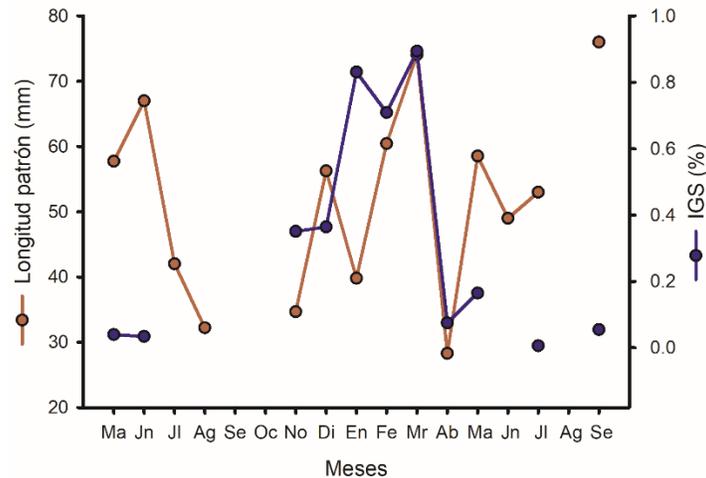


Figura 35. Índice gonadosomático (IGS) promedio mensual e intervalo de tallas promedio de *Anchoa hepsetus*. La Mancha, Veracruz.

4. 3.3 ÍNDICE HEPATOSOMÁTICO (IHS) MENSUAL

Los valores promedio del índice hepatosomático (IHS) de *A. mitchilli* variaron significativamente entre sexos (Pseudo-F = 61.608, g.l. = 1, p = 0.001) siendo mayor en las hembras (1.09 ± 0.37) que en los machos (0.64 ± 0.22). También se observaron diferencias significativas entre meses considerando la submuestra total (Pseudo-F = 3.295, g.l. = 17, p = 0.001), así como por separado (♂ Pseudo-F = 2.351, g.l. = 17, p = 0.01; ♀ Pseudo-F = 2.13, g.l. = 17, p = 0.012). Los valores más altos del IHS en los machos se registraron en agosto y mayo, en tanto que, en las hembras, el IHS máximo se registró en abril (Figura 36), pero no existieron diferencias del IHS entre los meses de secas y lluvias. Al correlacionar las estimaciones del IHS y del IGS se determinó una correlación inversa entre ambas variables ($r_s = -0.282$, g.l. = 241, p < 0.0001) (Figura 37).

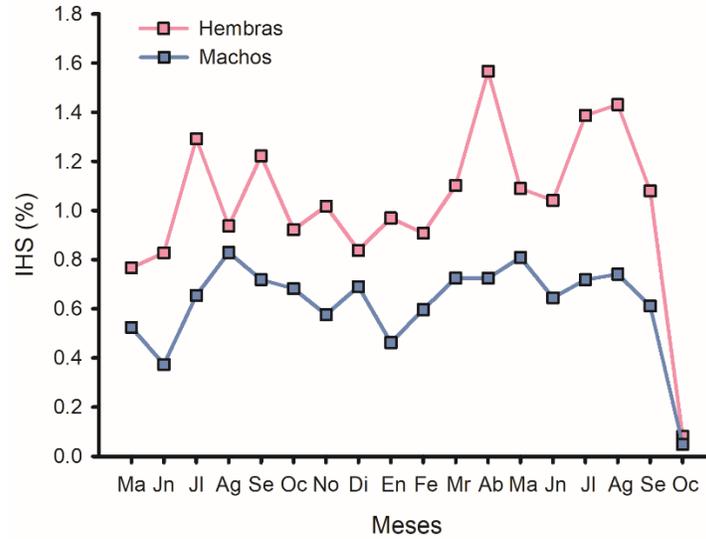


Figura 36. Índice hepatosomático (IHS) promedio mensual de machos y hembras de *Anchoa mitchilli*. La Mancha, Veracruz.

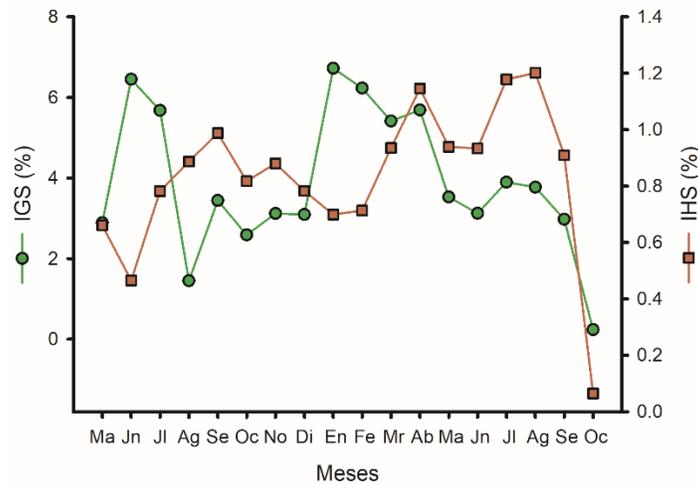


Figura 37. Índice hepatosomático (IHS) y gonadosomático (IGS) promedio mensual de *Anchoa mitchilli*. La Mancha, Veracruz.

Los valores estimados del IHS en *A. lamprotaenia* no variaron significativamente entre sexos, pero sí entre los meses de muestreo (Pseudo-F = 18.592, g.l. = 14, $p = 0.001$). El valor máximo fue de 1.56 ± 0.03 en junio ($n = 3$) y el menor de 0.72 ± 0.34 en septiembre ($n = 12$), con un promedio total de 0.93. Este valor de IHS aumentó en los meses del 2013 (Figura 38a). El IHS de esta especie tampoco varió significativamente netre épocas climáticas. Sin embargo, la correlación entre el IGS y el IHS no fue significativa.



El IHS de *A. hepsetus* fue similar en ambos sexos, con diferencias significativas entre los meses (Pseudo-F = 41.76, g.l. = 10, p = 0.001), pero no entre épocas climáticas. Los valores máximos se registraron en agosto (1.46 ± 0.58 , n= 4) y abril (1.38 ± 0.62 , n=5), con valores mínimos en julio (0.49 ± 0.12 , n=2). El promedio total del IHS para esta especie fue de 0.84 (Figura 38b). En el caso de *A. mitchilli* no se identificaron diferencias significativas entre sexos ni entre meses (Figura 38c).

4. 3.4 ÍNDICE GONADOSOMÁTICO Y HEPATOSOMÁTICO NICTÍMERO

A nivel nictímero, los valores del IGS de las hembras de *A. lamprotaenia* y *A. hepsetus* fueron estadísticamente diferentes (Pseudo-F = 3.181, g.l. = 2, p = 0.046; Pseudo-F = 3.613, g.l. = 2, p = 0.036, respectivamente), para ambas especies este índice fue mayor durante la noche (Figuras 39). En *A. mitchilli* no se registraron diferencias nictímeras en el IGS. El IHS no presentó diferencias nictímeras en ninguna de las tres especies.

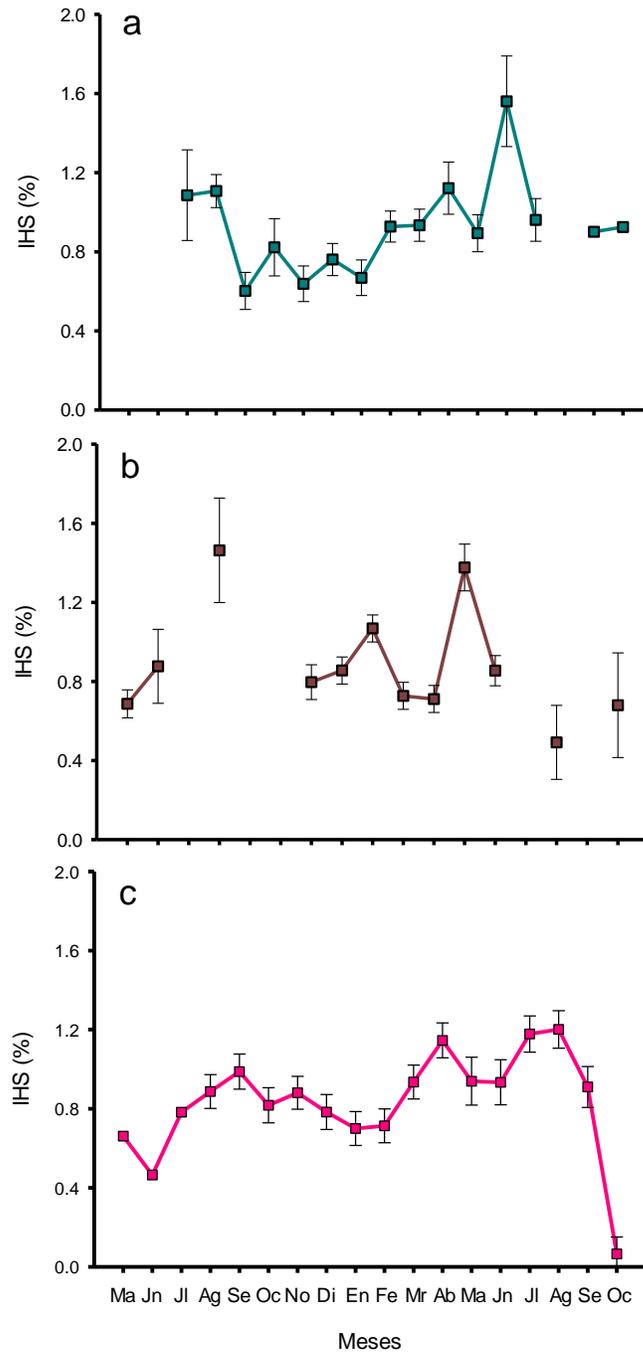


Figura 38. Índice hepatosomático (IHS) promedio mensual de a) *Anchoa lamprotaenia*, b) *A. hepsetus* y c) *A. mitchilli*. La Mancha, Veracruz.

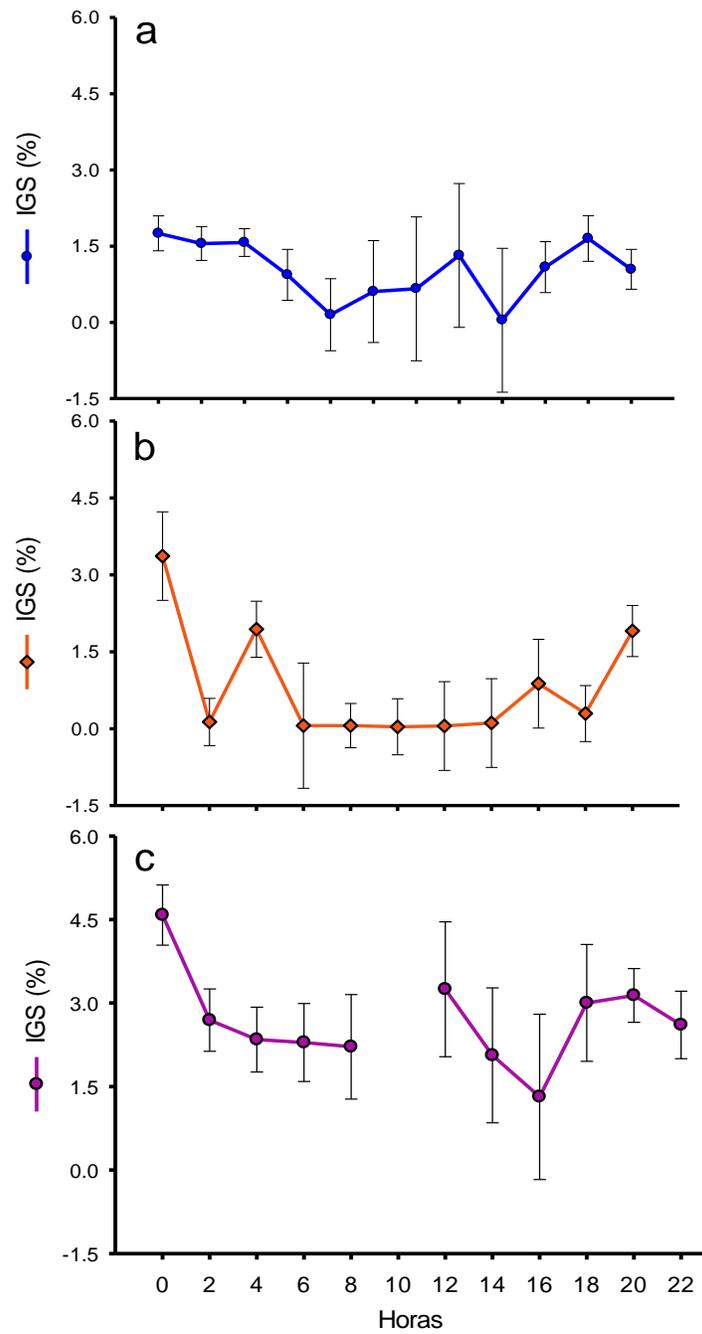


Figura 39. Índice gonadosomático (IGS) promedio de las hembras de a) *Anchoa lamprotaenia*, b) *A. hepsetus* y c) *A. mitchilli* por horas de muestreo. La Mancha, Veracruz.



4. 3.5 FECUNDIDAD

La fecundidad de *A. mitchilli* varió de 1,112 a 3,939 ovocitos maduros por hembra con una media de 2,692 y desviación estándar de $\pm 1,012$ ovocitos maduros, mientras que para *A. lamprotaenia* fue de 1,365 a 3,318 ovocitos por hembra ($\bar{x}=2,332 \pm 733$) y, finalmente en *A. hepsetus* osciló entre 551 y 7,502 ovocitos por hembra ($\bar{x}=3,523 \pm 2,158$). Al relacionar la fecundidad con la longitud patrón (mm) por especie, se observaron relaciones lineales significativas en *A. lamprotaenia* (Figura 40) y *A. hepsetus* (Figura 41), mientras que en *A. mitchilli*, la relación no fue significativa (Figura 42).

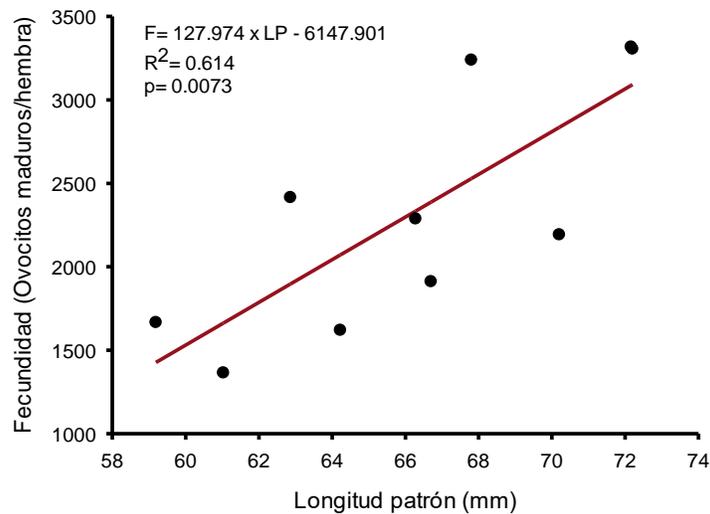


Figura 40. Regresión lineal entre la fecundidad y la longitud patrón (LP) de *Anchoa lamprotaenia*. La Mancha, Veracruz.

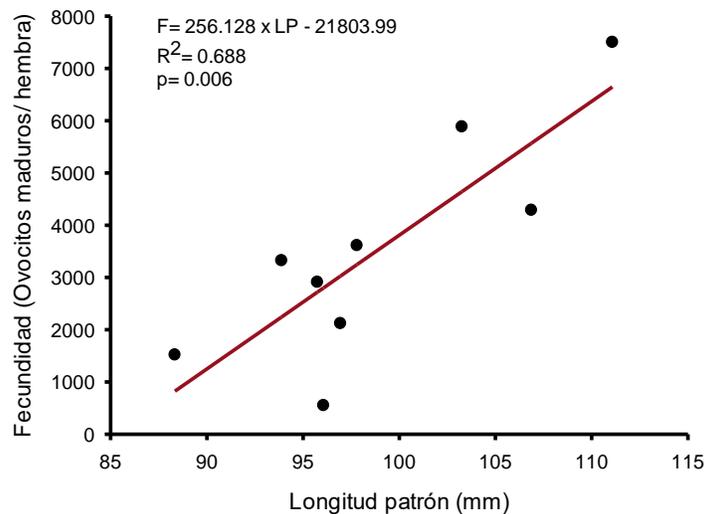




Figura 41. Regresión lineal entre la fecundidad y la longitud patrón (LP) de *Anchoa hepsetus*. La Mancha, Veracruz.

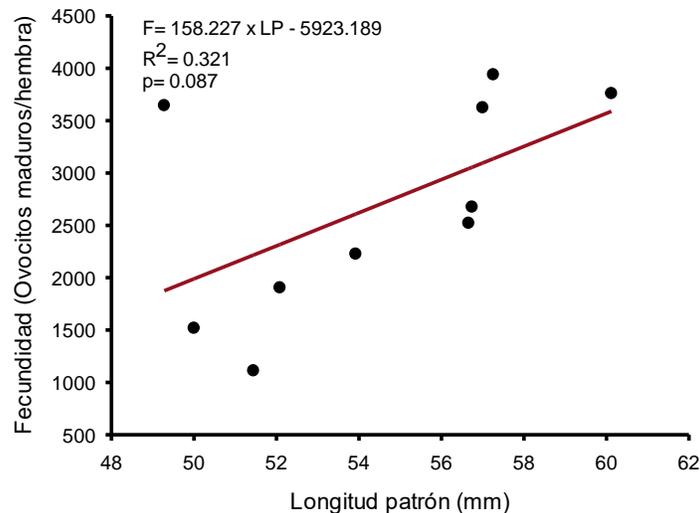


Figura 42. Regresión lineal entre la fecundidad y la longitud patrón (LP) de *Anchoa mitchilli*. La Mancha, Veracruz.

4. 4 ALIMENTACIÓN

De manera general, el sistema digestivo de las anchoas se compone de boca, cavidad bucal, faringe, esófago, un estómago en forma de U, ciegos pilóricos, intestino y ano (Figura 43). La boca se encuentra en posición inferior, es muy amplia y no es protractil. Los dientes son cónicos y ubicados en una sola hilera en ambas mandíbulas y sin dentición en el vómer ni en el palatino. Tienen cuatro pares de arcos branquiales con numerosas branquiespinas bien desarrolladas en la parte inferior y superior de éstos. El esófago es corto, recto y se va ensanchando a medida que va llegando al estómago, es pigmentado y en la parte interna tiene pequeños pliegues longitudinales. El estómago es muy elástico, lo que le permite aumentar su volumen considerablemente, la región que conecta con el esófago también está pigmentada y esta pigmentación se extiende hasta aproximadamente la mitad del estómago, en el otro extremo se encuentran los ciegos pilóricos cuyo número varía dependiendo de la especie. Posterior a éstos se origina el intestino que es largo y se dobla hacia la derecha del estómago y hacia abajo para continuar recto hasta el ano.

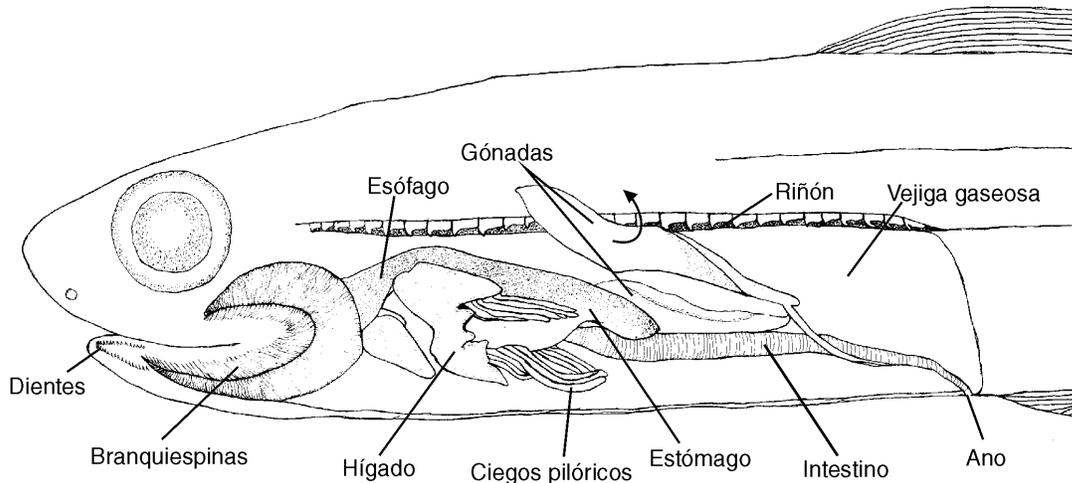


Figura 43. Esquema general de la cavidad visceral y la disposición de los órganos de una anchoa (*Anchoa* sp.).

A nivel específico, la cantidad de ciegos pilóricos es menor en *A. mitchilli*, con un promedio de 10, contrastado con las dos especies restantes cuyo promedio es de 13 a 14 ciegos pilóricos. Asimismo se observaron diferencias significativas en el número de branquiespinas en la rama inferior del primer arco branquial entre las tres especies (Pseudo-F = 30.73, g.l. = 2, $p = 0.001$). *A. mitchilli* tuvo 23 branquiespinas, siendo el mayor número en promedio, y *A. lamprotaenia* 17 branquiespinas, siendo el menor número promedio. La longitud intestinal entre especies fue significativamente diferente (Pseudo-F = 9.09, g.l. = 2, $p = 0.001$), en *A. mitchilli* fue el 36% de su longitud patrón, en *A. lamprotaenia* el 27% y en *A. hepsetus* el 30%.

Se analizaron en total 360 contenidos estomacales, 120 muestras por especie y se categorizaron en 28 grupos alimenticios (Tabla 4). Se estimó la abundancia relativa en porcentaje de área y el porcentaje de ocurrencia. A pesar de que no se realizó la identificación de los grupos alimenticios a un nivel taxonómico muy bajo, en algunos ejemplares o restos fue posible llegar a nivel de familia o género. En las tres especies se encontraron harpacticoides del género *Microsetella*, diatomeas del género *Coscinodiscus* y restos de peces de las familias Engraulidae y Gobiidae (posiblemente género *Microgobius*). Por otro lado, en *A. hepsetus* y *A. lamprotaenia* se encontró además la presencia de restos de peces de la familia Gerreidae (probablemente género *Eucinostomus*), huevos de *A. mitchilli* y restos de peneidos de la familia Luciferidae (probablemente género *Belzebub*). Finalmente, de manera exclusiva, en *A. mitchilli* se encontró un copépodo del género *Corycaeus* (Poecilostomatoida), una larva de isópodo de la familia Bopyridae, restos de



peces de la familia Eleotridae y Sparidae, un gamárido de la familia Haustoriidae y un gamárido del género *Cerapus* (probablemente *Cerapus tubularis*), familia Ischyrocerinae; en *A. hepsetus* se registró un parásito branquiuro del género *Argulus*, y en *A. lamprotaenia*, se identificó un carideo de la familia Alpheidae.

Tabla 4. Grupos alimenticios identificados en los estómagos de *Anchoa mitchilli*, *A. hepsetus* y *A. lamprotaenia* con la frecuencia de ocurrencia y la abundancia relativa.

Grupo trófico	<i>A. mitchilli</i>		<i>A. hepsetus</i>		<i>A. lamprotaenia</i>	
	Ocurrencia (%)	Abundancia relativa (mm ²)	Ocurrencia (%)	Abundancia relativa (mm ²)	Ocurrencia (%)	Abundancia relativa (mm ²)
Diatomeas	6.77	0.02	0.85	0.00	2.52	0.00
Annelida						
Polychaeta	0.85	0.55	1.69	0.22	7.56	2.31
Mollusca						
Gastropoda	48.31	1.14	39.83	0.33	44.54	0.39
Bivalva	36.44	0.58	20.34	0.13	16.81	0.05
Arthropoda						
Insecta						
Larvas de dípteros	1.69	0.13	2.54	0.07	4.20	0.06
Crustacea						
Ostracoda	14.41	0.11	4.24	0.02	10.08	0.05
Copepoda						
Calanoida	29.66	30.38	54.24	20.14	40.34	7.77
Cyclopoida	11.01	0.09	3.39	0.02	13.44	0.12
Harpacticoida	7.62	0.09	13.56	0.10	10.92	0.06
Poecilostomatoida	2.54	0.04	0.85	0.00	0.00	0.00
Nauplios	1.69	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00
Tanaidacea	3.39	0.22	1.69	0.03	12.61	0.32
Isopoda	11.02	0.21	7.63	0.07	22.68	1.13
Amphipoda						
Gammaridae	14.40	1.11	9.32	0.49	29.41	1.99
Corophiidae	0.00	0.00	0.00	0.00	0.84	0.05
Decapoda						
Penaeidae (larvas)	17.79	7.62	13.56	4.86	20.17	4.31
Caridea (larvas)	0.85	0.08	0.85	0.08	13.45	3.67
Anomura (larvas)	0.00	0.00	0.00	0.00	15.96	2.63
Larvas zoea	55.93	13.28	39.83	4.63	52.94	5.71
Larvas megalopa	37.29	10.90	14.41	6.88	53.78	22.15
Larvas mysis	0.00	0.00	25.42	8.54	10.08	0.37



Restos de crustáceos	86.44	26.66	56.78	18.72	46.22	18.97
Chordata						
Huevos de pez	0.00	0.00	0.85	0.00	0.84	0.02
Larvas de peces y restos	9.32	4.29	14.41	25.15	26.05	15.47
Materia orgánica	0.85	0.19	32.20	8.05	31.09	8.62
Materia inorgánica	14.41	2.10	24.58	0.81	14.29	3.72
Plástico	0.00	0.00	12.71	0.29	2.52	0.03
Materia no identificada	22.03	0.15	31.36	0.36	14.29	0.06

4. 4.1 ÍNDICE DE REPLECIÓN (IR) MENSUAL

En el índice de repleción (IR) estimado para *A. mitchilli* se observó la misma intensidad de alimentación durante todos los meses ($\bar{x} = 0.46$). En cambio, en *A. lamprotaenia* y *A. hepsetus* su intensidad de alimentación varió mensualmente (Pseudo F = 4.37, g.l. = 13, p = 0.001; Pseudo-F = 3.93, g.l. = 11, p = 0.001, respectivamente), siendo, para ambas especies, julio del 2013 donde se presenta el mayor valor del IR (2.97; 3.34, respectivamente) y junio del 2013 con el menor (0.20; 0.03, respectivamente) (Figura 44), sin embargo, tal variación no fue observada entre épocas climáticas en ninguna de las especies.

4. 4.2 ÍNDICE DE REPLECIÓN NICTÍMERO

A nivel nictímero solo existieron diferencias significativas en la intensidad de alimentación en *A. mitchilli* (Pseudo-F = 5.09, g.l. = 2, p = 0.008) y *A. lamprotaenia* (Pseudo-F = 3.83, g.l. = 2, p = 0.033). *A. mitchilli* tuvo una actividad alimenticia mayor durante el día (IR= 0.99; Figura 45a) y *A. lamprotaenia* durante la noche (IR= 1.43; Figura 45b). En *A. mitchilli*, solo se obtuvo un estómago vacío en un individuo recolectado a las 22 h, y en *A. lamprotaenia* durante el día se recolectaron la mayor cantidad de estómagos vacíos (4 a 6). El IR no fue significativamente distinto entre sexo ni talla para las tres especies.

El índice de repleción estomacal fue mayor en *A. hepsetus* (Pseudo-F = 42.15, g.l. = 1, p < 0.001) y *A. lamprotaenia* (Pseudo-F = 22.39, g.l. = 1, p < 0.001) cuando el acceso a la Laguna la Mancha estuvo abierto (boca del sistema), con valores de 1.97 y 1.81, respectivamente, que cuando estuvo cerrado (0.52 y 0.46).

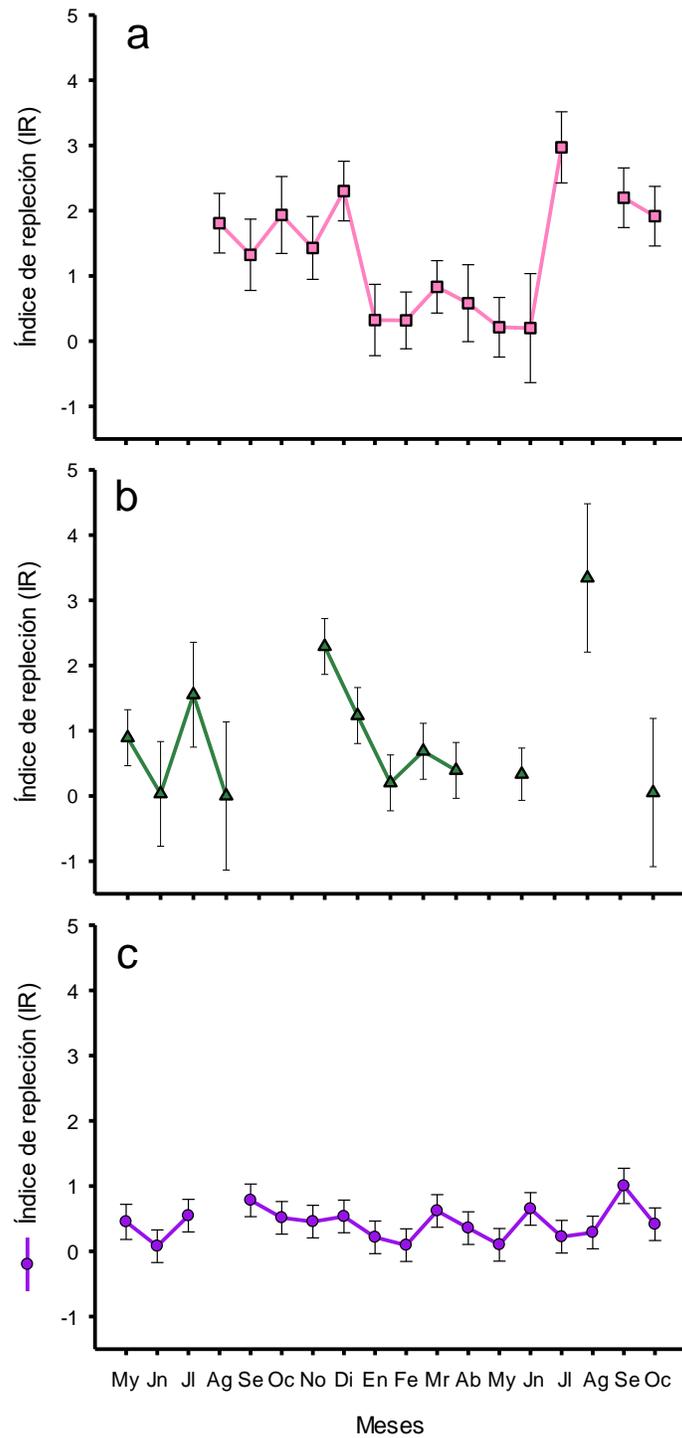


Figura 44. Comportamiento mensual del índice de repleción estomacal (IR) promedio de a) *Anchoa lamprotaenia*, b) *A. hepsetus* y c) *A. mitchilli*. La Mancha, Veracruz.

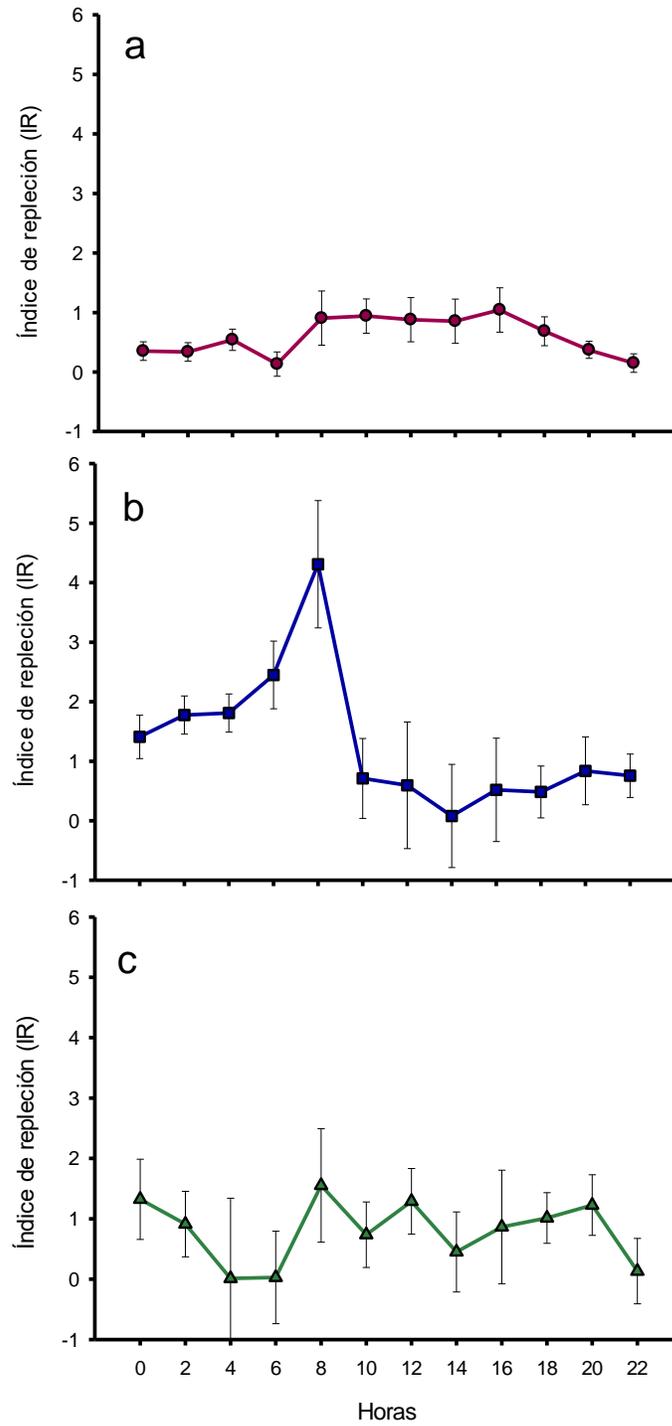


Figura 45. Comportamiento por horas del índice de repleción estomacal (IR) promedio de a) *Anchoa mitchilli*, b) *A. lamprotaenia* y c) *A. hepsetus*. La Mancha, Veracruz.



4. 4.3 CURVA DE ACUMULACIÓN DE GRUPOS ALIMENTICIOS

De acuerdo con la curva de acumulación de especies (grupos alimenticios), la cantidad de estómagos analizados por especie fue suficiente para representar de manera adecuada el espectro alimenticio de cada una (Figura 46). Asimismo, los estimadores de riqueza de especies tuvieron valores muy cercanos al valor de riqueza observado en los tres casos: *A. mitchilli*: Chao1= 22, Chao2= 23, Jackknife1= 23.98, Jackknife2= 24; *A. lamprotaenia*: Chao1= 25, Chao2= 26, Jackknife1= 27.98, Jackknife2= 29.94; *A. hepsetus*: Chao1= 23.5, Chao2= 29, Jackknife1= 28.96, Jackknife2= 30.94. Esto indica que la cantidad de contenidos estomacales revisados fue suficiente para conocer detalladamente la variedad de ítems consumidos por especie.

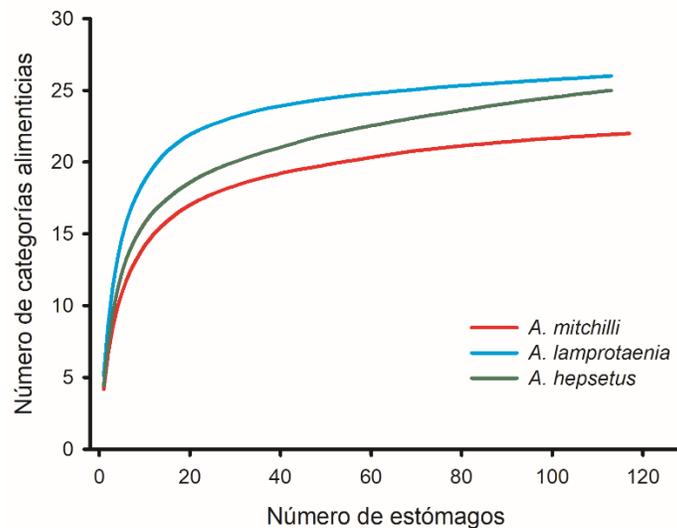


Figura 46. Curva de acumulación de especies (categorías alimenticias) de *Anchoa mitchilli*, *A. lamprotaenia* y *A. hepsetus*. La Mancha, Veracruz.

4. 4.4 AMPLITUD DE NICHO TRÓFICO

En *A. mitchilli*, el índice de Shannon-Wiener (H') fue de $1.01 (\pm 0.61, n= 119)$ lo que indica una alimentación relativamente variada, con una dieta compuesta de 23 grupos alimenticios. En esta especie el H' varió significativamente entre meses (Pseudo-F = 4.35, g.l.= 16, $p = 0.001$), siendo diciembre el mes con mayor diversidad promedio ($1.80 \pm 0.39, n= 7$) y enero el de menor ($0.07 \pm 0.19, n= 7$) (Figura 47). Sin embargo, a escala nictímera no se identificaron diferencias significativas, tampoco entre épocas climáticas, entre sexos, ni entre clase de talla.



La dieta de *A. mitchilli* estuvo compuesta principalmente por copépodos calanoides (30.38%), restos de crustáceos (26.66%) y larvas zoea (13.28%). Sin embargo, el consumo de grupos tróficos varió significativamente entre los meses del muestreo ($F = 1.27$, g.l. = 448,1065, $p = 0.001$) siendo más abundantes las larvas megalopa en abril, las larvas zoea en septiembre-octubre del 2012 y los copépodos calanoides en mayo 2012 y marzo 2013. A lo largo de un ciclo de 24 horas, también se observaron diferencias ($F = 1.41$, g.l. = 56,172, $p = 0.047$), donde los gastrópodos abundan durante la noche, mientras los copépodos calanoides de día. También se observó una diferencia en el consumo de ítems de acuerdo con la clase de talla ($F = 1.48$, g.l. = 56,172, $p = 0.029$), siendo los individuos menores a 40 mm los que consumen diatomeas, mientras que los ejemplares de 40 a 60 mm consumen una mayor cantidad de gastrópodos que las otras clases de talla.

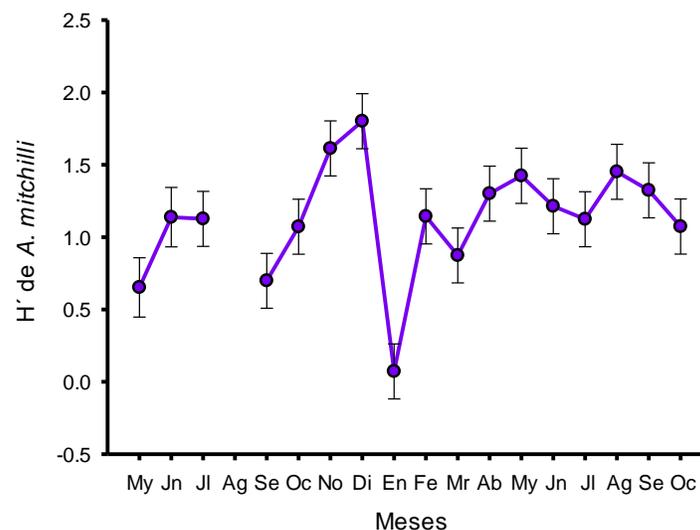


Figura 47. Tendencia mensual del índice de diversidad trófica (H') de *Anchoa mitchilli*. La Mancha, Veracruz.

La dieta de *A. lamprotaenia* fue la que presentó mayor índice de diversidad alimenticia (1.30 ± 0.72 , $n = 115$) compuesta por un total de 26 grupos, con diferencias significativas entre meses (Pseudo- $F = 2.80$, g.l. = 13, $p = 0.002$) y entre momentos del día (Pseudo- $F = 6.56$, g.l. = 2, $p = 0.002$). En agosto del 2012 se observó la mayor diversidad con un H' de $1.99 (\pm 0.47, n = 10)$, en contraste con septiembre del mismo año donde el promedio fue de $0.87 (\pm 0.44, n = 10)$ (Figura 48) y a nivel nictímero, la mayor diversidad ocurrió durante las horas de noche ($H' = 1.59 \pm 0.63, n = 85$) (Figura 49). En los contenidos estomacales de *A. lamprotaenia* predominaron las larvas megalopa (22.15%), restos de crustáceos (18.97%) y larvas de peces (15.47%) aunque, de manera general, su dieta varió



significativamente a lo largo del año ($F = 2.61$, g.l. = 364,833, $p < 0.0001$), siendo los isópodos, carideos, peneidos, copépodos calanoides, anomuros, larvas de peces y larvas megalopa los grupos cuya presencia cambió en mayor grado entre meses. A lo largo del día, la dieta de esta especie también varió ($F = 1.44$, g.l. = 56,164, $p = 0.041$), ya que consumió más copépodos calanoides y larvas megalopa durante la noche y larvas zoea durante el día. Asimismo, su dieta presentó diferencias significativas entre clases de talla ($F = 1.55$, g.l. = 56,164, $p = 0.018$), en donde los individuos menores a 40 mm ingirieron más gastrópodos, bivalvos y larvas zoea que las otras clases de talla, los individuos con tallas entre 40 y 60 mm consumieron más larvas mysis y los individuos que superan los 60 mm consumieron mayor cantidad de carideos y anomuros.

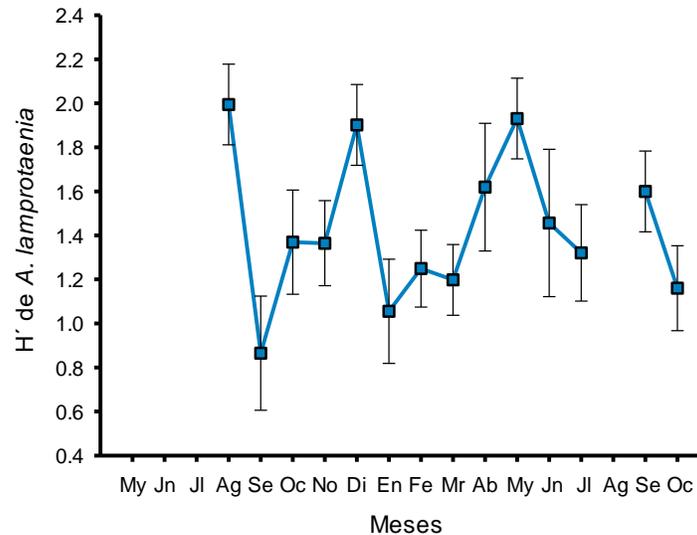


Figura 48. Tendencia mensual del índice de diversidad trófica (H') de *Anchoa lamprotaenia*. La Mancha, Veracruz.

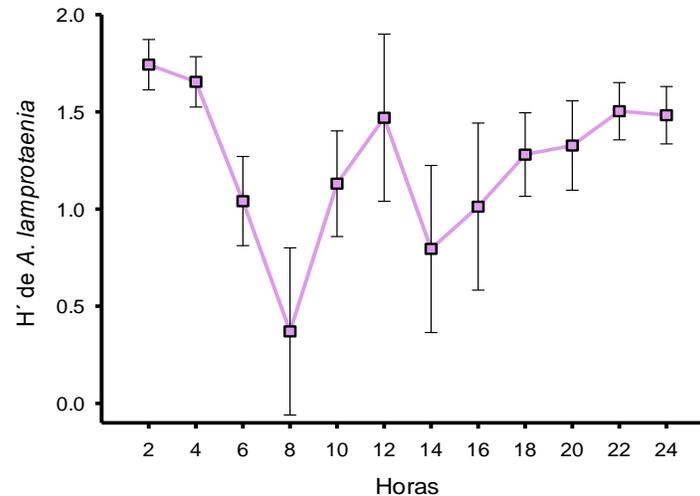


Figura 49. Tendencia por horas del índice de diversidad trófica (H') de *Achoa lamprotaenia*. La Mancha, Veracruz.

Finalmente, en *A. hepsetus* se identificaron 25 grupos alimenticios. La diversidad alimenticia de esta especie tuvo un promedio de $H' = 0.88 (\pm 0.62, n = 115)$. No existieron diferencias estadísticas en el índice de diversidad en ningún nivel temporal, ni entre sexos, pero sí entre clases de talla (Pseudo-F = 4.11, g.l. = 4, $p = 0.004$), siendo los ejemplares menores de 40 mm de LP los que tuvieron una menor diversidad ($\bar{x} = 0.74$). En su dieta se encontraron principalmente larvas de peces (25.15%), copépodos calanoides (20.14%) y restos de crustáceos (18.72%), presentando una variación de consumo a lo largo del año ($F = 1.55$, g.l. = 280,716, $p < 0.0001$). Los copépodos calanoides fueron mayormente consumidos en marzo y abril, las larvas megalopa en julio y septiembre, y las larvas de peces en noviembre y julio. A nivel nictímero, los copépodos calanoides, larvas zoea y larvas mysis fueron significativamente más abundantes durante el día ($F = 2.02$, g.l. = 56,162, $p = 0.0003$). El consumo de larvas de peces entre clases de talla fue significativamente distinto ($F = 3.53$, g.l. = 5, $p = 0.005$), siendo los ejemplares superiores a los 80 mm los que mayormente los ingieren. En ninguna de las tres especies existieron diferencias en el consumo de ítems entre sexos.

El análisis de la dieta de las tres especies por época climática reveló que los copépodos calanoides fueron ingeridos significativamente en mayor cantidad que otros grupos durante la época de secas en los tres casos (*A. mitchilli*: $F = 5.02$, g.l. = 115, $p = 0.026$; *A. hepsetus*: $F = 5.04$, g.l. = 111, $p = 0.027$; *A. lamprotaenia*: $F = 23.23$, g.l. = 110, $p < 0.0001$), mientras que durante la época de lluvias, *A. mitchilli* consumió más larvas de peces ($F = 5.27$, g.l. = 115, $p = 0.023$), *A. lamprotaenia* consumió principalmente isópodos,



anomuros y arvas de peces ($F's > 3.91$, g.l. = 110, $p's < 0.02$) y *A. hepsetus*, isópodos, ostrácodos y larvas megalopa ($F's > 5.69$, g.l. = 111, $p's < 0.02$).

El índice de diversidad trófica promedio de *A. mitchilli* estuvo correlacionado positivamente con la salinidad ($r_s = 0.37$, g.l. = 112, $p < 0.0001$) (Figura 50a), al igual que en *A. lamprotaenia* ($r_s = 0.329$, g.l. = 111, $p = 0.0004$) (Figura 50b), sin embargo, no así en *A. hepsetus* (Figura 50c).

4. 4.5 SIMILITUD DE DIETA ENTRE ESPECIES

De acuerdo al ANOSIM, la dieta varía significativamente entre las tres especies con una R global de 0.115 y nivel de significancia de 0.1 %, es decir $p = 0.001$, siendo *A. mitchilli* y *A. lamprotaenia* las que tienen mayor diferencia entre sus dietas ($R = 0.153$, $p = 0.001$), mientras que *A. lamprotaenia* y *A. hepsetus* son las que tienen mayor parecido entre las mismas ($R = 0.068$, $p = 0.001$). Tales resultados son respaldados por el análisis Cluster, ya que se forma un grupo con *A. lamprotaenia* y *A. hepsetus* separando a *A. mitchilli* (Figura 51). Los ítems tróficos más importantes para la separación de las especies son carideos, anomuros, bivalvos y restos de crustáceos.

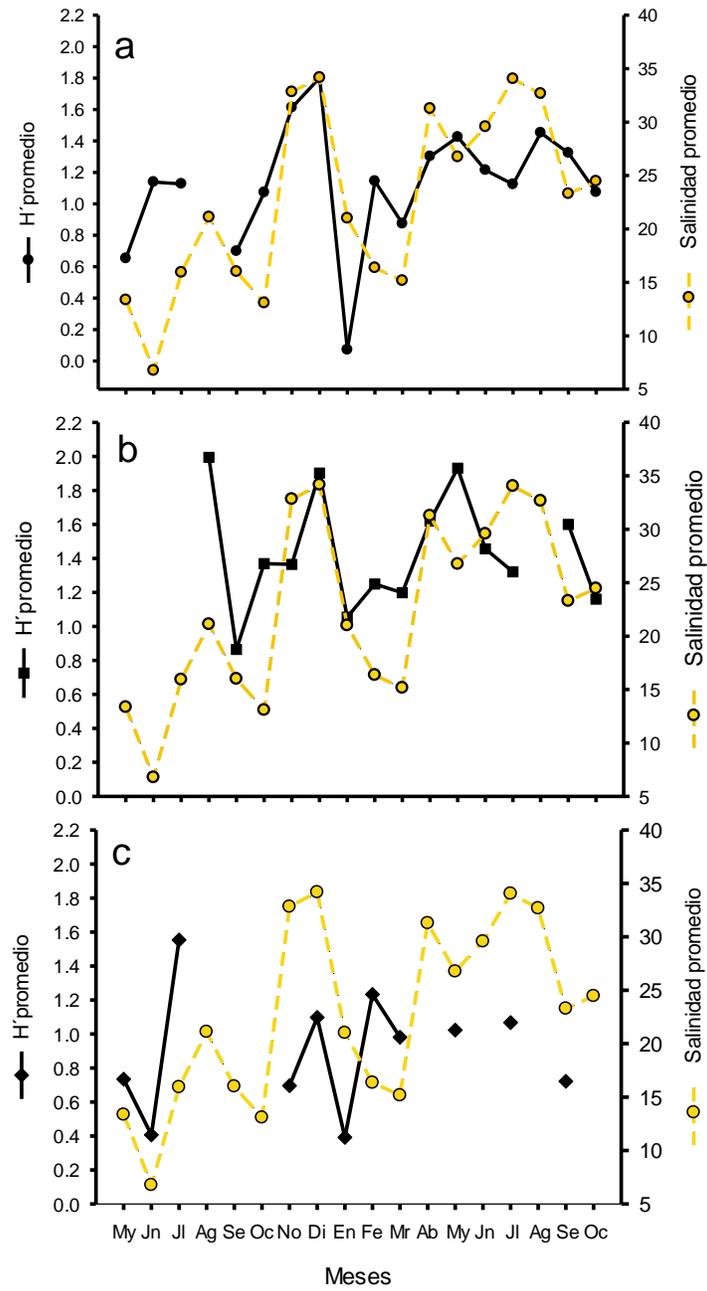


Figura 50. Promedios mensuales del Índice de diversidad trófica (H') de a) *Anchoa mitchilli*, b) *A. lamprotaenia* y c) *A. hepsetus* y la salinidad. La Mancha, Veracruz.

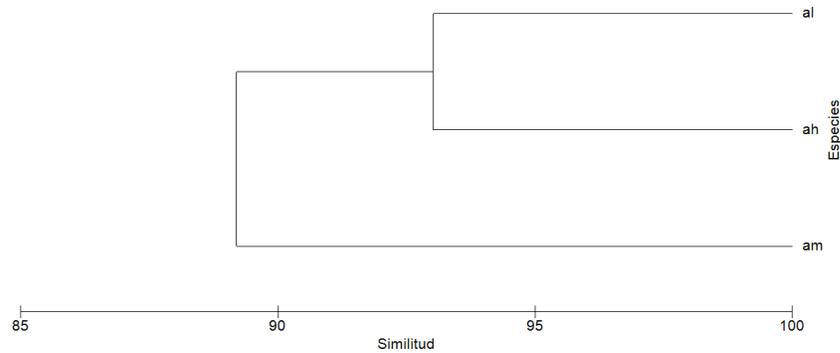


Figura 51. Dendrograma del agrupamiento de am) *Anchoa mitchilli*, ah) *A. hepsetus* y al) *A. lamprotaenia* con base en su dieta. La Mancha, Veracruz.

Capítulo 5. DISCUSIÓN

5.1 CRECIMIENTO

Las tres especies que se abordan en el presente trabajo tienen crecimiento de tipo alométrico positivo, lo cual ya ha sido expresado por diversos autores para *A. mitchilli* (Newberger & Houde, 1995; Ayala-Pérez *et al.*, 1996-1997; Lapolla, 2001) y para *A. hepsetus* (Giarrizzo *et al.*, 2006; Vega-Cendejas *et al.*, 2012) a pesar de encontrar ligeras diferencias en el coeficiente b , las cuales pueden ser resultado de muchos factores como temperatura, salinidad, disponibilidad de alimento, estado de salud, desarrollo, entre otros (Amador-Del Ángel *et al.*, 2015). Sin embargo, Lapolla (2001) indica que en Narragansett Bay, EUA, el tipo de crecimiento a lo largo del año puede cambiar.

De igual forma, Newberger & Houde (1995) y Acosta (2000) indican que, en Chesapeake Bay y Florida Bay, respectivamente, *A. mitchilli*, muestra diferencias significativas en la longitud de los individuos entre meses, registrando los ejemplares más pequeños durante los meses de julio a octubre, donde ocurre el reclutamiento de esta especie, mientras que los ejemplares más grandes se registraron de marzo a mayo, meses que atribuyen a la temporada reproductiva. De acuerdo a las tallas observadas por mes en La Mancha, la época reproductiva de esta especie comienza en febrero y el reclutamiento en abril.

Las tallas de *A. hepsetus* también varían a lo largo del año, presentándose los más pequeños de diciembre a febrero y los más grandes de abril a julio (Santos-Valencia *et al.*, 1998). A pesar de que no hay información suficiente para *A. lamprotaenia* sobre su distribución de tallas a lo largo del año, es muy probable que, al igual que otras especies



de engráulidos (Aldonondo *et al.*, 2016; Contreras *et al.*, 2017; Yamamoto *et al.*, 2018; Liao *et al.*, 2022), también presente diferencias significativas en su longitud entre meses en otras zonas dentro de su área de distribución, así como las presenta en la laguna de La Mancha de acuerdo a su época de reproducción y de reclutamiento.

Otros autores han reportado que en *A. mitchilli* también existen diferencias significativas en su distribución de tallas a nivel nictímero, siendo más abundantes durante el día los más pequeños y encontrándose mayores tallas en la noche (Olney, 1983). Sin embargo, Hagan & Able (2008) reportaron que dependiendo de la estación del año este patrón se invierte, siendo más abundantes los individuos más pequeños por la noche y viceversa. Por lo tanto, se asume que el ciclo luz/oscuridad es una variable importante para estas especies. Esta conducta generalmente se asocia a evasión de depredadores y/o alimentación, lo cual es particularmente común en especies de peces que se agrupan en cardúmenes (Gauthier & Rose, 2002). Otra explicación es la reproducción, ya que hay suficiente evidencia de que los engráulidos se reproducen principalmente durante la noche (Hildebrand & Cable, 1930; Luo & Musick, 1991; Zastrow *et al.*, 1991; Peebles, 2002; North & Houde, 2004; Bassista & Hartman, 2005).

Varios autores coinciden en que la tasa de crecimiento de los engráulidos tiene variaciones significativas a lo largo del año (Aldonondo *et al.*, 2016; Contreras *et al.*, 2017; Yamamoto *et al.*, 2018). En Hudson River, se estimó una media general para las larvas de *A. mitchilli* de 0.48 mm por día (Jordan *et al.*, 2000), mientras que en Chesapeake Bay, fue de 0.41-0.45 mm por día durante el periodo de julio a octubre (Luo & Musick, 1991; Newberger & Houde, 1995). Asimismo, en Biscayne Bay, la tasa de crecimiento de larvas varió de 0.43 mm por día en abril, a 0.56 mm por día en septiembre (Leak & Houde, 1987). Por otro lado, en Florida, el crecimiento, analizando individuos juveniles, fue más rápido entre enero y mayo, y más lento de junio a octubre, con una media anual de 0.6 mm por día (Acosta, 2000). Contrastando los valores anteriores con los resultados obtenidos en este estudio, parece evidente que la tasa de crecimiento en la laguna de La Mancha es muy lenta, no obstante se debe considerar que el ritmo de crecimiento que se reporta en este trabajo es el promedio de todo el periodo de estudio, pero al observar las frecuencias mensuales, y asumiendo que las líneas de tendencia trazadas son correctas, el ritmo de crecimiento entre meses es muy variable, no solo para *A. mitchilli*, sino para las tres especies, siendo más rápido su crecimiento de abril a julio, como lo sugieren Luo & Musick, (1991) y Newberger & Houde (1995), y más lento de noviembre a marzo. Otro aspecto a



considerar es el estadio en el que se encuentran los ejemplares capturados, ya que la tasa de crecimiento es rápida y cada vez mayor en estadio larvario y juvenil y posteriormente decrece en el estadio adulto (Fives *et al.*, 1986; Yamamoto *et al.*, 2018). Lapolla (2001) encontró que la tasa de crecimiento disminuye con la longevidad de los organismos, ya que en Narrangansett Bay, EUA, la tasa promedio durante el primer año de vida es de 0.111 mm por día, mientras que disminuye a 0.017 mm por día durante el segundo año.

Por otro lado, Contreras *et al.* (2017) encontraron una correlación positiva entre la tasa de crecimiento y la temperatura y concentración de clorofila *a* en *Engraulis rigens*, de igual forma que Yamamoto *et al.* (2018) en *Engraulis japonicus*, ambas especies crecen más rápido en verano y menos en invierno, lo que concuerda con la información aquí obtenida ya que la temperatura del agua resultó ser importante en la tasa de crecimiento de *A. mitchilli*. Por otro lado, la salinidad no influyó en la tasa de crecimiento de estas especies. Contrario a lo observado en *A. lamprotaenia* en la laguna de La Mancha donde tuvo una asociación negativa. Los factores ambientales también modifican la disponibilidad de alimento, la cual también es una variable limitante para la tasa de crecimiento (Peebles *et al.*, 1996; Nunn *et al.*, 2012; Contreras *et al.*, 2017; Macário *et al.*, 2021). De acuerdo a todo lo anterior, es posible considerar que las cifras de crecimiento aquí obtenidas para cada especie se encuentran dentro del intervalo esperado.

Los parámetros de crecimiento de *A. mitchilli* en la laguna La Mancha no son tan parecidos a los estimados por otros autores. En Narragansett Bay, EUA, los parámetros de crecimiento son $L_{\infty} = 89.87$ mm de longitud furcal (LF), $k = 1.15$ y $t_0 = -0.31$ (Lapolla, 2001), en Chesapeake Bay, $L_{\infty} = 138$ mm de LF, $k = 0.21$ y $t_0 = -1.34$ (Newberger & Houde, 1995) y en Florida Bay, $L_{\infty} = 95$ mm de longitud patrón (LP) y $k = 0.60$ (Acosta, 2000). Tales diferencias pueden deberse, en primer lugar, al gradiente latitudinal de las zonas de estudio, ya que la latitud puede jugar un papel importante debido a la modificación de factores tales como temperatura, salinidad, cantidad de horas luz, entre otros (Millan, 1999; Bassista & Hartman, 2005; Contreras *et al.*, 2017) y en segundo lugar, al tipo de longitud utilizada para hacer las estimaciones; no obstante, en el sistema Palizada-Del Este, Campeche, que se encuentra más al sur que la laguna de La Mancha, Ayala-Pérez *et al.* (1996-1997) reportó una $L_{\infty} = 97$ mm y una $k = 0.614$ para esta especie, aunque no especifica el tipo de talla que utilizaron para realizar la estimación.

A partir del análisis de progresión modal, los valores de k_{vbl} y de k_{mp} pueden sufrir apreciaciones inexactas ya que el cálculo de estos parámetros funciona solamente cuando



las modas son claras y están bien separadas, por lo cual, el traslape de intervalos de longitudes más grandes puede dificultar la estimación de los mismos (Acosta, 2000), además de que no es posible incluir la tasa de crecimiento rápido en estadio larval que ocurre antes de que sean vulnerables a la captura (Newberger & Houde, 1995). No obstante, este método es el más adecuado cuando se trata de obtener la tasa de crecimiento de peces dentro de las zonas tropicales, ya que como no existe una marcada estacionalidad, la estimación por el estudio de estructuras esqueléticas es muy compleja (Ayala-Pérez *et al.*, 1996-1997; Bravo *et al.*, 2009), además de que se ha observado que para esta especie, no existe mucha diferencia entre evaluar el crecimiento por análisis de progresión modal y por revisión de otolitos, por lo que los resultados se pueden considerar confiables (Newberger & Houde, 1995).

Los parámetros de crecimiento para engráulidos son muy variables entre y dentro de especies (Acosta, 2000), por lo tanto, es posible considerar que los parámetros establecidos para *A. hepsetus* y *A. lamprotaenia* se encuentran dentro de los intervalos reportados para otras especies de la familia independientemente de que no se parezcan a los valores encontrados para *A. mitchilli*. Las L_{∞} de ambas especies están por debajo de la talla máxima reportada (Nizinski & Munroe, 2002), pero es necesario considerar que estas especies no son residentes estuarinas, por lo que probablemente dentro de la laguna no se encuentren todas las tallas y los ejemplares más grandes no ingresen en ella (Jordan *et al.*, 2000, Aldonondo *et al.*, 2016; Marário *et al.*, 2021). Los valores elevados de k_{vbl} y de k_{mp} de *A. lamprotaenia* y *A. hepsetus* corresponden probablemente a que tienen una distribución más amplia hacia el sur, siendo especies principalmente tropicales en donde el crecimiento es más rápido. Valores elevados de k se asocian a especies tropicales con crecimiento rápido, periodos cortos de vida y con un metabolismo elevado (Ayala-Pérez *et al.*, 1996-1997), como lo son ambas especies.

Finalmente, diversos autores también han registrado diferencias estacionales en el factor de condición, siendo mayor en los meses de verano (junio-agosto) y menor en los de invierno (diciembre-febrero) (Newberger & Houde, 1995; Ayala-Pérez *et al.*, 1996-1997). Asimismo, se ha reportado que el factor de condición es mayor en ejemplares que superan el año, respecto a los que son más jóvenes (Lapolla, 2001). Estas variaciones en el factor de condición pueden ser correlacionadas con el sexo, el estado de madurez, época de desove o el estado de intensidad alimenticia (Olopade *et al.*, 2020; Saber *et al.*, 2020).



Generalmente los cambios que se observan en el factor de condición están asociados al desarrollo gonádico, y por lo tanto, a la temporada reproductiva, presentándose los valores más altos justo antes de esta y disminuyendo cuando finaliza (Ayala-Pérez *et al.*, 1996-1997; Froese, 2006). Sin embargo, también es altamente dependiente de la disponibilidad de alimento (Kyritsi & Kokkinakis, 2019). Previo a la época reproductiva, toda la energía incorporada en forma de alimento es destinada para capacitar reproductivamente al individuo, promoviendo el crecimiento de los órganos sexuales y, en el caso de las hembras, para la producción de ovocitos y vitelo (Santos *et al.*, 2007; McBride *et al.*, 2015), por ello es por lo que el volumen de ingesta cambia estacionalmente, así como el factor de condición (Cifuentes *et al.*, 2007). Nishikawa *et al.* (2020) encontraron que el factor de condición está significativamente correlacionado con la abundancia de copépodos, pero no se encontraron fuentes que indicaran una correlación significativa con la concentración de clorofila *a*, como sucede en este caso. Estos resultados podrían deberse a que, los niveles de producción primaria altos favorecen la proliferación del zooplancton, el cual es el principal alimento de las tres especies aquí estudiadas; sin embargo, no existió correlación entre la abundancia de zooplancton y el factor de condición de estas.

5.2 REPRODUCCIÓN

La proporción sexual en los peces frecuentemente tiende a ser desproporcionada, siendo las hembras más abundantes en casi todos los casos (Rilling & Houde, 1999). En el sistema lagunar de La Mancha, en promedio, las hembras de *A. mitchilli* son más abundantes pero en los meses de la época reproductiva predominan los machos, por lo que la proporción sexual varía considerablemente entre los meses. Tanto en el sistema Palizada-Del Este (Ayala-Pérez *et al.*, 1996-1997), en el estuario Hudson River (Bassista & Hartman, 2005) y en Nagarransett Bay (Lapolla, 2001), las hembras fueron más abundantes a lo largo del ciclo de estudio; sin embargo, la proporción no varió del 1:1. Por otro lado, en Chesapeake Bay, las hembras igualmente fueron más abundantes que los machos, pero la proporción sí difirió de la equidad (Newberger & Houde, 1995).

La proporción sexual de *A. hepsetus* en el presente estudio fue de 1:1, de igual forma que en Seibaplaya, Campeche, donde a pesar de que hubiera ligeramente mayor cantidad de machos, estadísticamente no hubo diferencias de la proporción 1:1 (Santos-Valencia, 1998). En la laguna de Términos tampoco existieron diferencias significativas en la proporción sexual, ya que se registraron 1.029 hembras por cada macho (Flores-Coto *et al.*, 1988). *Anchoa lamprotaenia* dista por mucho de la proporción 1:1, lo que podría deberse



a que, al ser una especie principalmente marina, las hembras son las que entran a la laguna para alimentarse y fortalecerse para el proceso reproductivo, ya que la vitelogénesis es un proceso más desgastante y necesitan de un sitio que les proporcione alimento y resguardo mientras tanto.

Una proporción de sexos desbalanceada ha sido registrada en otras especies de engráulidos, por ejemplo, *Engraulis encrasicolus* generalmente tiene mayor abundancia de hembras a lo largo del año (Samsun *et al.*, 2004; Sinovicic & Zorica, 2006; El qendouci *et al.*, 2020), pero con dominancia de algún sexo en determinados meses (Millán, 1999), de igual forma que ocurre con *Cetengraulis edentulus* (Sampaio *et al.*, 2014), *Coilia ramcarti* (Parvez & Rashed-Un-Nabi, 2015), *C. brachygnathus* (Liao *et al.*, 2022) y *Anchoa januaria* (Santos *et al.*, 2007). Se ha observado que la proporción sexual varía dependiendo de la actividad sexual, ya que esta cambia en gran medida justo en los meses de mayor pico reproductivo. Hunter & Goldberg (1980) encontraron que el porcentaje de las hembras que desovó fue de alrededor del 40% cuando hubo mayor presencia de machos, mientras que cuando estos últimos eran escasos, solamente el 10% de las hembras desovó. El cambio en la proporción sexual también podría deberse a una migración diferencial o mortalidad natural por sexo (El qendouci *et al.*, 2020).

Con relación al IGS estimado en este estudio, en *A. mitchilli* los machos tuvieron un IGS mayor que las hembras, y coincide con lo observado por Zastrow *et al.* (1991) en Chesapeake Bay, mientras que Bassista & Hartman (2005) encontraron valores similares para ambos sexos durante su temporada reproductiva. Sin embargo, no hay una explicación puntual a tal fenómeno, ya que, generalmente son las hembras las que presentan un IGS más alto, como se observó en *A. hepsetus* y en *A. lamprotaenia*.

El IGS tiende a ser más elevado en las hembras ya que la vitelogénesis y la formación de ovocitos son procesos muy complejos que requieren de la movilización de reservas energéticas hacia las gónadas, lo cual hace que incrementen en peso y tamaño (Parvez & Rashed-Un-Nabi, 2015). En este sentido, la hipótesis es que tanto el IGS, como el factor de condición se vean mermados cuando el IGS incrementa, ya que el IGS indica si las reservas energéticas en el hígado son afectadas por el proceso de vitelogénesis en las hembras, y el recrudescimiento testicular en los machos, puesto que esto implica la movilización de estas reservas hacia las gónadas (Medina *et al.*, 2019). El FC también se puede ver afectado ya que toda la energía que era utilizada para el crecimiento somático ahora está siendo invertida en la maduración reproductiva (Sampaio *et al.*, 2014).



Como se observa en los resultados, en *A. mitchilli* no se cumple tal hipótesis, ya que, si bien, los IGS e IHS tienen una ligera correlación inversa, el factor de condición incluso aumenta cuando el IGS también aumenta. Con *A. hepsetus* ambas hipótesis se cumplen ya que, a pesar de no haber una asociación inversa significativa entre ambos índices, el IHS sí presenta valores bajos en los meses de reproducción, y el factor de condición sufre un descenso considerable en los mismos meses. Finalmente, en *A. lamprotaenia* la hipótesis tampoco se cumple ya que no se observa ninguna relación, positiva o inversa entre el IGS y el IHS, ni con el factor de condición. La tendencia de estos índices en *A. mitchilli* y *A. lamprotaenia* sugiere que las reservas en el hígado no son intensamente requeridas durante el proceso reproductivo, probablemente porque continúan alimentándose durante el periodo de maduración, a diferencia de otras especies que dejan de hacerlo y sobreviven exclusivamente de sus reservas alimenticias (Sinovcic & Zorica, 2006; Parvez & Rashed-Un-Nabi, 2015).

Los periodos reproductivos de las tres especies están ligeramente segregados a lo largo del año, ya que, si bien, *A. mitchilli* y *A. hepsetus* tienen un evento en enero-marzo, para la primera el mes más importante es enero, mientras que para la segunda lo es marzo; además, de que *A. mitchilli* presenta otro evento más pequeño en junio-julio, mientras que *A. lamprotaenia*, de igual forma presenta dos periodos reproductivos, uno en agosto y otro en abril.

El comportamiento reproductivo de *A. mitchilli* de la laguna La Mancha, es similar a lo reportado en otros sitios a lo largo de su área de distribución. A pesar de que la temporada reproductiva de esta especie es prolongada y que desova prácticamente todo el año, se han identificado meses en donde la actividad reproductiva aumenta (Bassista & Hartman, 2005; Peebles *et al.*, 2007). Por ejemplo, en la laguna de Términos, Campeche, Flores-Coto *et al.* (1988) registraron la mayor intensidad de desove en los meses de mayo y agosto de 1981 y 1982, y la mayor cantidad de hembras reproductivamente maduras en mayo y septiembre de 1985 y 1986. Con base en este antecedente, se asume que de mayo a septiembre es la principal temporada reproductiva de *A. mitchilli* (Ayala-Pérez *et al.*, 1996-1997).

Con respecto a las mediciones de abundancia de huevos, haciendo un análisis latitudinal, en Hudson River, EUA, el desove de *A. mitchilli* inicia en junio y termina en septiembre, con un pico máximo en julio (Bassista & Hartman, 2005), por otro lado, en Great South Bay, la temporada de desove fue de mayo a agosto, de igual forma con una mayor



densidad en julio (Monteleone, 1992). Más al sur, en Chesapeake Bay, la mayoría de los estudios coinciden en la temporada de desove de esta especie, sin embargo, hay ligeras diferencias, por ejemplo, Olney (1983) y Zastrow *et al.* (1991) encontraron que la temporada reproductiva se extiende desde mayo hasta agosto, siendo este último donde se encontró la mayor concentración de huevos, mientras que North & Houde (2004) y Luo & Musick (1991) mencionan que la temporada reproductiva es un poco más extensa, iniciando en mayo y terminando en septiembre con la mayor actividad en julio, de igual manera que lo reconocen Rilling & Houde (1999) con la mayor densidad de huevos y larvas en junio y julio. En Beaufort Harbor, la temporada de desove coincide con la de Great South, durando de mayo a agosto con mayor desove en julio (Cable, 1930). En contraste, en Tampa Bay, la época reproductiva se adelanta, comenzando en abril y finalizando en julio (Springer & Woodburn, 1960), concentrándose la mayor cantidad de huevos en abril (Peebles, 2002). En Biscayne Bay, a pesar de que los huevos estuvieron presentes todo el año, la mayor abundancia fue en los meses de verano y primavera, mientras que la más baja fue en invierno (Houde & Lovdal, 1984), lo cual también fue reportado por Sánchez-Ramírez & Ocaña-Luna (2002) en la laguna de Pueblo Viejo, y por Díaz-Ávalos *et al.* (2003) en la laguna de Tamiahua, ambas en Veracruz. En la laguna de La Mancha, se observó que el primer pico de la temporada reproductiva coincide con lo encontrado por la mayoría de los autores anteriores, presentándose en junio-julio (verano), sin embargo, de manera opuesta, es en enero y febrero (invierno) en donde se presenta el otro pulso importante, lo cual podría deberse a que no existe gran diferencia en la temperatura entre estaciones en la laguna de La Mancha.

La época reproductiva de *A. hepsetus* se extiende todo el año, pero la mayor densidad de huevos y larvas se encontró entre abril y julio, como lo reportan Santos-Valencia *et al.* (1998) en Seybaplaya, Campeche. Esto coincide con el mayor número de huevos reportado en el mes de mayo en Tampa Bay (Springer & Woodburn, 1960), Beaufort Harbor (Hildebrand & Cable, 1930) y en Great South Bay, en EUA (Monteleone, 1992). En la laguna de Términos, el mayor pulso de abundancia de huevos se obtuvo en enero y uno menor en mayo (Flores-Coto *et al.*, 1988). Sin embargo, en el estuario Curuca en Brasil, la actividad reproductiva es continua, siendo julio y septiembre los más importantes (Giarrizzo & Krumme, 2009). En el norte del Golfo de México, específicamente en Alabama, EUA, se determinaron dos periodos de desove, el principal a finales de marzo y principios de abril y el segundo más pequeño en julio (Robinette, 1983). Los resultados aquí obtenidos para *A.*



hepsetus concuerdan solo con la información de la laguna de Términos, encontrándose solo un pulso reproductivo durante el invierno, de enero a marzo.

En cuanto al reclutamiento de *A. mitchilli* en la laguna de La Mancha ocurre principalmente en abril y julio, mientras que en Chesapeake Bay, EUA, se retrasa presentándose de julio a octubre (Zastrow *et al.*, 1991; Newberger & Houde, 1995). El de *A. hepsetus* observado en la laguna de La Mancha es de abril a mayo, pero en Seibaplaya, Santos-Valencia (1998) lo reporta de diciembre a febrero. Con base en lo anterior, se observa que en latitudes bajas el reclutamiento ocurre durante los primeros meses del año y que se va desfasando conforme va incrementando la latitud al norte.

A pesar de que en este caso no existieron diferencias nictímeras en el IGS de las especies, la mayor abundancia nocturna de las mismas se asocia principalmente a la actividad reproductiva ya que otros autores sí han detectado periodicidad nictímera de desove, la cual podría estar explicada por la sincronización reproductiva entre sexos, evasión de radiación solar, reducción de depredadores o disponibilidad de alimento (Luo & Musick 1991; Peebles, 2002; North & Houde, 2004).

Los engraulidos son peces de gran potencial reproductivo debido a que son especies de crecimiento rápido, ciclo de vida corto, alta tasa de mortalidad durante los primeros estadios vitales y que no presenta cuidados parentales (Newberger & Houde, 1995; Araújo *et al.*, 2008), por lo tanto, necesitan compensar esas particularidades produciendo una gran cantidad de huevos, lo que se traduce en una alta fecundidad, aumentando así la probabilidad de sobrevivencia (Alfaro-Martínez *et al.*, 2016). Sin embargo, calcular la fecundidad total de este y otros grupos de peces con reproducción parcial, es decir, que tienen varios desoves al año, es muy complicado (Holden & Raitt, 1975) porque es complicado establecer un grado de desarrollo gonádico (West, 1990) y por lo tanto la estimación depende del número de desoves por año y del número de huevos por desove (Hunter & Goldberg, 1980).

La fecundidad total en los engraulidos es indeterminada y solo es posible estimar la fecundidad por desove. Ésta puede variar dependiendo de la especie, la edad y la técnica utilizada, pero se sabe que incrementa acorde al tamaño y al peso corporal del pez (El qendouci *et al.*, 2020). Luo & Musick (1991) encontraron que en Chesapeake Bay la fecundidad por lotes de *A. mitchilli* varía mes con mes, que va de 429 a 893 ovocitos por lote y que desova cada 3 o 4 días durante los picos de su temporada reproductiva con lo



cual se estimó que el total de huevos desovados fue de 45,110. Asimismo encontraron una relación lineal con la longitud furcal del pez. En la misma zona de estudio, Zastrow (1991) encontró que la fecundidad de esta especie fue de 618 a 2026 ovocitos durante junio y julio, pudiendo desovar hasta 762 huevos por día durante estos meses y confirmaron que hubo relación significativa entre la fecundidad y la longitud furcal de las hembras. Por otro lado, en Hudson River, Bassista & Hartman (2005) reportaron una mayor fecundidad relativa para *A. mitchilli*, la cual varió de 1233 a 1508 huevos por hembra la cual puede desovar hasta 50 veces durante toda la temporada de desove. La fecundidad obtenida para esta especie en la laguna de La Mancha tuvo valores similares, incluso superando la mayor fecundidad encontrada por los autores anteriores, por lo tanto, la estimación puede considerarse confiable.

De *A. hepsetus*, Santos-Valencia (1998) encontró que su fecundidad varió de 603 a 5738 ovocitos maduros, cuya cantidad también dependió de la longitud del ejemplar. Esta relación entre la longitud del individuo y la fecundidad ha sido observada previamente en otras especies de engráulidos (Hunter & Goldberg, 1980; El qendouci *et al.*, 2020). Sin embargo, la fecundidad también está sujeta a factores externos como el área en la que se encuentre la población, temperatura, salinidad o la disponibilidad de alimento. Así, la iteroparidad en los engráulidos puede ser una medida para ajustar el esfuerzo reproductivo de acuerdo a factores que van a afectar la sobrevivencia inicial de las larvas, los cuales son muy cambiantes en ambientes tan heterogéneos como los estuarios (Peebles, 2002).

En cuanto a la influencia que ejercen las variables ambientales sobre la reproducción, la luz y la temperatura son los factores ambientales dominantes que conducen los ciclos reproductivos en peces ya que inducen el desarrollo gonádico, la duración e intensidad del desove y el tamaño de los ovocitos (Compaire *et al.* 2018). Incluso, se ha considerado que la salinidad también podría fungir como una de las variables importantes ya que puede restringir el desove de estas especies cuando su concentración decrece más allá de 10 unidades (Peebles, 2002; Sánchez-Ramírez & Ocaña-Luna, 2002; Díaz-Avalos *et al.*, 2003; North & Houde, 2004; Chesney, 2008). Esto se debe a que estas variables varían dependiendo del gradiente latitudinal y estas variaciones influyen significativamente en las características reproductivas de estas especies (Millan, 1999; Lapolla, 2001; Bassista & Hartman, 2005) debido a que estas condiciones también cambian a lo largo del gradiente latitudinal de su área de distribución. En el caso del sistema de La Mancha, la temperatura del agua fue importante para *A. lamprotaenia* y *A. hepsetus*, donde la primera tuvo mayor actividad reproductiva a mayor temperatura, mientras que la segunda



tuvo una preferencia por temperaturas relativamente más bajas. En cambio, la salinidad solamente fue relevante para *A. mitchilli*, cuyos picos reproductivos ocurrieron cuando la salinidad fue más baja y contrario a lo señalado previamente, la luz no resultó ser un factor importante. Cabe señalar que para *A. hepsetus*, no hay registros sobre los parámetros ambientales en los que se lleva a cabo la reproducción o dónde se colectó mayor cantidad de huevos o larvas más que a 18.6°C en La Gran Bahía y en 28 unidades de salinidad, en Tampa Bay (Monteleone, 1992; Peebles, 2002).

La disponibilidad de alimento es otro factor importante ya que la época reproductiva es la etapa con mayor demanda metabólica en la vida de los peces, ya sea que ocurra un solo evento o varios (Díaz-Avalos *et al.*, 2003; McBride *et al.*, 2015). En este caso, las tres especies tuvieron una asociación significativa con la concentración de clorofila *a* y *A. lamprotaenia* la tuvo también con la densidad de zooplancton. Por lo tanto, es posible considerar que los meses más importantes para su reproducción están en función de la disponibilidad de alimento tanto para los adultos, así como para las crías una vez que éstas eclosionen. Compaire *et al.* (2018) enfatizan que, en muchas especies de peces intermareales, el periodo de reproducción se relaciona con la disponibilidad estacional de recursos alimenticios y que la reproducción estacional es el resultado de presiones selectivas que favorecen las estrategias que maximizan la sobrevivencia de estadios tempranos y del proceso de reclutamiento.

5. 3 ALIMENTACIÓN

La mayoría de las especies de engráulidos se alimentan comúnmente de zooplancton el cual es un recurso vital principalmente para las larvas y juveniles (El qendouci *et al.*, 2020) e independientemente de los componentes específicos de su dieta, estas especies funcionan, en la mayoría de los casos, como control Top-Down de las poblaciones de plancton, ya que su presencia reduce significativamente la biomasa de este grupo (Mowitt *et al.*, 2006).

El análisis de los contenidos estomacales ha permitido conocer más detalladamente la dieta de algunas de estas especies. Particularmente en *A. mitchilli*, todos coinciden en que el principal componente de su dieta son los copépodos, pero dependiendo del sitio de estudio, del estadio vital en el que se encuentre y de la época del año, varía el espectro trófico que consume (Darnell, 1958; Ayala-Pérez *et al.*, 1996-1997). La diversidad



alimenticia en individuos juveniles es generalmente mayor que durante el estadio larvario y frecuentemente cuando hay un incremento en el tamaño, también aumenta la especificidad de presas que consumen (Scarf *et al.*, 2000; Nunn *et al.*, 2012).

Las larvas y juveniles se alimentan esencialmente de copépodos calanoides (*Acartia spp.* en su mayoría), ciclopódidos, rotíferos, tintínidos, diatomeas y larvas de moluscos (Houde & Lovdal, 1984; Ayala-Pérez *et al.*, 1996-1997). A como van creciendo y aumentando la talla, disminuyen la ingesta de estos grupos e incluyen otros grupos de presas más grandes, excepto los copépodos, que siguen siendo un componente muy importante en su dieta durante toda su vida (Darnell, 1958; Sheridan, 1978).

Diversos autores han reportado que, en *A. mitchilli*, cuando son adultos aumenta la diversidad de grupos consumidos. En primer lugar permanecen los copépodos calanoides seguidos de misidáceos, incluyendo también larvas zoea, larvas de moluscos (Bin-Din & Gunter, 1986), cladóceros, larvas de insectos (Sheridan, 1978), isópodos, ostrácodos, pelecípodos, harpacticoideos, larvas de poliquetos, anfípodos, eufásidos (Darnell, 1958; Jackson & Cowan, 2013), megalopas, braquiuros (DeLancey, 1989) y restos de peces (Springer & Woodburn, 1960; Carr & Adams, 1973), además, la materia orgánica sigue siendo un complemento dentro de su dieta en todos los casos. Sin embargo, en la laguna de La Mancha esta diferenciación significativa de dieta entre tallas no fue tan marcada.

En Biloxi Bay (Mississippi), los copépodos fueron la principal fuente de alimento de *A. mitchilli* por ser los más abundantes la mayoría del tiempo; sin embargo, cuando existió mayor disponibilidad de otros grupos, el consumo de copépodos disminuyó considerablemente (Bin-Din & Gunter, 1986). En Apalachicola Bay, de igual manera fueron los copépodos los dominantes en su dieta durante casi todo el año, pero en octubre, diciembre y febrero, su consumo fue muy bajo, sustituyéndolo por mayor cantidad de misidáceos (Sheridan, 1978). La diferenciación alimenticia de *A. mitchilli* no es solo a nivel estacional, sino también a nivel nictímero, ya que los resultados de Bin-Din & Gunter (1986) sugieren dos picos de alimentación a lo largo del día, el principal a las 8 horas, mientras que el siguiente a las 0 horas, por lo que concluyen que se alimentan principalmente en la mañana, de igual forma que en La Mancha, donde su mayor actividad alimenticia es diurna. Por otro lado, DeLancey (1989) encontraron que esta especie consume una menor cantidad de copépodos y larvas zoea durante la noche, incrementando el consumo de megalopas y que este comportamiento se invierte durante el día. Esta diferenciación nictímera de dieta



también fue observada en el presente estudio, disminuyendo el consumo de copépodos calanoides durante la noche y aumentando el de los gastrópodos.

Las condiciones ambientales también parecen afectar la dieta puesto que, en la bahía de Apalachicola, existió diferenciación en los tipos de alimento a nivel espacial dependiendo de la salinidad (Sheridan, 1978). En condiciones de viento, el contenido estomacal de los individuos estuvo compuesto en gran medida por detritus, además de que la ocupación estomacal decreció significativamente con la intensidad del viento (Jackson & Cowan, 2013). Así mismo, la cantidad de luz y la turbidez afectan de manera significativa la tasa de depredación de las larvas y la duración de las pausas entre un ataque y otro (Chesney, 2008). Sin embargo, en el presente estudio la salinidad y el estado de la boca de la laguna fueron las variables que tuvieron mayor influencia en el contenido estomacal de las tres especies, ya que al permanecer la boca del sistema lagunar abierta aumentó el ingreso de agua marina, por consiguiente aumento la salinidad y se registró la mayor diversidad de grupos tróficos.

Los copépodos también son la principal fuente de alimento para *A. hepsetus*, sin embargo, su dieta va cambiando dependiendo del estadio ontogénico en el que se encuentren (Carr & Adams, 1973; Modde & Ross, 1983; Luo, 1991). Los juveniles entre 2 y 4 cm consumen esencialmente copépodos calanoides y complementan su dieta con pequeños moluscos y otras larvas de invertebrados (Hildebrand & Cable, 1930; Carr & Adams, 1973; Motta *et al.*, 1995). Los adultos, además de copépodos, incluyen en su dieta misidáceos, isópodos, ostrácodos, carideos, pelecípodos, anélidos, moluscos, peces (Hildebrand & Cable, 1930; Springer & Woodburn, 1960), megalopas y zoeas de braquiuros y anfípodos (DeLancey, 1989). En La Mancha sí se reflejaron ligeras diferencias en su espectro alimenticio entre clases de talla, particularmente en el consumo de larvas de peces en ejemplares que superan los 80 mm de longitud patrón.

En la dieta de *A. hepsetus*, no se han reportado diferencias significativas entre meses como se observó en La Mancha, pero si hay registros que documentan diferencias nictímeras (Carr & Adams, 1973). La alimentación es principalmente en la mañana (10 horas), ingiriendo un número considerable de grupos alimenticios, así como una gran cantidad en volumen y por la noche consumen principalmente copépodos calanoides, mientras que durante el día incrementó la presencia de misidáceos en los contenidos estomacales. Sin embargo, DeLancey (1989) hace referencia a que la variedad de organismos consumidos por esta especie durante la noche es menor y que su consumo de



copépodos y zoeas de braquiuros es mayor durante el día ya que en la noche tienden a alimentarse de presas más grandes, esto probablemente debido a que no hay tanta visibilidad como en el día y, por lo tanto, se alimentan de presas que son más fáciles de visualizar (Macário *et al.*, 2021). Otro aspecto importante es que la dieta de esta especie es afectada por las condiciones ambientales, por ejemplo, que consume más braquiuros y larvas de cirripedios en hábitats lodosos en época de secas, mientras que consume más copépodos calanoides, harpacticoides y anfípodos en lluvias, ya que la presencia y abundancia de estos grupos es afectada por la salinidad, la temperatura, la clorofila *a* y la turbidez (Macário *et al.*, 2021). Tal comportamiento se comprueba en el presente estudio, ya que se encontró que organismos pequeños como los copépodos calanoides y las larvas zoea son más consumidos durante el día.

En cuanto a *A. lamprotaenia* su comportamiento alimenticio general es muy similar al de sus congéneres y al de otros engraulidos (Nunn *et al.*, 2012; Liao *et al.*, 2022) es decir, también se alimentó principalmente de copépodos, larvas de decápodos y larvas de peces y su dieta tiene variaciones estacionales, nictímeras y entre clases de talla.

Además de las cuestiones ambientales, el alimento es uno de los principales factores limitantes en ambientes acuáticos. Las poblaciones de muchas especies de zooplancton varían estacionalmente y también a lo largo del día en composición, abundancia y biomasa y esto influencia la composición de la dieta de los peces (Nunn *et al.*, 2012). Asimismo, los peces pueden alimentarse indiscriminadamente de las presas más abundantes en su hábitat o pueden ser selectivos y alimentarse de presas en específico dependiendo del tamaño de la presa (Carr & Adams, 1973; Scarf *et al.*, 2000).

Estas diferencias, además de ser visibles dentro de los contenidos estomacales de cada especie, también es posible observarlas de manera interespecífica. Por ejemplo, *A. lamprotaenia* es la especie que presentó una mayor diversidad alimenticia, lo cual podría deberse a que se alimenta principalmente durante la noche, lo que corresponde con que la mayor riqueza de grupos zooplanctónicos en esta laguna se registró precisamente durante la noche (Mecalco-Hernández & Castillo-Rivera, 2020), mientras que *A. mitchilli*, que se alimenta principalmente durante el día tuvo la menor diversidad alimenticia, y *A. hepsetus* que tuvo una diversidad intermedia, se alimenta por igual en el día que en la noche. Sin embargo, estas variaciones nictímeras en la composición de la dieta de las especies también pueden estar ligadas al cambio de uso de hábitat y evasión de depredadores por lo que su actividad trófica puede ser diurna, nocturna o crepuscular (Nunn *et al.*, 2012).



Por otro lado, aparte de las condiciones ambientales y la disponibilidad de alimento propiamente, hay otras características intrínsecas de los peces que también van a influir en su dieta como el tamaño corporal, el tamaño de la boca y otras características anatómicas y morfológicas (Winemiller, 1991; Motta *et al.*, 1995; Nunn *et al.*, 2012). El tamaño del pez impacta de manera importante en la utilización de presas, especialmente entre especies relacionadas (Modde & Ross, 1983). *A. mitchilli* es muy selectiva en términos de tamaño relativo de sus presas según Bin-Din & Gunter (1986), y si se considera que *A. hepsetus* y *A. lamprotaenia* alcanzan mayores tallas que *A. mitchilli*, entonces se podría esperar que, aunque consumen básicamente los mismos grupos, exista una diferenciación de dieta, por ejemplo, incluyendo un mayor porcentaje de un grupo que de otro, dependiendo del tamaño promedio que presentan los individuos representantes de ese grupo alimenticio lo cual resultó evidente en los resultados aquí obtenidos, donde es posible observar que cada especie tiene mayor o menor presencia de ciertos grupos, independientemente de sexo, talla o mes del año.

A pesar de que las tres especies presentan básicamente el mismo esquema de sistema digestivo, las ligeras diferencias que se encontraron son las que probablemente generan la diferencia en la dieta de las mismas. *A. mitchilli* presenta el mayor número de branquiespinas y la mayor longitud intestinal, lo que coincide con que es la que consume organismos pequeños como copépodos y larvas zoea en mayor porcentaje. Sin embargo, a pesar de que *A. lamprotaenia* es la especie de tamaño intermedio es la que tuvo el intestino más corto y menos branquiespinas, asimismo, es la que consumió grupos que las otras dos especies no, como los anomuros, o en muy bajas cantidades, como los carideos, pero nunca superando el tamaño de las presas consumidas por *A. hepsetus*, quien a pesar de que no tuvo un consumo específico de algún grupo trófico, sí fue la que consumió presas más grandes, particularmente larvas de peces.

Las tres especies de anchoas tienen un traslape de dieta importante, lo que puede ser indicador de competencia interespecífica, y con frecuencia es mayor en los estadios tempranos, donde las especializaciones morfológicas y de comportamiento aún no están bien desarrolladas, en contraste con estadios posteriores (Nunn *et al.*, 2012). Sin embargo, la presencia de ciertos grupos tróficos en los contenidos estomacales brinda información sobre las diferentes tácticas y hábitos alimenticios de las especies (Macário *et al.* 2021); por ejemplo, los isópodos, anfípodos, ostrácodos y harpacticoides refieren a hábitos bentónicos, mientras que la presencia de copépodos, larvas de decápodos o larvas de



peces indica hábitos planctónicos (Darnell, 1958). Es por ello, que se consideran que las anchoas presentan tres estrategias alimenticias: en primer lugar son planctófagas puesto que se alimentan del plancton que está suspendido en la columna de agua, esta es la estrategia más común; alimentadores de fondo, por la constante presencia de organismos bentónicos como los anteriormente mencionados y detritus, y finalmente, canibalismo, ya que se han encontrado sus larvas en contenidos estomacales de los adultos (Bin-Din & Gunter, 1986). Con base en lo anterior, aunque las tres especies manifiesten tanto hábitos bentónicos como planctónicos, *A. lamprotaenia* es la que adopta con más frecuencia hábitos bentónicos porque es la que cuenta con mayor presencia de grupos de fondo como isópodos, anomuros, anfípodos, etc. mientras que *A. mitchilli* y *A. hepsetus* explotan más los recursos que se encuentran suspendidos en la columna de agua, como los copépodos, larvas de decápodos y larvas de peces.

La utilización de las diferentes estrategias alimenticias cambia dependiendo de la época y disponibilidad de los grupos alimenticios a lo largo del año. Los grupos bentónicos suelen ser más abundantes en abril y mayo, y de manera estacional durante la primavera y el invierno (Darnell, 1958; Bin-Din & Gunter, 1986). La estrategia de canibalismo solo se presentó en ocasiones donde el resto de los grupos alimenticios que eran muy limitados, puesto que sus larvas era lo único que se encontraba dentro de los estómagos, tal comportamiento no fue observado en el presente estudio, lo cual podría indicar que el alimento no es un recurso limitante en el sistema.

Capítulo 6. CONCLUSIÓN

Las tres especies de anchoas abordadas en el presente estudio tienen varias similitudes en los tres aspectos analizados. Sus poblaciones en la laguna de La Mancha están representadas principalmente por individuos de un año de edad aproximadamente. A pesar de que las tres especies tienen crecimiento alométrico positivo, cada una tiene ligeras diferencias en cuanto a la velocidad de crecimiento coincidiendo el mayor promedio con las especies de mayor tamaño. Asimismo, la tasa de crecimiento está asociada principalmente a la temperatura ambiental y a la salinidad, además del estadio del ciclo de vida.

Sus poblaciones son dominadas por hembras la mayor parte del año, con una mayor proporción de machos cuando se acerca la época de desove. Las tres especies se reproducen principalmente en los meses de primavera y verano durante la noche, sin



embargo, existe una segregación reproductiva a lo largo del año, y sus patrones de desove y cantidad de huevos por puesta están en función de la temperatura y la salinidad.

En cuanto a alimentación, son especies zooplanctófagas que se alimentan principalmente larvas de peces e invertebrados, pero su espectro trófico varía durante las horas del día y a lo largo del año dependiendo de la disponibilidad y abundancia de las presas. La diversidad de grupos consumidos puede presentar una diferenciación intraespecífica con base en la talla del consumidor y en la talla de la presa. A pesar de que existe traslapamiento en la dieta de las tres especies, también existe una ligera diferenciación interespecífica a escala temporal dependiendo de la época de año y del momento del día; también existe una diferenciación por hábitos alimenticios, pudiendo presentar hábitos bentónicos o planctónicos, así pues, a pesar de que compiten por el recurso “zooplancton”, probablemente haya un reparto de recursos tróficos lo que disminuye la competencia y permite la coexistencia de las especies en el sistema.



Literatura citada

- Acosta, A. 2000. Estimation of growth and mortality of bay anchovy, *Anchoa mitchilli*, in Florida Bay, Florida USA. *Proceedings of the 51st Gulf Caribbean Fisheries Institute*: 204-214.
- Albieri, R. J., F. G. Araújo & W. Uehara. 2010. Differences in reproductive strategies between two co-occurring mullets *Mugil curema* Valenciennes 1836 and *Mugil liza* Valenciennes 1836 (Mugilidae) in a tropical bay. *Tropical Zoology* 23(1): 51-62.
- Aldonondo, N., U. Nerrea, 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.
- Alfaro-Martínez, S., D. Bustos-Montes, S. Salas-Castro, J. Gómez-León & M. Rueda. 2016. Fecundidad del jurel de aleta amarilla, *Caranx hipos* (Linnaeus) en el caribe colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras* 45(1): 123-134.
- Amador-Del Ángel, L. E., E. Guevara-Carrió, R. Brito & A. T. Wakida-Kusunoki. 2015. Length-weight relationships of fish species associated with the mangrove forest in the southwestern Terminos Lagoon, Campeche, Mexico. *Journal of Applied Ichthyology* 31: 228-230.
- Anteneh, W., A. Getahun & E. Dejen. 2017. Spawning aggregation and segregation of *Labeobarus* spp. (Pisces: Cyprinidae) in the Megech and Dirma River mouths, Lake Tana, Ethiopia. *Ecohydrology & Hydrobiology* 17(4): 297-305.
- Araújo, F. G., M. A. Silva, J. N. S. Santos & R. M. Vasconcelos. 2008. Habitat selection by anchovies (Clupeiformes: Engraulidae) in a tropical bay at Southeastern Brazil. *Neotropical Ichthyology* 6(4): 583-590.
- Arceo-Carranza, D. & M. E. Vega-Cendejas. 2009. Spatial and temporal characterization of fish assemblages in a tropical coastal system influenced by freshwater inputs: northwestern Yucatan peninsula. *Revista de Biología Tropical* 57(1-2): 89-103.



-
-
- Arceo-Carranza, D. & X. Chiappa-Carrara. 2015. Feeding ecology of juvenile marine fish in a shallow coastal lagoon of southeastern Mexico. *Latin American Journal of Aquatic Research* 43(4): 621-631.
- Ayala-Pérez, L. A., J. L. Rojas-Galaviz & O. A. Avilés-Alatriste. 1996-1997. Crecimiento, reproducción y dinámica poblacional de *Anchoa mitchilli* (Pisces: Engraulidae) en el Sistema Palizada-Del Este, Campeche, México. *Revista de Biología Tropical* 44(3)/45(1): 507-518.
- Bacha, M. & R. Amara. 2009. Spatial, temporal and ontogenetic variation in diet of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) on the Algerian coast (SW Mediterranean). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 85: 257-264.
- Bassista, T. P. & K. J. Hartman. 2005. Reproductive biology and egg mortality of bay anchovy, *Anchoa mitchilli* in the Hudson River estuary. *Environmental Biology of Fishes* 73: 49-59.
- Begon, M., J.L. Harper & C.R. Townsend. 1996. Ecology: individuals, populations and communities, 3th ed., Blackwell Science, Italia, 1068 pp.
- Bernal, A., M. P. Olivar, F. Maynou & M. L. Fernández de Puelles. 2015. Diet and feeding strategies of mesopelagic fishes in the western Mediterranean. *Progress in Oceanography* 135: 1-17.
- Beverton, R.J.H. & S.J. Holt. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. Fishery Investigations Series II, Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, 19:533 p.
- Bin-Din, Z. & G. Gunter. 1986. The food and feeding habits of the common bay anchovy *Anchoa mitchilli* (Valenciennes). *Pertanika* 9(1): 99-108.
- Bravo, E., N. Eslava & L. González. 2009. Crecimiento y mortalidad natural del pez *Haemulon aurolineatum* (Teleostei: Haemulidae) del suroeste de la isla Margarita, Venezuela. *Revista de Biología Tropical* 57(3): 699-706.
- Carr, W. & C.A. Adams. 1973. Food habits of juvenile marine fishes occupying seagrass beds in the estuarine zone near Crystal River, Florida. *Transactions of the American Fisheries Society* 102(3): 511-540.



-
- Cardoza-Martínez, G. F., J. L. Estrada-Rodríguez, F. Alonzo-Rojo, C. L. Mar-Tovar & F. Gelwick. 2011. Espectro trófico del bagre *Ictalurus punctatus* (Siluriformes: Ictaluridae), en la presa Lázaro Cárdenas, Indé, Dirango, México. *Hidrobiológica* 21(2): 210-216.
- Castillo-Rivera, M., G. Moreno & R. Iniestra. 1994. Spatial, seasonal and diel variation in abundance of the bay anchovy, *Anchoa mitchilli* (Teleostei: Engraulidae), in a tropical coastal lagoon on Mexico. *The Southwestern Naturalist* 39(3): 263-268.
- Chapman, M. G. & A. J. Underwood. 1999. Ecological patterns in multivariate assemblages: information and interpretation of negative values in ANOSIM tests. *Marine Ecology Progress Series* 180: 257-265.
- Chesney, E. J. 2008. Foraging behavior of bay anchovy larvae, *Anchoa mitchilli*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 362: 117-124.
- Cifuentes, R., J. González, G. Montoya, A. Jara, N. Ortiz, P. Piedra & E. Habit. 2012. Relación longitud-peso y factor de condición de los peces nativos del río San Pedro (cuenca del río Valdivia, Chile). *Gayana Especial*: 101-110.
- Clark, F. N. 1928. The weight-length relationship of the California sardine (*Sardina caerulea*) at San Pedro. Division of Fish and Game, Fish Bull, No. 12, 59pp.
- Compaire, J. C., P. Casademonts, C. Gómez-Cama & M. C. Soriguer. 2018. Reproduction and recruitment of sympatric fish species on an intertidal rocky shore. *Journal of Fish Biology* 92(2): 308-329.
- Contreras, J., C. Rodríguez-Valentino, M. Landaeta, G. Plaza, M. Castillo & M. Alvarado-Niño. 2017. Growth and mortality of larval anchoveta *Engraulis rigens*, in northern Chile during winter and their relationship with coastal hydrographic conditions. *Fisheries Oceanography* 26: 603-614.
- da Silva, J. C., R. L. Delariva & K. O. Bonato. 2012. Food-resource partitioning fish species from a first-order stream in northwestern, Paraná. Brazil. *Neotropical Ichthyology* 10(2): 389-399.
- Darnell, R.M. 1958. Food habits of fishes and larger invertebrates of lake Pontchartrain, Louisiana, an estuarine community. Intitute of Marine Science, Vol.5, 413 pp.



-
- DeLancey, L.B. 1989. Trophic relationship in the surf zone during the summer at Folly Beach, South Carolina. *Journal of Coastal Research* 5(3): 477-488.
- Díaz-Avalos, C., J. F. Barba-Torres & M. T. Gaspar-Dillanes. 2003. Variables ambientales y abundancia de huevos de *Anchoa mitchilli* (Pisces: Engraulidae) en la laguna de Tamiahua, México. *Revista de Biología Tropical* 51(2): 471-478.
- Díaz-Ruiz, S., A. Aguirre-León, E. Mendoza-Sánchez & A.L. Lara-Domínguez. Factores ambientales que influyen en la ictiofauna de la laguna La Mancha, sitio Ramsar, Golfo de México. *Revista de Biología Tropical* 66(1): 246-265.
- El-Etreby, S. G., A. I. Ahmed, M. A. Alwany & R. A. Ali. 2015. Reproductive biology of the Salema, fish *Sarpa salpa* (Osteichthyes: Sparidae) along the Eastern coast of Libya. *Egyptian Journal of Aquatic Biology and Fisheries* 19(1): 83-94.
- El qendouci, M., K. Amenzoui & A. Yahyaoui. 2020. Size at maturity, fecundity and spawning period of anchovy *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758) in the central área of the Moroccan Atlantic coast. *International Aquatic Research* 12: 171-181.
- Eschmeyer, W. & D. Fong. 2023. Catalog of Fishes. *California Academy of Sciences*. Recuperado el 07 de diciembre del 2023, a las 10:49 horas, de: <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/SpeciesByFamily.asp#Table2>
- Fives, J. M., S. M. Warlen & D. E. Hoss. 1986. Aging and Growth of larval bay anchovy *Anchoa mitchilli*, from the Newport River estuary, North Carolina. *Estuaries* 9(48): 362-367.
- Flores-Coto, C., A. Ocaña-Luna, A. Luna-Calvo & F. Zavala-García. 1988. Abundancia de algunas especies de anchoas en la laguna de Términos (México), estimada a través de la captura de huevos. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México* 15(1): 125-134.
- Franco, L. & K.M.B. Bashirullah. 1992. Alimentacion de la lisa (*Mugil cuerma*) el golfo de Cariaco-Estado Sucre, Venezuela. *Zootecnia tropical* 10(2): 219-238.
- Frederich, B., L. N. Michel, E. Zaedydt, R. L. Bolaya, T. Lavitra, E. Parmentier & G. Lepoint. 2017. Comparative feeding ecology of cardinalfishes (Apogonidae) at Toliara Reef, Madagascar. *Zoological Studies* 56(10): 1-14



-
- Frehse, F. A., M. O. Valduga, M. F. M. Correa, P. C. Pinheiro & J. R. S. Vitule. 2015. Feeding ecology and resource sharing patterns between *Stellifer rastifer* (Jordan, 1889) and *S. brasiliensis* (Schultz, 1945) (Perciformes: Sciaenidae) along the coasts of Paraná and Santa Catarina, Brazil. *Journal of Applied Ichthyology* 31(3): 479-486.
- 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. & D. Pauly. Editors. 2023. FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, versión (11/2023)
- Galli, O. & W. Norbis. 2016. Length-weight relationships and condition factor of two Sciaenid species *Micropogonias furnieri* and *Cynoscion guatucupa* from the Rio de la Plata and Uruguayan ocean coast, Southwestern Atlantic. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 51(2): 347-357.
- Gayanilo, F. C. Jr., F. Sparre & D. Pauly. 2005. FAO-ICLARM Stock Assessment Tools II (FiSAT II). Revised versión. User's guide. Rome, 180 pp.
- Gauthier, S. & G. A. Rose. 2002. Acoustic observation of diel vertical migration and shoaling behavior in Atlantic redfishes. *Journal of Fish Biology* 61: 1135-1153.
- Giarrizzo T. & U. Krumme. 2009. Temporal patterns in the occurrence of selected tropical fishes in mangrove creeks: implications for the fisheries management in north Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 52(3): 679-688.
- Giarrizzo, T., A. J. Silva de Jesus, E. C. Lameira, J. B. Araújo de Almeida, V. Isaac & U. Saint-Paul. 2006. Weight-length relationships for intertidal fish fauna in a mangrove estuary in Northern Brazil. *Journal of Applied Ichthyology* 22: 325-327.
- Griffiths, S. W., J. E. Orpwood, A. F. Ojanguren, J. D. Armstrong & A. E. Magurran. 2014. Sexual segregation in monomorphic minnows. *Animal Behaviour* 88: 7-12.
- Guo, Z., L. Jiashou, L. Sovan, L. Zhongjie, Z. Fengyue, T. Jianfeng, R. Britton & J. Cucherousset. 2017. Coexisting invasive gobies reveal no evidence for temporal and trophic niche differentiation in the sublittoral habitat of Lake Erhai, China. *Ecology of Freshwater Fish* 26: 42-52.
- Hagan, S. M. & K. W. Able. 2008. Diel variation in the pelagic fish assemblage in a temperate estuary. *Estuaries and Coasts* 31(1): 33-42.



-
-
- Hildebrand, S. F. & L. E. Cable. 1930. Development and life history of fourteen teleostean fishes at beaufort. *Bulletin of the Bureau of Fisheries* 46(1): 394-488.
- Holden, M. J. & D. F. Raitt. 1974. Manual de ciencia pesquera. Parte 2. Métodos para investigar los recursos y su aplicación. FAO Doc. Téc. Pesca, 115(1): 1-211.
- Houde, E. D. & J. A. Lovdal. 1984. Seasonality of occurrence, foods and food preferences of ichthyoplankton in Biscayne Bay, Florida. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 18: 403-419.
- Hunter, J.R. & S.R. Goldberg. 1980. Spawning incidence and batch fecundity in northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fishery Bulletin* 77(3): 641-652.
- Hureau, J. C. 1969. Biologie compare de quelques poissons antarctiques (Nothotheniidae). *Bulletin de l'Institut Océanographique Monaco* 68: 1-44.
- Hyslop E.J. 1980. Stomach contents analysis – a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*, 17: 411 – 429
- Jackson, J.B. & J.H. Cowan. 2013. The effects of front-associated wind events and resultant sediment resuspension on dietary habits and caloric intake of bay anchovy and age-0 atlantic croaker in mobile bay, Alabama. *Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management and Ecosystem Science* 5: 103-113.
- Jordan, R. C., A. M. Gospodarek, E. T. Schultz, R. K. Cowen & K. Lwiza. 2000. Spatial and Temporal Growth Rate Variation of Bay Anchovy (*Anchoa mitchilli*) Larvae in the mid Hudson River Estuary. *Estuaries* 23(5): 683–689.
- Juárez-Eusebio, A., J.L. Rojas-Galaviz, C. Mora-Pérez & D. Zárate-Lomelí. 2006. Los peces, En: Moreno-Casasola, P. (Ed.) *Entornos veracruzanos: La costa de La Mancha*, Instituto de Ecología A.C., pp. 327-340.
- Khan, S. & M. A. Khan. 2014. Importance of Age and Growth Studies in Fisheries Management. *Next Generation Sciences: Vision 2020 and Beyond* 1: 194-201.
- Kyritsi, S. & A. K. Kokkinakis. 2019. Length-weight relations and condition factor of roach *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) in Lake Volvi (Northern Greece). *Acta Adriatica* 60(1): 53-60.



-
- Lapolla, A. E. 2001. Bay anchovy *Anchoa mitchilli* in Narragansett bay, Rhode Island, I. Population structure, growth and mortality. *Marine Ecology Progress Series* 217: 93-102.
- Lara-Domínguez, A. L., F. Contreras-Espinosa, O. Castañeda-López, E. Barba-Macías & M. A. Pérez. 2011. Lagunas costeras y estuarios. Vol. II. *En: La Biodiversidad en Veracruz: Estudio de Estado*. CONABIO, Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A.C., pp. 297-313.
- Leak, J. C. & E. D. Houde. 1987. Cohort growth and survival of bay anchovy *Anchoa mitchilli* larvae in Biscayne Bay, Florida. *Marine Ecology Progress Series* 37: 109-122.
- Le Cren, E. D. 1951. The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*). *Journal of Animal Ecology* 20: 201-219.
- Liao, C., J. Yu, J. Wang, S.B. Correa, F. Xiong, D. Zhai, S. Ye & J. Liu. 2022. Trends and mechanisms behind the invasion of *Coilia brachygnathus* (Actinopterygii, Engraulidae) in one of the world's largest reservoirs. *Hydrobiologia* 849: 2919-2932.
- Luo, J. & J. A. Musick. 1991. Reproductive biology of the bay anchovy in Chesapeake Bay. *Transactions of the American Fisheries Society* 120: 701-710.
- Macário, B., M. Santos-Olímpio, N. Santos-Sales & A. L. Machado-Pessanha. 2021. The effect of habitat structure and the interactions between four juvenile fishes and zooplankton-prey in a tropical estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 261: 107528.
- Madureira, L., J. Castello, C. Prentice-Hernández, M. Queiroz, M. EspíritoSanto, W. Ruiz, P. Raggi-Abdallah, J. Hansen, M. Bertolotti, E. Manca, M. Yeannes, N. Avdalov & S. Fernández-Amorín. 2009. Current and potential alternative food uses of the Argentine anchoíta (*Engraulis anchoita*) in Argentina, Uruguay and Brazil. *In: Hasan, M. R. & M. Halwart. (Eds.). Fishes Feed Inputs for Aquaculture: Practices, Sustainability and Implications*, FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper, pp. 269–287.
- Mayank, P., R. K. Tyagi & A. C. Dwivedi. 2015. Studies on age, growth and age composition of commercially important fish species, *Cirrhinus mrigala* (Hamilton, 1822) from the



-
-
- tributary of the Ganga river, India. *European Journal of Experimental Biology* 5(2): 16-21.
- McBride, R. S., S. Somarakis, G. R. Fitzhugh, A. Albert, N. A. Yaragina, M. J. Wuenschel, A. Alonso-Fernández & G. Basilone. 2015. Energy acquisition and allocation to egg production in relation to fish reproductive strategies. *Fish and Fisheries* 16: 23-57.
- Mecalco-Hernández, A., M.A. Castillo-Rivera. 2020. Riqueza zooplanctónica en la boca de la laguna La Mancha, durante muestreos mensuales y nictímeros. *Hidrobiológica* 30(2): 143-153.
- Medina, M. Y. Espinoza & W. Reyes. 2019. Índices gonadosomático y hepatosomático en la relación con la maduración y muda del camarón *Cryphiops caementarius* del río Petivilca (Perú). *Revista de Investigaciones Veterinarias del Perú* 30(3): 1018-1029.
- Millán, M. 1999. Reproductive characteristics and condition status of anchovy *Engraulis encrasicolus* L. from the Bay of Cadiz (SW Spain). *Fisheries Research* 41: 73-86.
- Modde, T. & S.T. Ross. 1983. Trophic relationships of fishes occurring within a surf zone habitat in the northern Gulf of Mexico. *Northeast Gulf Science* 6(2): 109-120.
- Monteleone, D. M. 1992. Seasonality and abundance of ichthyoplankton in Great South Bay, New York. *Estuaries* 15(2): 230-238.
- Moreno-Casasola, P. (Ed.). 2006. Entornos veracruzanos: La costa de La Mancha. Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Veracruz, México, 576 pp.
- Morgado-Dueñas, G. & M. Castillo-Rivera. 2022. Diversity, seasonal and diel distribution patterns of anchovies (Osteichthyes) in a protected tropical lagoon in the Southwestern Gulf of Mexico. *Diversity* 14: 852. DOI: <https://doi.org/10.3390/d14100852>
- Motta, P.J., K.B. Clifton, P. Hernández & B.T. Eggold. 1995. Ecomorphological correlates in the species of subtropical seagrass fishes: diet and microhabitat utilization. *Environmental Biology of Fishes* 44: 37-60.
- Mowitt, W.P., E.D. Houde, D.C. Hinkle & A. Sandford. Growth of planktivorous bay anchovy *Anchoa mitchilli*, top-down control, and scale-dependence in estuarine mesocosms. *Marine Ecology Progress Series* 308: 255-269.



-
-
- Murua, H., G. Kraus, F. Saborido-Rey, P.R. Witthames, A. Thorsen & S. Juanquera. 2023. Procedures to estimate fecundity of marine fish species in relation to their reproductive strategy. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 33: 33-54.
- Newberger, T. A. & E. D. Houde. 1995. Population biology of bay anchovy *Anchoa mitchilli* in the mid Chesapeake Bay. *Marine Ecology Progress Series* 116: 25-37.
- Nikolsky, G. V. 1963. The Ecology of Fishes. Academic Press London, 369 pp.
- Nishikawa, T., Y. Nakamura, S. Okamoto & H. Ueda. 2020. Interannual decrease in condition factor of the western sand lance *Ammodytes japonicus* in Japan in the last decade: Evidence for food-limited decline of the catch. *Fisheries Oceanography* 29: 52-55.
- Nizinski, M. & T. Munroe. 2002. Order Clupeiformes: Engraulidae. In: *The Living Marine Resources of The Western Central Atlantic Volume 2 Bony fishes part 1 (Acipenseridae to Grammatidae)* 2 (1): 764-769.
- North, E.W. & E.D. Houde. 2004. Distribution and transport of bay anchovy (*Anchoa mitchilli*) eggs and larvae in Chesapeake Bay. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 60: 409-429.
- Nunn, A.D., L.H. Tewson & I.G. Cowx. 2012. The foraging ecology of larval and juvenile fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 22: 377-408.
- Ocaña-Luna, A., A. Luna-Calvo, F. Zavala-García & C. Flores-Coto. 1987. Distribución y abundancia de huevos de algunas especies de engráulidos (Pisces) en la laguna de Términos. *Biótica* 12(4): 275-290.
- Olney, J. E. 1983. Eggs and early larvae of the bay anchovy, *Anchoa mitchilli*, and the weakfish *Cynoscion regalis*, in lower Chesapeake Bay with notes on associated ichthyoplank. *Estuaries* 6(1): 20-35.
- Olopade, O. A., H. E. Dienne & C. C. Okonkwo. 2020. Biometric indices and condition factors of *Pomadasys jubelini* (Cuvier, 1830) from Obuama Creek, Nigeria. *Indonesian Journal of Marine Sciences* 25(2): 45-52.



-
- Park, J. M., T. F. Gaston & J. E. Williamson. 2017. Resource partitioning in gurnard species using trophic analyses: The importance of temporal resolution. *Fisheries Research* 186(1): 301-310.
- Parvez, M. S. & M. Rashed-Un-Nabi. 2015. Reproductive Biology of tapper tail anchovy *Coilia ramcarati* along the coast of Chittagong. *Suranaree Journal of Science and Technology* 22(4): 397-408.
- Peebles, E. B. 2002. Temporal resolution of biological and physical influences on bay anchovy *Anchoa mitchilli* egg abundance near a river-plume frontal zone. *Marine Ecology Progress Series* 237: 2257-269.
- Peebles, E.B., J.R. Hall & S.G. Tolley. 1996. Egg production by the bay anchovy *Anchoa mitchilli* in relation to adult and larval prey fields. *Marine Ecology Progress Series* 131: 61-73.
- Peebles, E.B., S. E. Burgahrt & D. J. Hollander. 2007. Causes of interestuarine variability in Bay Anchovy (*Anchoa mitchilli*) salinity at capture. *Estuaries and Coast* 30(6): 1060-1074.
- Pineda-Peralta, A., J. Ramos-Miranda, M. Casillo-Rivera & F. Arreguín-Sánchez. 2016. Cambios en la dieta de dos especies de mojarra (Gerreidae) en la Laguna de Términos, Campeche, México, *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 51(2): 385-394.
- Plounevez, S. & G. Champalbert. 1999. Feeding behavior and trophic environment of *Engraulis encrasicolus* (L.) in the Bay of Biscay. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 49: 177-191.
- Ramsar. 2020. The list of wetlands of international importance. Recuperado el 05 de marzo del 2020, a las 16:48 horas, de: <https://www.ramsar.org/es/acerca-de/humedales-de-importancia-internacional-los-sitios-ramsar>
- Ricker, W. E. 1958. Handbook of computations for biological statistics of fish populations. *Fisheries Research Board of Canada*, 301 pp.
- Rilling, G. C. & E. D. Houde. 1999. Regional and temporal variability in distribution and abundance of bay anchovy (*Anchoa mitchilli*) eggs, larvae, and adult biomass in the Chesapeake Bay. *Estuaries* 22(4): 1096-1109.



-
- Robinette. H. R. 1983. Species profiles: life histories and environmental requirements of coastal fishes and invertebrates (Gulf of Mexico) bay anchovy and striped anchovy. *U.S. Fish and Wildlife Service, Division of Biological Services, 15 pp.*
- Saber, M. A., A. M. Shaaban, A. A. El ganayny & H. M. Osman. 2020. Species composition, length-weight relationships and condition factor of comercial species grasped by trammel net and gill nets in the Gulf of Suez, Red Sea, Egypt. *Egyptian Journal of Aquatic Biology & Fisheries* 24(3): 145-156.
- Samsun, O., N. Samsun & A. Karamollaoglu. 2004. Age, growth, and mortality rates of the european anchovy (*Engraulis encrasicolus* L. 1758) off the Turkish Black Sea Coast. *Turkish Journal of Veterinary and Animal Sciences* 18: 901-910.
- Sampaio, A. C., D. Shimada, D. Man & L. Neves. 2014. Reproductive biology of *Cetengraulis edentulus* (Cuvier, 1829), the major fishsery resourse in Guanabara Bay, Brazil. *Neotropical Ichthyology* 12(4): 819-826
- Sánchez-Ramírez, M. & A. Ocaña-Luna. 2002. Temporal variability in the abundance in the bay anchovy *Anchoa mitchilli* (Valenciennes, 1848) eggs and spawning biomass in Pueblo Viejo Lagoon, Veracruz, Mexico. *Hidrobiológica* 12(2): 157-162.
- Santos, J. N. S., F. G. Araújo, M. A. Silva & R. M. Vasconcellos. 2007. Sex ratio and sexual dimorphism of the anchovy *Anchoa janauria* (Acinopterygii, Engraulidae) in a tropical bay in south-eastern Brazil. *Journal of Fish Biology* 71: 877-888.
- Santos-Valencia, J., M. C. Ré-Regis, M. E. González & M. Seca-Escalant. 1998. Características de la reproducción de *Anchoa hepsetus* (Linnaeus, 1758, Pisces: Engraulidae) en Seybaplaya, Campeche, México. *Gulf and Caribbean Fisheries Institute* 50: 969-990.
- Scarf, F., F. Juanes & R. Rountree. 2000. Predator size-prey size relationships of marine fish predators: interespecific variation and effects of ontogeny and body size on Trophic-niche breadth. *Marine Ecology Progress Series* 208: 229-248.
- Severo-Neto, F., F. B. Teresa & O. Froehlich. 2015. Ecomorphology and diet reflect the spatial segregation between two Siluriformes species inhabiting a stream of the Bodoquena Plateau, in Central Brazil. *Inheringia, Serie Zoologica* 105(1): 62-68.



-
- Sheridan, P.F. 1978. Food Habits of the bay anchovy, *Anchoa mitchilli*, in Alpachicola Bay, Florida. *Northeast Gulf Science* 2(2): 126-132.
- Sinovicic, 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: 439-448.
- Spies, B. T. & M. A. Steele. 2016. Effects of temperature and latitude on larval traits of two estuarine fishes in differing estuary types. *Marine Ecology Progress Series* 54(4): 243-255.
- Springer, V. G. & K. D. Woodburn. 1960. An ecological study of the fishes of the Tampa bay area. Florida State Board of Conservation Marine laboratory, Florida, 1-110 pp.
- Suzuki, K. W., Y. Kanematsu, K. Nakayama & M. Tanaka. 2014. Microdistribution and feeding dynamics of *Coilia nasus* (Engraulidae) larvae and juveniles in relation to the estuarine turbidity maximum of the macrotidal Chikugo River estuary, Ariake Sea, Japan. *Fisheries Oceanography* 23(2): 157-171.
- Takasuka, A. & I. Aoki. 2006. Environmental determinants of growth rates for larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in different waters. *Fisheries Oceanography* 15(2): 139-149.
- Tesch, F. W. 1968. Age and growth. In: *Methods for assessment of fish production in fresh waters*. W. E. Ricker (Ed). Blackwell Scientific Publication, Oxford, pp. 93-123.
- Vega-Cendejas, M. E., M. H. Santillana & D. Arceo. 2012. Length-Weight relationships for selected fish species from a coastal lagoon influenced by freshwater sepes: Yucatan peninsula, Mexico. *Journal of Applied Ichthyology* 28: 140-142.
- Velip, D. T. & C. U. Rivonker. 2018. Population structure and reproductive biology of selected sciaenid species along the fishing grounds of Goa, west coast of India. *Current Science* 115(1): 146-152.
- Verdiell-Cubedo, D., F. J. Oliva-Paterna, A. Ruiz-Navarro & M. Torralva. 2013. Assessing the nursery role for marine fish species in a hypersaline coastal lagoon (Mar Menor, Mediterranean Sea). *Marine Biology Research* 9(8): 739-748.



-
- von Bertalanffy, L. 1938. A quantitative theory of organic growth. *Human Biology*, 10(2): 181–213.
- Wang, S. & E. D. Houde. 1995. Distribution, relative abundance, biomass and production of bay anchovy *Anchoa mitchilli* in the Chesapeake Bay. *Marine Ecology Progress Series* 121: 27-38.
- West, G. 1990. Methods of Assessing Ovarian Development in Fishes: a Review. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 41: 199-222.
- Winemiller, K.O. 1991. Ecomorphological diversification in lowland freshwater fish assemblages from five biotic regions. *Ecological Monographs* 64(4): 343-365.
- Whitehead, P. J. P., G. Nelson & T. Wongratana. 1988. FAO species catalogue. Vol. 7. Clupeoid fishes of the world (Suborder Clupeoidei). An annotated and illustrated catalogue of the herrings, sardines, pilchards, sprats, anchovies and wolf-herrings. Part 2. *Engraulidae*. *FAO Fish. Synop.* (125) 7(2): 305-579.
- Yamamoto, K., M. Saito & Y. Yamashita. 2018. Relationships between the daily growth ratio of Japanese anchovy *Engraulis japonicus* larvae environmental factors in Osaka Bay, Seto Inland Sea, Japan. *Fisheries Science* 84: 373-383.
- Zastrow, C. E., E. D. Houde & L. G. Morin. 1991. Spawnin, 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.
- Zhang, H., G. Wu, P. Xie, J. Xu & Q. Zhou. 2013. Role of body size and temporal hydrology in the dietary shifts of shortjaw tapertail anchovy *Coilia brachygnathus* (Actinopterygii, Engraulidae) in a large floodplain lake. *Hydrobiology* 703: 247-256.



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

ACTA DE DISERTACIÓN PÚBLICA

No 00151

Matrícula: 2193803880

ECOLOGÍA DEL DESARROLLO,
REPRODUCCIÓN Y ALIMENTACIÓN
DE ANCHOAS (OSTEICHTHYES:
ENGRAULIDAE) EN UN SISTEMA
ESTUARINO TROPICAL PROTEGIDO.

En la Ciudad de México, se presentaron a las 17:00 horas del día 4 del mes de octubre del año 2024 en la Unidad Iztapalapa de la Universidad Autónoma Metropolitana, los suscritos miembros del jurado:

DR. MANUEL ARNOLDO CASTILLO RIVERA
DRA. MARINA SANCHEZ RAMIREZ
DR. LUIS AMADO AYALA PEREZ
DRA. ALFONSINA EUGENIA ROMO CUIEL
DR. ABRAHAM KOBELKOWSKY DIAZ




GUADALUPE MORGADO DUEÑAS
ALUMNA

Bajo la Presidencia del primero y con carácter de Secretario el último, se reunieron a la presentación de la Disertación Pública cuya denominación aparece al margen, para la obtención del grado de:

DOCTORA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

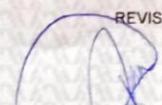
DE: GUADALUPE MORGADO DUEÑAS

y de acuerdo con el artículo 78 fracción IV del Reglamento de Estudios Superiores de la Universidad Autónoma Metropolitana, los miembros del jurado resolvieron:

Aprobar

Acto continuo, el presidente del jurado comunicó a la interesada el resultado de la evaluación y, en caso aprobatorio, le fue tomada la protesta.

REVISÓ



MTRA. ROSALÍA SERRANO DE LA PAZ
DIRECTORA DE SISTEMAS ESCOLARES

DIRECTOR DE LA DIVISIÓN DE CBS



DR. JOSÉ LUIS GÓMEZ OLIVARES

PRESIDENTE



DR. MANUEL ARNOLDO CASTILLO RIVERA

VOCAL



DRA. MARINA SANCHEZ RAMIREZ

VOCAL



DR. LUIS AMADO AYALA PEREZ

VOCAL



DRA. ALFONSINA EUGENIA ROMO CUIEL

SECRETARIO



DR. ABRAHAM KOBELKOWSKY DIAZ