

Estrategia de vida de *Atherina boyeri* Risso, 1810 (Pisces, Atherinidae) en la laguna costera de Mar Menor (sureste de la península Ibérica)

A. Andreu-Soler¹, F. J. Oliva-Paterna¹, C. Fernández-Delgado² y M. Torralva¹

¹ Departamento de Zoología y Antropología Física. Universidad de Murcia. Campus de Espinardo, s/n. E-30100 Murcia, España. Correos electrónicos: asun@um.es; fjoliva@um.es; torralva@um.es

² Departamento de Biología Animal. Universidad de Córdoba. Campus Universitario de Rabanales, s/n. E-14071 Córdoba, España. Correo electrónico: balfedec@uco.es

Recibido en octubre de 2002. Aceptado en abril de 2003.

RESUMEN

Se presentan los primeros resultados sobre las características biológicas de *Atherina boyeri* Risso, 1810 en la laguna costera de Mar Menor (37° 38' N, 0° 42' O). Entre noviembre de 1997 y septiembre de 1998 fueron examinados 4241 ejemplares procedentes de muestras obtenidas de capturas comerciales. Las longitudes máximas observadas fueron 94 mm de longitud furcal (L_F) en las hembras y 87 mm L_F en los machos. La determinación de la edad, basada en la lectura de escamas y contrastada mediante los análisis de las distribuciones de frecuencias de tallas, puso de manifiesto que la población está estructurada en cuatro clases de edad (máximo 3+). Las hembras fueron significativamente mayores que los machos en todas las clases de edad. Ambos sexos alcanzan aproximadamente el 56,2 % de su longitud furcal máxima en su primer año de vida, tras el cual la tasa de crecimiento anual decrece rápidamente, probablemente porque la mayor parte de la energía es destinada a la reproducción. Los coeficientes de crecimiento de Von Bertalanffy para todos los individuos fueron $L_\infty = 83,56$ mm, $k = 0,86$ años⁻¹ y $t_0 = -0,13$ años. La condición somática fue similar en ambos sexos, con un mínimo en junio y máximos en abril y noviembre. En cuanto al ciclo hepático, machos y hembras mostraron un máximo en abril. La proporción de sexos resultó significativamente favorable a las hembras (0,87:1). El periodo reproductor de la especie es dilatado (de marzo a julio), con máximos en abril-mayo.

Palabras clave: Edad, crecimiento, relación longitud-peso, condición somática, ciclo hepático, proporción de sexos, madurez, ciclo gonadal, *Atherina boyeri*, Mar Menor.

ABSTRACT

Life strategy of *Atherina boyeri* Risso, 1810 (Pisces, Atherinidae) in the Mar Menor coastal lagoon (southeastern Iberian Peninsula)

The present study features the first findings on the biological traits of *Atherina boyeri* Risso, 1810 in the Mar Menor coastal lagoon (37° 38' N, 0° 42' W). A total of 4241 specimens were studied using samples taken from commercial catches obtained between November 1997 and September 1998. The maximum lengths were 94 mm fork length (L_F) in females and 87 mm L_F in males. Age determination based on scale readings and validated by length frequency analyses showed a 3-year life cycle. Females were significantly longer than males in each of the age classes. Both sexes attained approximately 56.2 % of their maximum fork length in their immature first year, after which the annual growth rate dropped quickly, probably because their energy was diverted to reproduction. The Von Bertalanffy growth parameters for all individuals were: $L_\infty = 83.56$ mm, $k = 0.86$ year⁻¹, and $t_0 = -0.13$ year. Somatic condition was similar for both sexes, with a minimum in June and two maxima in April and November. The hepatic cycle peaked for both males and females in April. The overall sex ratio was 0.87:1 in favour of females. The reproductive period of the species is protracted (March to July), with maxima in April-May.

Keywords: Age, growth, length-weight relationship, somatic condition, hepatic cycle, sex-ratio, maturity, gonadal cycle, *Atherina boyeri*, Mar Menor.

INTRODUCCIÓN

Atherina boyeri Risso, 1810 es una especie íctica de pequeño tamaño perteneciente a la familia Atherinidae. Se caracteriza por ser muy eurihalina, y habita principalmente en aguas próximas a la costa y estuáricas, incluyendo lagunas costeras, marismas y, más raramente, aguas continentales; se adapta a un amplio rango de salinidades, desde condiciones dulces a hipersalinas (máximo registrado: 110) (Henderson y Bamber, 1987). Presenta un amplio rango de distribución, encontrándose en toda la cuenca mediterránea y mares adyacentes, así como en la costa atlántica europea (Quignard y Pras, 1986). Tal amplitud de distribución está relacionada con la gran plasticidad fenotípica que posee la especie en relación con la adaptación a una alta variabilidad de características ambientales. En la actualidad se dispone de una abundante producción bibliográfica sobre la taxonomía y la variabilidad morfológica de *A. boyeri* (por ej.: Marfin, 1982; Henderson y Bamber, 1987; Creech, 1991; Focant, Rosecchi y Crivelli, 1999); sin embargo, en otros aspectos, como la biología y la ecología de la especie, la falta de información, especialmente respecto a la península Ibérica, es notable (Fernández-Delgado y Hernando Casal, 1982; Sostoa, 1983; Fernández-Delgado *et al.*, 1988).

Esta escasez de estudios contrasta con el elevado interés pesquero que la especie depierta en todo el litoral mediterráneo y con la importancia que manifiesta como presa preferencial en el régimen alimenticio de especies como *Dicentrarchus labrax* (L., 1758), *Dicentrarchus punctatus* (Bloch, 1792) y *Sparus aurata* L., 1758 (Drake y Arias, 1989) en la cadena trófica de ambientes litorales (Arias y Drake, 1990). En relación con su importancia pesquera, en la laguna costera de Mar Menor (sureste de la península Ibérica) las capturas de *A. boyeri* se han triplicado en un periodo de tres años (1998-2000) y ha pasado a ser una de las especies comerciales de mayor interés en la zona. El efecto que la actividad extractiva debe estar ejerciendo sobre las fases vitales de la especie en la laguna (Vizcaíno, 1997) aumenta la importancia de este estudio, ya que se aportan los primeros datos sobre la biología de la especie en Mar Menor. El objetivo del trabajo fue determinar, durante un ciclo anual, la estrategia de crecimiento, la condición somática y la reproducción de la población de *A. boyeri* que es ex-

plotada de forma intensiva en la laguna. Los resultados obtenidos deben ser convenientemente utilizados para lograr una gestión autosostenible de la especie.

ÁREA DE ESTUDIO

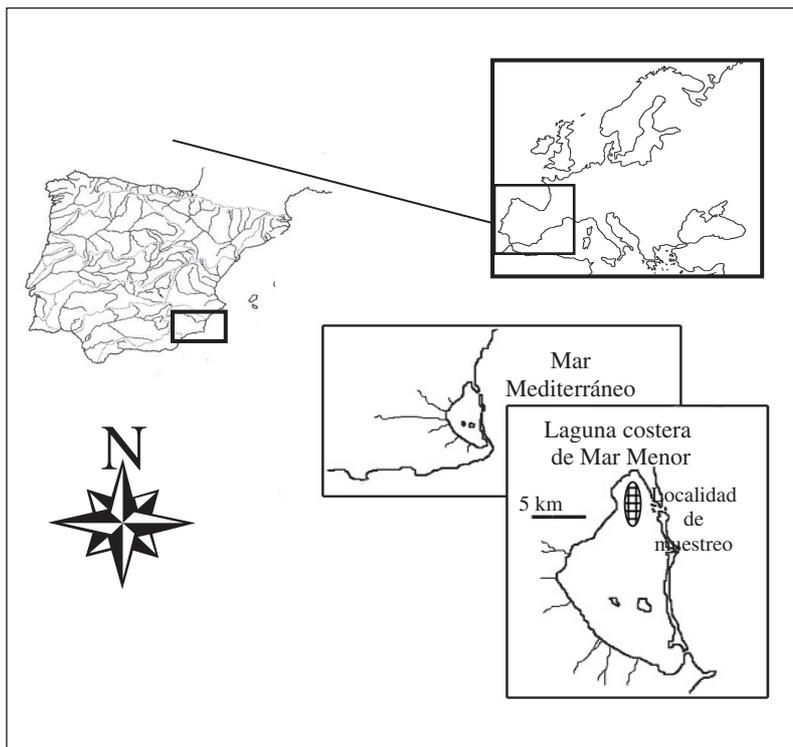
La laguna costera de Mar Menor (Región de Murcia) (figura 1) y los humedales adyacentes a su periferia conforman una de las zonas húmedas litorales de la península Ibérica de mayor importancia internacional (Ramsar Convention, 1996). Sus características climatológicas (elevadas temperaturas medias anuales, escasez de precipitaciones, alta insolación e intensa evaporación) y ecológicas (pocas salidas al Mediterráneo, escasos aportes hídricos continentales, etc.), le confieren una elevada salinidad y acusados contrastes térmicos en sus aguas entre invierno y verano (Pérez-Ruzafa *et al.*, 1987). Todo esto hace que su flora y su fauna sean muy particulares, dotándola de un elevado interés científico.

El área de procedencia de los ejemplares examinados en este estudio está situada en la cubeta norte de la laguna (figura 1). Esta zona está caracterizada por un oleaje moderado, un sustrato con un porcentaje elevado de arenas, tanto finas (30,46 %) como gruesas (32,09 %) (González, 1997), y una salinidad en torno a 44. La flora sumergida de esta zona está constituida, básicamente, por pequeñas manchas de la fanerógama *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson, 1869, alternadas con pequeñas manchas de praderas mixtas de *Cymodocea* y *Caulerpa* situadas principalmente en los fondos limosos.

MATERIAL Y MÉTODOS

En el periodo comprendido entre noviembre de 1997 y septiembre de 1998 se llevó a cabo un total de 33 muestreos, 10 de ellos realizados durante la temporada de pesca (1 de octubre - 31 de marzo) con periodicidad quincenal, y los 23 restantes efectuados durante la época de veda (1 de abril - 30 de septiembre) con frecuencia semanal. Para la realización de los muestreos en la época de veda se contó con un permiso especial de pesca científica concedido por la Dirección General de Producción Agraria y de la Pesca de la Consejería de

Figura 1. Localización de la laguna costera de Mar Menor y de la localidad de muestreo del presente estudio.



Agricultura, Agua y Medio Ambiente de la Comunidad Autónoma de Murcia. Los ejemplares procedentes de las capturas comerciales se obtuvieron en la lonja de Lo Pagán inmediatamente después del desembarco de la flota pesquera. Las capturas se llevaron a cabo con el arte de chirretera, que es un tipo especial de paranza con luz de malla de 11 mm. Este arte consta de una red sencilla llamada travesía y otra red con forma de gancho doble o caracol denominada moruna (ambas de 100 m de longitud). Ésta última, en su zona media, comunica con un cajón denominado paranza, al que van a parar los peces.

Se examinaron en total 4 241 ejemplares (n_T), de los que se tomó, de forma individualizada, la longitud furcal ($L_F \pm 0,1$ mm), la longitud estándar ($L_S \pm 0,1$ mm) y el peso húmedo total ($P_T \pm 0,1$ g); se determinó el sexo y se obtuvieron escamas. En 1 936 de esos individuos (n_D) se tomó además el peso húmedo eviscerado o peso somático ($P_E \pm 0,1$ g), el peso gonadal ($P_G \pm 0,0001$ g) y el peso hepático ($P_H \pm 0,0001$ g).

La determinación de la edad y el análisis del crecimiento se abordaron mediante el estudio de las escamas y de las distribuciones de frecuencias de talla como método de contraste. De cada individuo se extrajo una muestra de 8 a 10 escamas del flanco izquierdo, por encima de la aleta pectoral, entre

el extremo final de ésta y el origen de la primera dorsal, que fueron limpiadas con NaOH (8%) y montadas entre dos portaobjetos. Para su estudio se utilizó un lector de microfilms Canon® con lente de 22 mm. Las clases de edad se determinaron según el criterio de Bagenal (1978), no contabilizándose como *annuli* las marcas que no estuvieran totalmente formadas en el momento de la captura. Dado que muchos ejemplares presentaron las escamas en mal estado (bordes rotos, malformaciones en su estructura...), el total de especímenes de los que se obtuvo una lectura positiva de las mismas fue 1 117 (n_E). Las distribuciones de frecuencias por tallas fueron analizadas para los muestreos agrupados mensual y estacionalmente (sexos por separado), a fin de reducir el efecto que el crecimiento a lo largo del año pudiera estar ejerciendo sobre ellas (Rosenberg y Beddington, 1988). Para atribuir edades específicas a cada una de las modas, así como relacionar en el tiempo los valores modales en el estudio de progresión modal (MPA), se aplicó el método Bhattacharya (1967) mediante la utilización del programa informático FiSAT (Fish Stock Assessments Tools) (Gayaniolo, Sparre y Pauly, 1996).

El estudio de las tasas de crecimiento se afrontó a partir del MPA de las distribuciones de frecuencias de tallas (longitud furcal, L_F), de machos y hembras

por separado, en el total n_E de individuos con lectura de escamas válida. De acuerdo con Pauly (1983), la repetición de la serie de las distribuciones de frecuencias agrupadas temporalmente proporciona una mejor visualización de la progresión y permite extrapolar el seguimiento de las cohortes con la suposición de que la población presentará el mismo patrón de crecimiento en años sucesivos.

Para el cálculo de las tasas instantáneas de crecimiento se utilizó el índice específico de crecimiento (en gramos), cuyas fórmulas en términos de longitud y de peso son, respectivamente (Wootton, 1998)

$$g_L = (\log_e L_{F2} - \log_e L_{F1}) / (t_2 - t_1)$$

$$g_P = (\log_e P_{E2} - \log_e P_{E1}) / (t_2 - t_1)$$

donde L_{F2} y P_{E2} son la longitud furcal y el peso eviscerado final respectivamente, L_{F1} y P_{E1} son la longitud furcal y el peso eviscerado inicial respectivamente y t es el intervalo de tiempo. Este índice es expresado con frecuencia en porcentaje por unidad de tiempo. La significación de las tasas de crecimiento obtenidas se analizó mediante el test t de Student para muestras independientes ($P < 0,05$) (Sokal y Rohlf, 1981).

Para la obtención de los coeficientes de la ecuación de crecimiento de Von Bertalanffy se utilizó, tanto para cada uno de los sexos por separado como para la totalidad de los individuos, el método de Ford-Walford (Walford, 1946). La expresión de la curva de crecimiento es (Beverton y Holt, 1957)

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

donde L_t es la longitud del pez a la edad t , L_∞ es la longitud asintótica que corresponde al instante t_∞ , k es el coeficiente de crecimiento y t_0 es la edad hipotética en la que el pez tiene la longitud cero.

La relación entre la longitud (L_F , L_S) y el peso (P_T , P_E) se calculó para la totalidad de los ejemplares capturados y para machos y hembras sexualmente maduros por separado, según la siguiente expresión (Wootton, 1998)

$$P = a L^b$$

donde a y b son constantes estimadas por análisis de regresión.

La existencia de posibles diferencias significativas en dicha relación se comprobó mediante análisis

de covarianzas (ancova, $P < 0,05$) (Sokal y Rohlf, 1981). Por otro lado, la existencia o no de diferencias significativas entre el exponente b y el valor 3 de éste, en caso de crecimiento isométrico, se comprobó mediante el test t de Student para una sola muestra ($P < 0,05$).

El estudio de la condición somática se realizó mediante el análisis de los valores residuales estandarizados (K_R) de la relación L_S - P_E . Con este análisis queda minimizado el efecto que la variación de la longitud de los ejemplares en cada uno de los muestreos puede provocar sobre los índices que incorporan dicha variable (Marshall, Jakob y Uetz, 1999; Sutton, Bult y Haedrich, 2000). El análisis de los residuos en la secuencia temporal requiere que la pendiente de la relación L_S - P_E sea homogénea, para lo que fue aplicado un ancova ($P < 0,05$). En este análisis, cuando los datos varían entre 0 y 1, un procedimiento recomendable es la transformación logarítmica y la multiplicación de las variables por potencias de diez (García-Berthou y Moreno-Amich, 1993).

El ciclo hepático se estudió mediante el análisis temporal de los valores residuales estandarizados (IHS_R) obtenidos de la relación L_S - P_H . El análisis de los residuos en la secuencia temporal fue realizado empleando el mismo procedimiento que el expuesto para la condición somática.

La proporción de sexos se expresa como el cociente entre el número de machos y el número de hembras (*sex-ratio*). Esta razón se calculó para el total n_T de los ejemplares examinados, evaluando las posibles diferencias respecto a la relación 1:1 mediante la prueba χ^2 ($P < 0,05$) (Sokal y Rohlf, 1981). Del mismo modo, se realizó un estudio más detallado de esta proporción en función de la época de captura y la edad de los ejemplares.

La longitud de primera madurez se determinó mediante la relación observada entre el desarrollo gonadal y L_F en los ejemplares machos y hembras. Esta relación fue comprobada por observación directa de las gónadas y, en el caso concreto de los ovarios, se comprobó la existencia de huevos maduros o huevos en estado de maduración.

El estudio del desarrollo gonadal se realizó mediante el análisis de los valores residuales estandarizados (IGS_R) obtenidos de la relación L_S - P_G . El análisis de los residuos en la secuencia temporal se efectuó siguiendo el mismo procedimiento que se ha explicado para la condición somática y el ciclo hepático.

RESULTADOS

Edad y tasas de crecimiento

El número de ejemplares válidos para la determinación de las clases de edad mediante la lectura de escamas fue de 1 117 (57,7 % de n_D). Este método mostró una estructura de tres clases de edad (1+, 2+ y 3+) para ambos sexos (tabla I).

Debido a la selectividad de muestreo, no se capturaron ejemplares 0+, cumpliendo los individuos de menor tamaño una edad mínima 1+ (39 mm L_F en machos y 43 mm L_F en hembras). Los ejemplares de mayor talla capturados alcanzaron 87 mm L_F y 94 mm L_F para machos y hembras respectivamente y eran de la clase de edad 3+. Las hembras mostraron una longitud mayor que los machos en el total de ejemplares y en cada una de las clases de edad por separado (tabla II).

Mediante el análisis de las distribuciones de frecuencias de tallas resultó prácticamente imposible la diferenciación de las modas correspondientes a las clases de edad 2+ y 3+ debido al alto grado de superposición que presentaron (índice de separación: $I_S < 1$, $P > 0,05$). De hecho, mediante el análisis estadístico de las distribuciones polimodales, se encontró solo una separación significativa ($I_S \geq 2$, $P < 0,05$) de dos modas (cohortes).

Para comprobar la similitud entre las distribuciones de frecuencias de tallas presentadas con el total n_D de ejemplares procesados y el total n_E de ejemplares válidos en la lectura de escamas, se aplicó un test χ^2 con la hipótesis nula de ausencia de variación en las proporciones de cada clase de talla, no encontrándose diferencias significativas en ningún caso (total de ejemplares: $\chi^2 = 376,9$, 1 115 g. l., $P > 0,05$; total de machos: $\chi^2 = 141,5$, 517 g. l., $P > 0,05$; total de hembras: $\chi^2 = 245,7$, 597 g. l., $P > 0,05$).

Tabla I. Clave talla-edad para todos los ejemplares, los machos y las hembras de *A. boyeri* en la laguna costera de Mar Menor. (L_F): longitud furcal; (n): número de ejemplares; (L_{Fm}): L_F media; (Ds): desviación estándar.

Talla L_F (mm)	Total			Machos			Hembras		
	1+	2+	3+	1+	2+	3+	1+	2+	3+
40	2			2			0		
42	4			4			0		
44	19			17			2		
46	38			32			6		
48	50			37			13		
50	60			37			23		
52	94			54			40		
54	93			42			51		
56	69			40			29		
58	58			28			30		
60	56			28			28		
62	26	1		10			16	1	
64	25	3		13	2		12	1	
66	24	16		15	5		9	11	
68	4	25		2	12		2	13	
70	5	53	1	1	31		4	22	1
72	4	65	2	3	31	1	1	34	1
74		57	4		16	4		41	0
76		50	42		11	15		39	27
78		4	48		0	4		4	44
80		2	47		1	12		1	35
82			24			4			20
84			22			2			20
86			9			2			7
88			7			1			6
90			3			0			3
92			0			0			0
94			1			0			1
n	631	276	210	365	109	45	266	167	165
L_{Fm}	54,1	71,5	79,4	53,2	70,8	78,1	55,4	72,0	79,7
Ds	5,9	3,2	3,8	6,2	2,8	3,5	5,3	3,3	3,8

Tabla II. Comparación del tamaño entre machos y hembras para cada una de las clases de edad y el total de ejemplares de *A. boyeri* en la laguna costera de Mar Menor. (L_{Fm}): L_F media \pm 95 % LC (límite de confianza).

Clase de edad	Hembras L_{Fm} (mm)	Machos L_{Fm} (mm)	F	g. l.	P
1+	55,38 \pm 0,65	53,17 \pm 0,64	22,07	1, 629	< 0,0005
2+	72,04 \pm 0,50	70,79 \pm 0,53	10,63	1, 274	0,001
3+	79,72 \pm 0,58	78,09 \pm 1,05	6,82	1, 208	0,010
Total	66,75 \pm 0,92	59,03 \pm 0,93	133,97	1, 1115	< 0,0005

En la figura 2 se presenta el MPA de las distribuciones de frecuencias por tallas L_F de los individuos del total n_E . El seguimiento estacional de las cohortes se presenta desde la primavera, ya que es entonces cuando la población estudiada de *A. boyeri* forma el *annulus* y, por tanto, el momento en que se debe iniciar el seguimiento de la progresión de cada una de las cohortes para el cálculo de las tasas de crecimiento.

Los coeficientes obtenidos para la ecuación de crecimiento teórico en longitud de Von Bertalanffy se presentan en la tabla III. El coeficiente de crecimiento (k) es mayor en los machos que en las hembras; sin embargo, son éstas las que alcanzan una longitud asintótica mayor. Esto es debido a que las máximas longitudes computadas se corresponden con hembras. El valor de L_∞ está subestimado en ambos sexos debido a la escasez de ejemplares de tallas grandes disponibles a lo largo del periodo de estudio (tabla I).

En la tabla IV se muestran las tasas de crecimiento estacional en longitud (G_L) y peso (G_P) en las cohortes que han alcanzado tasas significativas (1+ y 2+), presentadas en secuencia temporal ordenada para mejor entendimiento del patrón de crecimiento. Machos y hembras de la clase 1+ no reflejaron crecimiento en el transcurso de la primavera al verano. En verano, el crecimiento se reanuda en los dos sexos, manteniéndose similar en ambos hasta el invierno. Finalmente, entre el invierno y la primavera se observó el mayor incremento en longitud y peso de los individuos de cada sexo. La clase de

edad 2+ solo reflejó crecimiento significativo en el periodo comprendido entre el invierno y la primavera, con tasas inferiores a las observadas en la cohorte 1+ para ese mismo periodo.

Las tasas de crecimiento anuales reflejaron una disminución clara del crecimiento con la edad de los ejemplares. En este sentido, para un mismo periodo de análisis, en la cohorte 1+ se observó un crecimiento en longitud del 30 % ($G_P = 98$ %) en machos y el 27 % ($G_P = 88$ %) en hembras, y del 11 % ($G_P = 35$ %) y el 8 % ($G_P = 26$ %) para machos y hembras, respectivamente, en la cohorte 2+.

Relación longitud-peso

Las relaciones obtenidas entre L_S y P_E fueron las que mejor ajuste estadístico presentaron (análisis de regresión, $P < 0,05$) (tabla V).

La comparación entre machos y hembras reflejó la existencia de diferencias significativas en la relación entre L_S y P_E (ancova, factor sexo: $F_{(1, 1934)} = 7,99$, $P = 0,005$ en la pendiente). No obstante, no se obtuvieron diferencias significativas en la secuencia temporal de las mismas por sexos (ancova, factor estación: machos: $F_{(3, 855)} = 1,750$, $P = 0,153$ en la pendiente; hembras: $F_{(3, 1078)} = 2,034$, $P = 0,106$ en la pendiente).

Tanto para la totalidad de individuos como para machos y hembras por separado, se obtuvieron diferencias significativas entre el exponente b y el valor 3 de éste, reflejando, por tanto, un crecimiento alométrico (total: $t = 6,166$, 1932 g. l., $P < 0,0005$; machos: $t = 6,27$, 854 g. l., $P < 0,0005$; hembras: $t = 2,53$, 1078 g. l., $P = 0,046$). A su vez, los machos registraron de forma significativa una pendiente mayor y más alejada de la isometría que las hembras ($t = -4,117$, 1078 g. l., $P < 0,0005$), lo que se traduce en un incremento en volumen más que en longitud de los mismos en comparación con el presentado por las hembras.

Tabla III. Coeficientes de la ecuación de crecimiento de Von Bertalanffy para los machos, las hembras y el total de ejemplares de *A. boyeri* en la laguna costera de Mar Menor. (n): número de ejemplares.

	L_∞ (mm)	k (años ⁻¹)	t_0 (años)	n	r^2
Machos	81,90	0,91	-0,45	519	0,88
Hembras	84,58	0,81	-0,61	597	0,89
Total	83,56	0,86	-0,13	1116	0,89

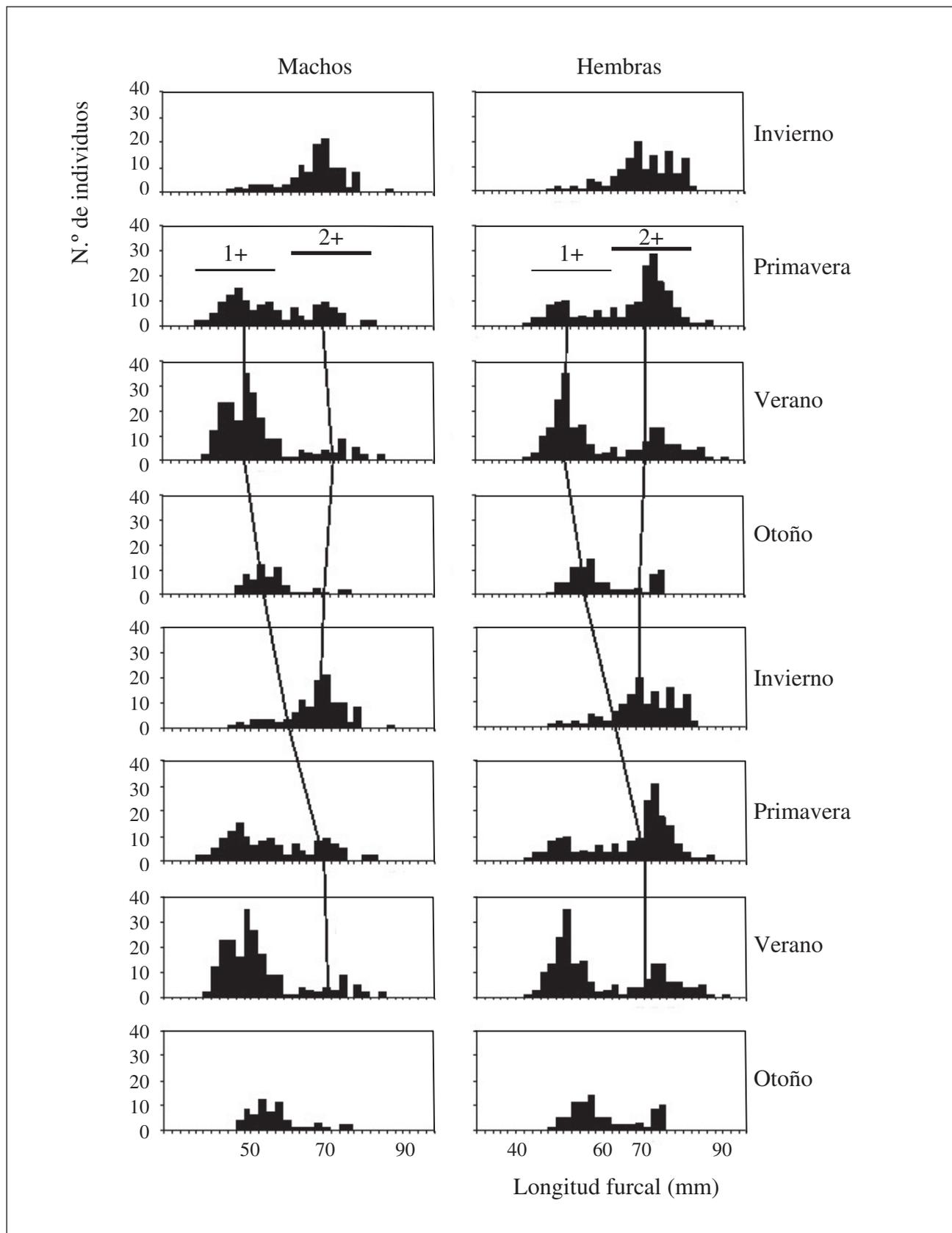


Figura 2. Análisis de la progresión modal de las distribuciones de frecuencias de tallas agrupadas de forma estacional para machos y hembras de *A. boyeri* en la laguna costera de Mar Menor ($n_E = 1117$). Las medianas para las clases de edad +1 y 2+ han sido conectadas mediante líneas.

Tabla IV. Tasas de crecimiento estacional en longitud (G_L) y peso (G_P) de las diferentes cohortes establecidas para machos y hembras de *A. boyeri* en la laguna costera de Mar Menor. Se presentan exclusivamente las tasas de crecimiento con diferencias significativas para una misma cohorte entre las diferentes estaciones (t-Student, $P < 0,05$). (*): tasas teóricas –ver texto–.

Cohorte	Primavera-verano	Verano-otoño	Otoño-invierno*	Invierno-primavera
G_L (%)				
Machos				
1+	–	8,53 $t = -6,05; 230$ g. l.	7,66 $t = -4,13; 87$ g. l.	16,01 $t = -8,01; 63$ g. l.
2+	–	–	–	11,25 $t = -7,80; 62$ g. l.
3+	–	–	–	–
Hembras				
1+	–	7,51 $t = -7,02; 121$ g. l.	6,18 $t = -3,41; 80$ g. l.	17,18 $t = -12,24; 83$ g. l.
2+	–	–	–	9,62 $t = -11,56; 122$ g. l.
3+	–	–	–	–
G_P (%)				
Machos				
1+	–	27,72 $t = -7,52; 230$ g. l.	24,89 $t = 4,06; 87$ g. l.	51,99 $t = -7,76; 63$ g. l.
2+	–	–	–	36,55 $t = -6,86; 62$ g. l.
3+	–	–	–	–
Hembras				
1+	–	23,87 $t = -7,84; 180$ g. l.	19,66 $t = 4,02; 80$ g. l.	54,63 $t = -10,13; 83$ g. l.
2+	–	–	–	30,60 $t = -10,52; 122$ g. l.
3+	–	–	–	–

Condición somática

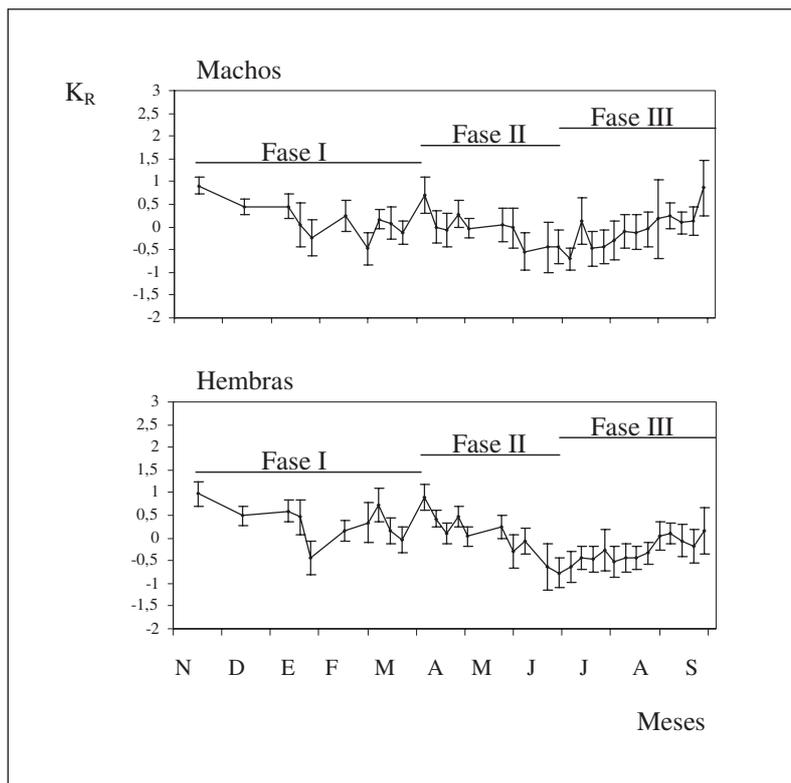
Aunque se observaron diferencias significativas en la variación temporal de la condición de los machos y las hembras (test Kruskal-Wallis; machos: $H = 128,77$, 32 g. l., $P < 0,0005$; hembras: $H = 256,82$, 32 g. l., $P < 0,0005$), ambos sexos mostraron una dinámica similar en el ciclo (correlación de Pearson: $r = 0,714$, $P < 0,01$) (figura 3). El patrón temporal observado permite dividir el ciclo en tres fases: la primera (fase I) tiene lugar desde otoño

hasta primavera, y en ella los valores residuales, aunque varían entre muestreos, presentan una dinámica estable, alcanzando un máximo a comienzos de abril (hembras: $K_R = 0,90 \pm 0,28$; machos: $K_R = 0,70 \pm 0,40$); en la segunda (fase II), que se extiende desde mediados de primavera hasta principios de verano, la condición sufre un decremento importante, alcanzando un mínimo a finales de junio (hembras: $K_R = -0,77 \pm 0,32$; machos: $K_R = -0,70 \pm 0,25$); finalmente, la tercera (fase III), que se produce durante el verano y el otoño, es de

Tabla V. Coeficientes de la relación entre la longitud estándar (L_S) y el peso eviscerado (P_E) de machos, hembras y el total de ejemplares de *A. boyeri* en la laguna costera de Mar Menor (anova, $P < 0,05$).

Ejemplares	a	b	n	r^2	F	g. l.
Machos	6,25 (10^{-6})	3,113	856	0,971	28 442,9	1, 854
Hembras	8,29 (10^{-6})	3,043	1 080	0,968	32 966,5	1, 1078
Total	7,29 (10^{-6})	3,074	1 936	0,974	71 393,6	1, 1934

Figura 3. Variación mensual de la condición somática (K_R) para machos y hembras de *A. boyeri* en la laguna costera de Mar Menor. Límites de confianza al 95 %.



recuperación de la condición, alcanzando otro máximo en el muestreo de noviembre (hembras: $K_R = 0,97 \pm 0,28$; machos: $K_R = 0,90 \pm 0,19$) (figura 3).

La comparación entre sexos de los valores de la condición en cada una de las fases en que se ha dividido el ciclo muestra que las hembras registraron valores significativamente superiores a los machos durante la fase I de estabilidad; durante la fase II, se observa un decremento mayor en las hembras hasta alcanzar valores similares a los de los machos; finalmente, durante la fase III, los machos presentaron una recuperación más rápida de la condición (tabla VI).

Ciclo hepático

La comparación entre machos y hembras de los valores residuales estandarizados obtenidos de la

relación L_S-P_H reflejó la existencia de diferencias significativas (ancova, factor sexo: $F_{(1, 1\ 935)} = 12,57$, $P < 0,0005$ en la pendiente). Además, se obtuvieron diferencias significativas en la secuencia temporal de los mismos en ambos sexos (ancova, factor estación; machos: $F_{(3, 856)} = 8,12$, $P < 0,0005$ en la pendiente; hembras: $F_{(3, 1\ 078)} = 19,93$, $P < 0,0005$ en la pendiente), y se apreció que tales diferencias eran determinadas por el invierno, ya que en primavera, verano y otoño éstas no fueron detectadas (ancova; machos: $F_{(2, 741)} = 2,15$, $P = 0,115$ en la pendiente; hembras: $F_{(2, 944)} = 1,87$, $P = 0,152$ en la pendiente).

El análisis de los valores residuales en el periodo de estudio mostró la existencia de diferencias significativas en la dinámica temporal del ciclo hepático para cada uno de los sexos (test Kruskal-Wallis; machos: $H = 178,88$, 32 g. l., $P < 0,0005$; hembras: $H = 4\ 876,48$; 32 g. l., $P < 0,0005$). A su vez, machos

Tabla VI. Comparación de la condición somática entre machos y hembras de *A. boyeri* en la laguna costera de Mar Menor por fases de estudio (anova, $P < 0,05$). (K_{Rm}): K_R medio para cada fase \pm 95 % LC (límite de confianza).

Fases	Hembras K_{Rm}	Machos K_{Rm}	F	g.l.	P
I	$0,45 \pm 0,10$	$0,23 \pm 0,10$	8,35	1,542	0,004
II	$0,11 \pm 0,10$	$-0,04 \pm 0,12$	3,33	1,690	0,068
III	$-0,31 \pm 0,53$	$-0,01 \pm 0,11$	10,94	1,855	0,001

y hembras mostraron una dinámica similar del mismo (correlación de Pearson: $r = 0,647$, $P < 0,0005$) (figura 4). El patrón estacional observado, al igual que en el ciclo de condición, permitió dividir éste en tres fases: en la primera (fase I), que abarca desde el verano hasta el invierno, se observa estabilidad en los valores residuales; en la segunda (fase II), que va desde febrero para las hembras y desde marzo para los machos, se produce un incremento significativo en los valores hasta abril-mayo, cuando se alcanzan los máximos (hembras: $IHS_R = 1,12 \pm 0,24$; machos: $IHS_R = 1,14 \pm 0,42$); y en la tercera (fase III), después de los máximos primaverales, los valores del ciclo sufren un decremento, tras el cual el ciclo se vuelve a estabilizar, presentando valores mínimos en muestreos de verano (junio-julio) (hembras: $IHS_R = -0,81 \pm 0,28$; machos: $IHS_R = -1,02 \pm 0,29$) (figura 4).

La comparación entre sexos de los valores en cada una de las fases en que se ha dividido el ciclo (tabla VI), muestra que los machos registran valores significativamente superiores a las hembras durante la fase I de estabilidad; durante las fases II y III

las hembras presentan valores significativamente superiores a los machos.

Proporción de sexos

La proporción de sexos para el total n_T de ejemplares procesados resultó significativamente favorable a las hembras ($\chi^2 = 19,16$, 1 g. l., $P < 0,05$; 1 978 machos, 2 263 hembras), con la proporción 0,87:1.

Estacionalmente, la proporción de sexos resultó favorable a las hembras en primavera ($\chi^2 = 11,48$, 1 g. l., $P < 0,05$; 0,82:1) y otoño ($\chi^2 = 19,74$, 1 g. l., $P < 0,05$; 0,72:1), sin diferencias significativas de la proporción 1:1 en verano e invierno. En función de la edad de los ejemplares, se observó que para la clase de edad 1+ fue significativamente favorable a los machos ($\chi^2 = 15,54$, 1 g. l., $P < 0,05$; 1,37:1) y significativamente favorable a las hembras en las clases de edad 2+ ($\chi^2 = 12,18$, 1 g. l., $P < 0,05$; 0,65:1) y 3+ ($\chi^2 = 68,56$, 1 g. l., $P < 0,05$; 0,27:1).

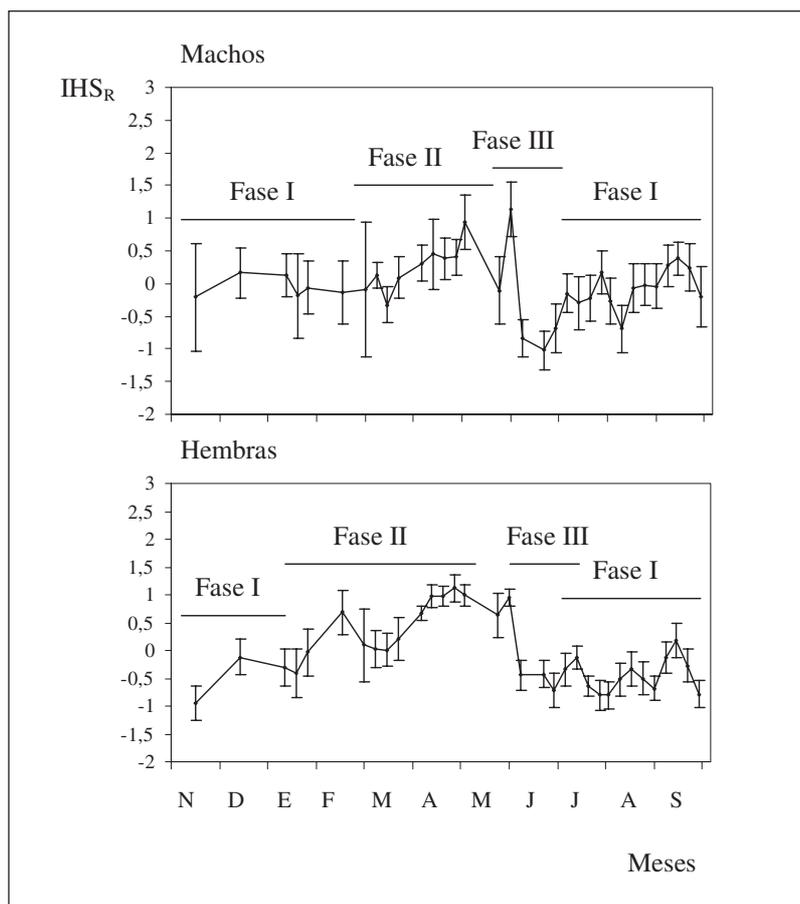


Figura 4. Variación mensual del desarrollo hepático (IHS_R) para machos y hembras de *A. boyeri* en la laguna costera de Mar Menor. Límites de confianza al 95 %.

Longitud y edad de primera madurez

Todos los ejemplares examinados eran sexualmente maduros. Al no disponer de ejemplares menores de 39 mm L_F , no es posible saber con certeza con qué longitud pasan a ser individuos sexualmente maduros. La hembra y el macho sexualmente maduros de menor longitud analizados en este estudio medían 43 mm L_F y 39 mm L_F respectivamente, ambos capturados en mayo y pertenecientes a la clase de edad 1+.

Ciclo gonadal

La comparación entre machos y hembras de los valores residuales estandarizados obtenidos de la relación L_S - P_C reflejó la existencia de diferencias significativas (ancova, factor sexo: $F_{(1, 1935)} = 12,56$, $P < 0,0005$ en la pendiente). No obstante, no se obtuvieron diferencias temporales significativas por sexos en la pendiente de dicha relación (ancova, factor estación; machos: $F_{(3, 856)} = 1,48$, $P = 0,217$; hembras: $F_{(3, 1078)} = 1,35$, $P = 0,256$), pero sí en el punto de corte (ancova, sin interacción; machos: $F_{(3, 856)} = 269,372$, $P < 0,0005$; hembras: $F_{(3, 1078)} = 297,78$, $P < 0,0005$).

El análisis de los valores residuales en el periodo de estudio mostró la existencia de diferencias significativas en la dinámica temporal del ciclo gonadal para cada uno de los sexos (test Kruskal-Wallis; machos: $H = 606,71$, 32 g. l., $P < 0,0005$; hembras: $H = 678,16$, 32 g. l., $P < 0,0005$); ahora

Tabla VII. Comparación del índice hepatosomático entre machos y hembras de *A. boyeri* en la laguna costera de Mar Menor por fases de estudio (anova, $P < 0,05$). (IHS_{Rm}): IHS_R medio para cada fase $\pm 95\%$ LC (límite de confianza).

Fases	Hembras IHS_{Rm}	Machos IHS_{Rm}	F	g.l.
I	$-0,49 \pm 0,07$	$0,00 \pm 0,09$	32,74	1,949
II	$0,51 \pm 0,08$	$0,22 \pm 0,10$	17,80	1,815
III	$0,07 \pm 0,15$	$-0,45 \pm 0,20$	16,82	1,259

Tabla VIII. Comparación del desarrollo gonadal entre machos y hembras de *A. boyeri* en la laguna costera de Mar Menor por fases (anova, $P < 0,05$). (IGS_{Rm}): IGS_R medio para cada fase $\pm 95\%$ LC (límite de confianza).

Fases	Hembras IGS_{Rm}	Machos IGS_{Rm}	F	g. l.	P
Reactivación gonadal	$-0,48 \pm 0,12$	$-0,01 \pm 0,15$	22,561	1, 368	$< 0,0005$
Reproducción	$0,85 \pm 0,05$	$0,84 \pm 0,07$	0,004	1, 689	0,95
Quiescencia	$-0,53 \pm 0,08$	$-0,63 \pm 0,08$	3,494	1, 841	0,06

bien: ambos sexos mostraron una dinámica similar (correlación de Pearson: $r = 0,945$, $P < 0,0005$) (figura 5). Así, machos y hembras presentan una fase de quiescencia que abarca desde finales del mes de julio hasta diciembre, alcanzando un mínimo en el muestreo de noviembre (hembras: $IGS_R = -1,90 \pm 0,15$; machos: $IHS_R = -2,39 \pm 0,26$). En diciembre se detectan pequeños indicios de reactivación gonadal, aunque no se produce un incremento importante de la misma hasta febrero, en que alcanza los valores máximos durante el periodo reproductor en muestreos de abril y mayo (hembras: $IGS_R = 1,06 \pm 0,17$; machos: $IGS_R = 1,38 \pm 0,12$). Tras estos máximos, los valores del índice decrecen significativamente hasta finales de julio, periodo en el que se entra en la fase de quiescencia (figura 5).

La comparación entre sexos de los valores del ciclo gonadal en cada una de las fases en que ha sido dividido muestra que los machos presentan valores significativamente superiores a las hembras durante la fase de reactivación gonadal; sin embargo, durante las fases reproductora y de quiescencia ambos sexos presentan valores similares de forma significativa (tabla VIII).

DISCUSIÓN

La estructura por edades de *A. boyeri* en la laguna costera de Mar Menor queda conformada por, al menos, cuatro clases de edad para ambos sexos (0+, 1+, 2+ y 3+). Aunque en este estudio no se encontraron ejemplares 0+ por la selectividad del método de muestreo, la presencia de individuos de esta clase de edad en la laguna está confirmada (Andreu-Soler *et al.*, 2000).

Dicha estructura se ajusta al patrón general observado para la especie en otras poblaciones estudiadas (tabla IX). Por otro lado, y al igual que el resto de trabajos realizados sobre la biología de la especie en la península Ibérica (Fernández-Delgado y Hernando Casal, 1982; Sostoa, 1983;

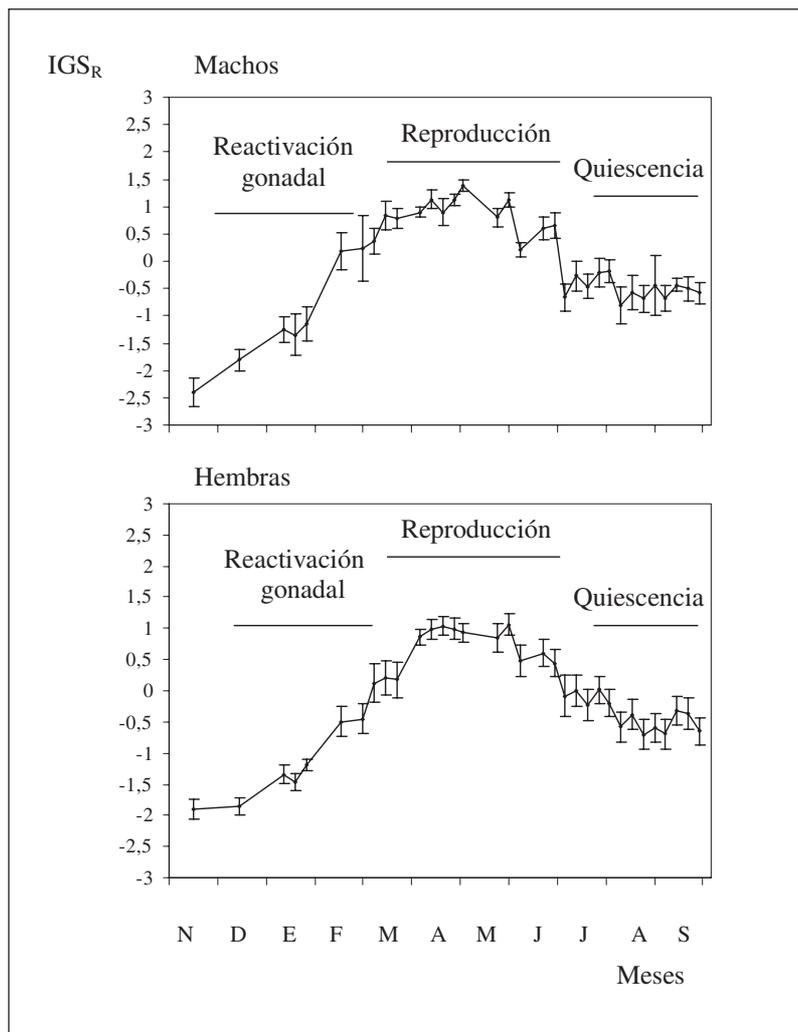


Figura 5. Variación mensual del desarrollo gonadal (IGSR) para machos y hembras de *A. boyeri* en la laguna costera de Mar Menor. Límites de confianza al 95 %.

Fernández-Delgado *et al.*, 1988), el presente estudio muestra una estructura por edades caracterizada por el decremento en la abundancia conforme aumenta la longevidad de los individuos.

En la población de estudio, la formación de los *annuli* tiene lugar en primavera (prolongándose durante tres meses), coincidiendo con lo apuntado por Marfin (1981), Sostoa (1983) y Fernández-Delgado *et al.* (1988), aunque este último autor observa un periodo de formación más largo (4-5 meses).

Como en otras poblaciones mediterráneas y atlánticas de la especie (por ej.: Kohler, 1976; Sostoa, 1983; Palmer y Culley, 1983), en *A. boyeri* de la laguna costera de Mar Menor la diferenciación sexual en tamaño es evidente, con hembras de talla media significativamente mayor que la de los machos. Los individuos de mayor tamaño capturados en otras localidades miden entre 63 mm L_S , en la Laguna Bardawil (Gon y Ben-Tuvia,

1983), y 190 mm L_S , en las islas Scilly (Henderson y Bamber, 1987). En Mar Menor, la talla máxima observada es 94 mm L_F en las hembras y 87 mm L_F en los machos. Lozano-Cabo (1979) encuentra en la misma área de estudio ejemplares de *A. boyeri* de 111 mm L_F .

Según Henderson y Bamber (1987), *A. boyeri* puede adaptar su biología y morfología a ambientes tan variados como aguas continentales, lagunas con un amplio rango de salinidad y aguas oceánicas, con una tendencia a reducir el crecimiento, y por tanto la talla máxima, a lo largo de un eje océano-costa-estuario-agua dulce. Esta tendencia no se ha observado claramente en las poblaciones de *A. boyeri* de la península Ibérica, pues no muestran un decremento en su longitud máxima entre las poblaciones costeras o estuarínicas (Sostoa, 1983; Fernández-Delgado *et al.*, 1988; presente estudio) y las poblaciones de agua dulce (Fernández-Delgado y Hernando Casal, 1982); no obstante, esta última

Tabla IX. Edad máxima observada para *A. boyeri* en la laguna costera de Mar Menor y en otras áreas de su distribución. (h): hembras; (m): machos.

Localidad	Hábitat	Efecto mareal	Edad	Referencias
Laguna Prévost (Francia)	Laguna costera	No	2+	Kohler (1976)
Bahía de Arcachon (Francia)	Franja litoral (bahía)	Sí	2+	Castel, Cassifour y Labourg (1977)
Mar de Aral	Mar interior	No	2+	Markevich (1977)
Langstone Harbour (Inglaterra)	Franja litoral (humedal salobre)	Sí	3+	Palmer (1979)
Fawley (Inglaterra)	Franja litoral (humedal salobre)	Sí	3+	Turnpenny, Bamber y Henderson (1981)
Laguna Salses-Leucate (Francia)	Laguna costera	No	3+	Marfin (1981)
Laguna Canet-Saint-Nazaire (Francia)	Laguna costera	No	2+	Marfin (1981)
Estuario de Bourdigou (Francia)	Estuario	No	2+	Marfin (1981)
Laguna de Zóñar (España)	Laguna de agua dulce	No	2+	Fernandez-Delgado y Hernando Casal (1982)
Delta del Ebro (España)	Delta	No	3+ (h) 2+ (m)	Sostoa (1983)
Oldbury-upon-Severn (Inglaterra)	Estuario	Sí	2+	Palmer y Culley (1983)
Laguna Bardawil (Egipto)	Laguna costera	No	1+	Gon y Ben-Tuvia (1983)
Delta del Po (Italia)	Delta	No	2+	Ferrari y Rossi (1984) Mistri y Colombo (1988)
The Fleet, Dorset (Inglaterra)	Franja litoral (humedal salobre)	Sí	3+	Henderson y Bamber (1986)
Mares Negro y Caspio	Mar interior	No	4+	Henderson y Bamber (1987)
Lago Trasimeno (Italia)	Lago	No	2+	Mistri y Colombo (1988)
Mar Jónico (Italia)	Franja litoral (golfo)	No	2+	Mistri y Colombo (1988)
Estuario del Guadalquivir (España)	Estuario	Sí	2+	Fernández-Delgado <i>et al.</i> (1988)
Laguna Vaccares (Francia)	Laguna costera	No	4+	Rosecchi y Crivelli (1992, 1995)
Lago Trichonis (Grecia)	Lago	No	4+	Economou <i>et al.</i> (1994) Leonardos (2001)
Laguna Mesolongi (Grecia)	Laguna costera	No	3+	Leonardos y Sinis (2000)
Laguna Etolikon (Grecia)	Laguna costera	No	3+	Leonardos y Sinis (2000)
Mar Menor (España)	Laguna costera	No	3+ (h) 3+ (m)	Presente estudio

población muestra un estatus de introducida, con un posible origen marino o estuarínico (Fernández-Delgado, 1987), lo que puede afectar de modo importante a esta propensión.

Las estimaciones de los coeficientes de crecimiento de Von Bertalanffy indicaron que las hembras alcanzan un tamaño asintótico mayor que los machos. Los valores de L_{∞} (81,90 mm L_F para machos y 84,58 mm L_F para hembras), que son menores que las L_F máximas computadas para ambos se-

xos, pueden ser aceptados considerando el bajo número de machos y hembras capturados con L_F superior al tamaño asintótico (Rojas *et al.*, 1993; Megalofonou, 2000).

Varios autores observan los mayores índices de crecimiento de la especie en el primer año de vida (por ej.: Fernández-Delgado *et al.*, 1988; Creech, 1992; Leonardos, 2001); posteriormente, el crecimiento anual disminuye, descenso relacionado con la madurez sexual, ya que una buena parte de la

energía se invierte en la reproducción, dando lugar a una menor disponibilidad de ésta para el crecimiento somático. Esto coincide con lo observado en este estudio.

El decremento con la longevidad observado en las tasas de crecimiento anuales también se observa en el patrón de crecimiento estacional. La cohorte 1+ pone de manifiesto la ralentización del crecimiento en el transcurso de la primavera al verano, periodo en el que *A. boyeri* dedica la mayor parte de su energía al proceso reproductor, como observaron Fernández-Delgado *et al.* (1988) y Henderson y Bamber (1987); tras el desove, el crecimiento se reactiva, alcanzando las mayores tasas en el periodo comprendido entre el invierno y la primavera. La cohorte 2+ solo muestra crecimiento en el transcurso del invierno a la primavera, lo que concuerda con lo observado por Fernández-Delgado (1987), quien no detecta crecimiento tras la primavera debido a la migración posreproductiva y (o) a la muerte. Finalmente, la cohorte 3+ no experimenta crecimiento durante todo el año. Los patrones estacionales de crecimiento pueden estar relacionados con cambios fisiológicos relacionados con la temperatura, la alimentación y el ciclo reproductor (Morales-Nin y Ralston, 1990). Así, el periodo de ausencia crecimiento de la población estudiada está comprendido entre la primavera y el verano, cuando se observa el máximo de la fase reproductora, por lo que los sucesos que tienen lugar en este lapso pueden ser explicados mediante el concepto de esfuerzo reproductor. Esta idea se afianza con la presencia de los valores mínimos de condición somática de la población de estudio en este mismo periodo, lo que puede estar relacionado con el estrés reproductor y la utilización asociada de reservas de grasa (Reznick, 1985).

Por otro lado, al igual que observó Sostoa (1983), los machos de la población de este estudio presentan un mayor incremento en volumen que el mostrado por las hembras. Este hecho probablemente se deba a que las hembras presentan un crecimiento más lento que los machos.

Los cambios en la condición somática de *A. boyeri* en la laguna costera de Mar Menor muestran un patrón similar al observado por Trabelsi y Kartas (1989) en Monastir (Túnez) y Fernández-Delgado *et al.* (1988) en el estuario del Guadalquivir (España). En estas localidades, la condición de los peces varía muy poco en el transcurso de otoño-invierno y declina inmediatamente tras el periodo de

máxima reproducción, fenómeno relacionado con el estrés reproductor (Fernández-Delgado *et al.*, 1988); más tarde, cuando la reproducción finaliza, la condición se incrementa. Esto no ocurre en las lagunas salobres del sur de Francia, donde los cambios en la condición de *A. boyeri* son más acentuados en la estación fría debido a que los peces se tienen que enfrentar a condiciones ambientales más severas y dedican parte de su energía a la supervivencia invernal (Tomasini y Laugier, 2002). Por otro lado, la mejor recuperación de la condición somática en la época posreproductora por parte de los machos podría reflejar un coste energético de la reproducción menor para los machos que para hembras (Rodríguez-Ruiz, 1992).

La pauta observada en el ciclo hepático de *A. boyeri* en Mar Menor también coincide con la observada por otros autores (Markevich, 1977; Trabelsi y Kartas, 1989; Rosecchi y Crivelli, 1992; Tomasini, Collart y Quignard, 1999), con un máximo en abril coincidente con el punto álgido del periodo reproductor. Desde abril hasta el final del periodo reproductor, las reservas del hígado son asignadas, al menos en su mayor parte, a las gónadas, de modo que el peso del hígado va disminuyendo. Este decremento en las reservas del hígado durante el periodo de desove ha sido observado en otras poblaciones de *A. boyeri* (Kohler, 1976; Trabelsi y Kartas, 1989; Rosecchi y Crivelli, 1992; Tomasini, Collart y Quignard, 1999) y en otras especies de peces (Lenhardt, 1992; Fouda, Hanna y Fouda, 1993; Ruchon, Laugier y Quignard, 1993; entre otros). Tan pronto como *A. boyeri* deja de reproducirse, comienza a almacenar reservas en el hígado. Este ciclo de almacenamiento y movilización de lípidos está asociado con el ciclo reproductor (Shul'man, 1974), observándose una relación clara entre el peso del hígado y el del ovario. Durante la reactivación gonadal y la reproducción, las hembras presentan valores residuales IHS_R superiores a los machos, lo que indica que las hembras necesitan invertir más energía en este proceso que los machos. De igual modo, durante la fase de quiescencia, el decremento en los valores es mucho mayor en las hembras, lo que refleja el mayor desgaste sufrido tras la reproducción.

El dominio cuantitativo de las hembras sobre los machos en la población de estudio también coincide con lo observado por otros autores (Marfin, 1981; Fernández-Delgado y Hernando Casal, 1982; Gon y Ben-Tuvia, 1983). La superioridad numérica

de las hembras en la estación reproductora también fue observada por Marfin (1981), quien interpretó el dato como consecuencia de una migración de los machos al medio marino una vez fecundados los huevos. En el presente estudio no se puede afirmar la existencia de migraciones de este tipo, puesto que no se dispone de los datos necesarios para ello; no obstante, resulta una hipótesis interesante para contrastar. Cassifour (1972) habla de una hipotética mortalidad de los machos después de la reproducción, aspecto que también podría estar presente en la población de estudio y guardar relación con el claro dominio de los machos en tallas inferiores, lo cual, a su vez, está correlacionado con las diferentes tasas de crecimiento que presentan ambos sexos (Marfin, 1981).

Puesto que la especie objeto de estudio constituye un recurso pesquero sustancial en Mar Menor, la talla mínima o talla de primera madurez reviste una gran importancia. Atendiendo a este aspecto, es preciso señalar que las luces de malla estipuladas actualmente para la pesca de la especie en la laguna son apropiadas, ya que todos los ejemplares capturados son sexualmente maduros. No obstante, es preciso controlar a lo largo del tiempo este factor tan importante para la pesca sostenible de la especie en la laguna.

Por otro lado, *A. boyeri* presenta un patrón en el ciclo reproductor caracterizado por un desarrollo lento de las gónadas durante el otoño y el invierno que se acelera notablemente en la primavera para la reproducción a finales de ésta y principios del verano. Este periodo reproductor dilatado (4-5 meses) que presenta la población de estudio es similar al obtenido en varios estudios del área mediterránea (por ej.: Marfin, 1981; Sostoa, 1983; Rosecchi y Crivelli, 1992) y mares adyacentes (Markevich, 1977). La extensa duración del periodo reproductor, unida al hecho de que no se produce una caída brusca del índice gonadosomático tras la obtención de sus máximos, apoya la hipótesis de que la especie freza varias veces en el transcurso de un mismo periodo reproductor (Henderson, Holmes y Bamber, 1988; Arias y Drake, 1990).

En relación con la importancia que tiene la especie objetivo del estudio como recurso pesquero, la prohibición de la actividad pesquera en épocas críticas de su ciclo vital puede asegurar una reproducción suficiente para sostener una población piscícola (Agostinho y Gomes, 1997). En Mar Menor,

la veda impuesta para las capturas de *A. boyeri* se extiende desde el 1 de abril hasta el 30 de septiembre, aspecto que puede mejorarse si se incluye el mes de marzo, pues se ha constatado la existencia de hembras reproductoras durante ese mes.

La estrategia de vida de *A. boyeri* en Mar Menor está caracterizada por presentar pocas clases de edad, elevadas tasas de crecimiento durante los primeros años y que disminuyen conforme aumenta la longevidad, madurez temprana que conduce a una senectud prematura, un periodo reproductor dilatado en el tiempo y variaciones estacionales en la condición somática y el desarrollo hepático, características comunes a especies de ambientes productivos y (o) inestables (Stearns, 1976).

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo no habría podido realizarse sin el permiso concedido por la Dirección General de Producción Agraria y de la Pesca de la Consejería de Agricultura, Agua y Medio Ambiente de la Comunidad Autónoma de Murcia para continuar el estudio del ciclo biológico durante la época de veda. Queremos también expresar nuestro más cordial reconocimiento a la Cofradía de Pescadores de San Pedro del Pinatar, con un agradecimiento muy especial a D. Andrés Escudero, D. José Antonio Medina y D. José Manuel Sánchez por habernos ayudado en la realización de este estudio, y, finalmente, al conjunto de pescadores que faenan en la laguna por proporcionar los ejemplares estudiados en este trabajo.

BIBLIOGRAFÍA

- Agostinho, A. A. y L. C. Gomes. 1997. *Reservatorio de Segredo, bases ecológicas para o manejo*. EDUEM. Maringá, Brasil: 387 pp.
- Andreu-Soler, A., F. J. Oliva-Paterna, C. Fernández-Delgado y M. Torralva. 2000. Datos preliminares sobre la biología de *Atherina boyeri* Risso, 1810 (Pisces, Atherinidae) en la laguna costera del Mar Menor (Murcia, S. E. de España). En: *X Congreso de la Asociación Española de Limnología y II Congreso Ibérico de Limnología* (junio, 2000. Valencia, España). Asociación Española de Limnología (ed.): p. 213. Cinc Segles. Valencia, España.
- Arias, A. M. y P. Drake. 1990. *Estados juveniles de la ictiofauna en los caños de las salinas de la Bahía de Cádiz*. Instituto de Ciencias Marinas de Andalucía. Junta de Andalucía. Cádiz, España: 163 pp.

- Bagenal, T. 1978. *Methods for assessment of fish production in freshwaters*. Blackwell Scientific Publications. Londres: 365 pp.
- Beverton, R. J. H. y S. J. Holt. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. *Fisheries Investigations Ser. II* 19: 533 pp.
- Bhattacharya, C. G. 1967. A simple method of resolution of a distribution into Gaussian components. *Biometrics* 23: 115-135.
- Cassifour, P. 1972. Contribution à l'étude des Athérines de la région d'Arcachon. *DEA. Université Bordeaux I*: 37 pp.
- Castel, J., P. Cassifour y P. J. Labourg. 1977. Croissance et modifications du régime alimentaire d'un téléostéen mugiliforme: *Atherina boyeri* Risso, 1810, dans les étangs saumâtres du Bassin d'Arcachon. *Vie et Milieu* 27 (3 A): 385-410.
- Creech, S. 1991. An electrophoretic investigation of populations of *Atherina boyeri* Risso, 1810 and *Atherina presbyter* Cuvier, 1829 (Teleostei: Atherinidae): genetic evidence in support of the two species. *Journal of Fish Biology* 39: 807-816.
- Creech, S. 1992. A study of the population biology of *Atherina boyeri* Risso, 1810 in Aberthaw Lagoon, on the Bristol Channel, in south Wales. *Journal of Fish Biology* 41: 277-286.
- Drake, P. y A. M. Arias. 1989. Hábitos alimentarios de estados juveniles de peces en los caños de las salinas de Cádiz. En: *Acuicultura Intermareal*. M. Yúfera (ed.): 249-257. Instituto de Ciencias Marinas de Andalucía. Cádiz, España.
- Economou, A. N., C. H. Daoulas, T. Psarras y R. Barbieri-Tseliki. 1994. Freshwater larval fish from Lake Trichonis (Greece). *Journal of Fish Biology* 45: 17-35.
- Fernández-Delgado, C. 1987. *Ictiofauna del Estuario del Guadalquivir. Distribución y biología de las especies sedentarias*. Tesis doctoral. Universidad de Córdoba. Córdoba, España: 152 pp.
- Fernández-Delgado, C. y J. Hernando Casal. 1982. Relaciones morfométricas de *Atherina boyeri* Risso (Pisces, Atherinidae) de la Laguna de Zóñar (Córdoba, España). *Doñana. Acta Vertebrata* 9: 13-25.
- Fernández-Delgado, C., J. A. Hernando, M. Herrera y M. Bellido. 1988. Life-history patterns of the sand smelt *Atherina boyeri* Risso, 1810 in the Estuary of the Guadalquivir River, Spain. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 27: 697-706.
- Ferrari, I. y R. Rossi. 1984. Régime alimentaire di *Atherina boyeri* Risso, in una laguna del Delta del Po. *Nova Thalassia* 6 Supl.: 275-280.
- Focant, B., E. Rosecchi y A. J. Crivelli. 1999. Attempt at biochemical characterisation of sand smelt *Atherina boyeri* Risso, 1810 (Pisces, Atherinidae) populations from the Camargue (Rhône Delta, France). *Comparative Biochemistry and Physiology. Part B* 122: 261-267.
- Fouda, M., M. Y. Hanna y F. M. Fouda. 1993. Reproductive biology of Red Sea goby, *Silhouetta aegyptia*, and a Mediterranean goby, *Pomatoschistus marmoratus* in Lake Timsah, Suez Canal. *Journal of Fish Biology* 43: 139-151.
- García-Berthou, E. y R. Moreno-Amich. 1993. Multivariate analysis of covariance in morphometric studies of reproductive cycle. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50: 1394-1399.
- Gayanilo, F. C., P. Sparre y D. Pauly. 1996. The FAO ICLARM Fish Stock Assessment Tools (FiSAT). User's guide. *FAO Computerized Information Series (Fisheries)* 8: 126 pp. FAO. Roma.
- Gon, O. y A. Ben-Tuvia. 1983. The biology of Boyer's sand smelt, *Atherina boyeri* Risso, in the Bardawil Lagoon on the Mediterranean coast of Sinai. *Journal of Fish Biology* 22: 537-547.
- González, M. 1997. *Variabilidad morfológica y del locus PGI de Cardium glaucum en el Mar Menor (SE de España) y su relación con las condiciones ambientales*. Tesis de licenciatura. Universidad de Murcia. Murcia, España: 149 pp.
- Henderson, P. A. y R. N. Bamber. 1986. Sand smelt in the Fleet. *Porcupine Newsletter* 3 (6): 149-151.
- Henderson, P. A. y R. N. Bamber. 1987. On the reproductive biology of the sand smelt *Atherina boyeri* Risso, and its evolutionary potential. *Biological Journal of the Linnean Society* 32: 395-415.
- Henderson, P. A., R. H. Holmes y R. N. Bamber. 1988. Size-selective overwintering mortality in the sand smelt, *Atherina boyeri* Risso, and its role in population regulation. *Journal of Fish Biology* 33 (2): 221-233.
- Kohler, A. 1976. Observations biologiques et biométriques sur *Atherina boyeri* Risso dans l'étang du Prévost a Palavas (Hérault). *Vie et Milieu* 16 (1A): 157-174.
- Lenhardt, M. 1992. Seasonal changes in some blood chemistry parameters and in relative liver and gonad weights of pike (*Esox lucius* L.) from the river Danube. *Journal of Fish Biology* 40: 709-718.
- Leonardos, I. D. 2001. Ecology and exploitation pattern of a landlocked population of sand smelt, *Atherina boyeri* (Risso, 1810), in Trichonis Lake (western Greece). *Journal of Applied Ichthyology* 17: 262-266.
- Leonardos, I. D. y A. Sinis. 2000. Age, growth and mortality of *Atherina boyeri* Risso, 1810 (Pisces: Atherinidae) in the Mesolongi and Etolikon Lagoons (W. Greece). *Fisheries Research* 45 (1): 81-91.
- Lozano-Cabo, F. 1979. *Ictiología del Mar Menor (Murcia). Los Fisóstomos*. Secretariado de Publicaciones. Universidad de Murcia. Murcia, España: 228 pp.
- Marfin, J. P. 1981. *Biologie de l'Atherine. Atherina boyeri Risso, 1810 (Poisson, Téléostéen) dans trois milieux saumâtres du Roussillon (Leucate, Canet, Bourdigou)*. Tesis (3.º ciclo). Universidad de Perpignan. Perpignan, Francia: 238 pp.
- Marfin, J. P. 1982. Les problèmes liés au polymorphisme de l'espèce *Atherina boyeri* Risso, 1810. *Cybium* 6 (4): 19-26.
- Markevich, N. B. 1977. Some morphophysiological indices of the silverside *Atherina mochon pontica*, in the Aral Sea in connection with age structure of its population. *Journal of Ichthyology* 17: 618-626.
- Marshall, S. D., E. M. Jakob y G. W. Uetz. 1999. Re-estimating fitness: can scaling issues confound condition indices? *Oikos* 87 (2): 401-402.
- Megalofonou, P. 2000. Age and growth of Mediterranean albacore. *Journal of Fish Biology* 57: 700-715.
- Mistri, M. y G. Colombo. 1988. Morphometric variability in sand smelt, *Atherina boyeri* Risso, 1810, populations from different Italian sites. *Bolletino di Zoologia* 55 (3): 129-132.

- Morales-Nin, B. y S. Ralston. 1990. Age and growth of *Lutjanus kasmira* (Forsk.) in Hawaiian waters. *Journal of Fish Biology* 36: 191-203.
- Palmer, C. J. 1979. *The biology of the British Atherinidae, with particular reference to Atherina presbyter Cuvier of Langstone Harbour, Hampshire*. Tesis doctoral. Portsmouth Polytechnic. Hampshire, Reino Unido: 240 pp.
- Palmer, C. J. y M. B. Culley. 1983. Aspects of the biology of the sand smelt *Atherina boyeri* Risso, 1810 (Teleostei: Atherinidae) at Oldbury-upon-Severn, Gloucestershire, England. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 16 (2): 163-172.
- Pauly, D. 1983. Algunos métodos simples para la evaluación de los recursos pesqueros tropicales. *FAO Doc. Tec. Pesca* 234: 49 pp.
- Pérez-Ruzafa, A., C. Marcos, I. M. Pérez-Ruzafa y J. D. Ros. 1987. Evolución de las características ambientales y de los poblamientos del Mar Menor. *Anales de Biología (Biología Ambiental)* 12 (3): 53-65.
- Quignard, J. P. y A. Pras. 1986. Atherinidae. En: *Fishes of the north-eastern Atlantic and the Mediterranean*. P. J. P. Whitehead, M. L. Bauchot, J. C. Hureau, J. Nielsen y E. Tortonese (eds.): 1207-1210. Unesco. París.
- Ramsar Convention. 1996. Recomendación 6.15: Restauración de Humedales. En: *La Convención sobre los humedales. 6.ª Reunión de la Conferencia de las partes contratantes* (19-27 de marzo de 1996. Brisbane, Australia). http://www.ramsar.org/rec/key_rec_6.15_s.htm
- Reznick, D. N. 1985. Costs of reproduction: an evaluation of the empirical evidence. *Oikos* 44: 257-267.
- Rodríguez-Ruiz, A. 1992. *Relaciones entre la comunidad íctica y la estructura del hábitat en un río de régimen mediterráneo*. Tesis doctoral. Universidad de Sevilla. Sevilla, España: 400 pp.
- Rojas, P., L. Jiménez, P. Toledo y G. Mares. 1993. Estimación de los parámetros de crecimiento y ciclo de madurez gonádica del charal blanco *Chirostoma grandocule* Steindachner, 1894 (Pisces, Atherinidae) del lago de Pátzcuaro, Mich. *Ciencia Pesquera* 10: 69-77.
- Rosecchi, E. y A. J. Crivelli. 1992. Study of a sand-smelt (*Atherina boyeri* Risso, 1810) population reproducing in freshwater. *Ecology of Freshwater Fish* 1: 77-85.
- Rosecchi, E. y A. J. Crivelli. 1995. Sand smelt (*Atherina boyeri*) migration within the water system of the Camargue, southern France. *Hydrobiologia* 300/301: 289-298.
- Rosenberg, A. A. y J. R. Beddington. 1988. Length-based methods of fish stock assessment. En: *Fish Population Dynamic*. J. A. Gulland (ed.): 83-103. John Wiley & Sons. Reino Unido.
- Ruchon, F., T. Laugier y J. P. Quignard. 1993. Variation saisonnière de la taille des oeufs et de la fécondité par acte de ponte de *Lipophrys pavo* (Teleostei, Blennidae) dans une lagune nord méditerranéenne (France, Mauguio). *Cybiurn* 17: 197-214.
- Shul'man, G. E. 1974. *Life Cycles of Fish*. John Wiley. Nueva York: 25-147.
- Sokal, R. R. y F. J. Rohlf. 1981. *Biometry. 2nd Ed.* W. H. Freeman and Company. Nueva York: 859 pp.
- Sostoa, A. 1983. *La comunidad de peces del Delta del Ebro*. Tesis doctoral. Universidad de Barcelona. Barcelona, España: 620 pp.
- Stearns, S. C. 1976. Life-history tactics: a review of the ideas. *The Quarterly Review of Biology* 51: 3-47.
- Sutton, S. G., T. P. Bult y R. L. Haedrich. 2000. Relationships among fat weight, body weight, water weight and condition factors in Wild salmon Parr. *Transaction of the American Fisheries Society* 129: 527-538.
- Tomasini, J. A., D. Collart y J. P. Quignard. 1999. Reserve management strategy for the sand smelt from brackish lagoons in southern France. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 79: 145-151.
- Tomasini, J. A. y T. Laugier. 2002. Male reproductive strategy and reserve allocation in sand smelt from brackish lagoons of southern France. *Journal of Fish Biology* 60: 521-531.
- Trabelsi, M. y F. Kartas. 1989. La reproduction de l'athérine *Atherina boyeri* Risso, 1810 en milieu marin et lagunaire. *Bulletin de l'Institut National Scientifique et Technique d'Océanographie et de Pêche de Salammbô* 16: 79-101.
- Turnpenny, A. W. H., R. N. Bamber y P. A. Henderson. 1981. Biology of the sand smelt (*Atherina presbyter* Valenciennes) around Fawley Power Station. *Journal of Fish Biology* 18: 417-427.
- Vizcaíno, A. 1997. Fundamentos biológicos de la normativa pesquera. En: *Biología Pesquera*. B. García-García, I. Bermúdez, C. Bas y S. Zamora (eds.): 99-112. Universidad de Murcia. Aulas del Mar. Consejería de Medio Ambiente, Agricultura y Agua de la Región de Murcia. Murcia, España.
- Walford, L. A. 1946. A new graphic method of describing the growth of animals. *Biological Bulletin* 90 (2): 141-147.
- Wootton, R. J. 1998. *Ecology of Teleost Fishes*. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, Países Bajos: 386 pp.