



UNIVERSIDAD PERUANA
CAYETANO HEREDIA
ESCUELA DE POSGRADO VÍCTOR ALZAMORA CASTRO

**IMPACTO DE LAS VARIACIONES
AMBIENTALES CLIMATOLÓGICAS
EN LAS LARVAS DE ANCHOVETA
Engraulis ringens (Jenyns, 1842) Y
SARDINA *Sardinops sagax* (Jenyns, 1842)
USANDO UN MODELO DE BALANCE
ENERGÉTICO DINÁMICO**

TESIS PARA OPTAR AL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS DEL MAR

Bach. EDGAR MOISÉS MEZA FIGUEROA

Lima - Perú

2016

“Nature is seen by humans through a screen of beliefs, knowledge and purposes, and it is in terms of their images of nature, rather than of the actual structure of nature, that they act”

Roy Rappaport

Ecology, Meaning and Religion

ASESOR DE TESIS

Dr. Jorge Larry Tam Málaga

Profesor Investigador – *Facultad de Ciencias y Filosofía, Universidad Peruana Cayetano Heredia.* (Lima, Perú)

Investigador – *Laboratorio de Modelado Oceanográfico, Ecosistémico y de Cambio Climático, Instituto del Mar del Perú.*
(Callao, Perú)

CO-ASESOR DE TESIS

Dra. Laure Pecquerie

Investigadora – *Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin, Institut of Research for Development* (Brest, Francia)

Dedicatoria:

A Dios

A mis padres Edgar y Antonieta

A mis hermanas Mosi y Melissa

A mi novia Pamela

A mis familiares, profesores y

amigos

AGRADECIMIENTOS

Al finalizar la presente investigación, quisiera hacer un recuento de las personas y/o instituciones que hicieron posible la realización de este trabajo. En primer lugar agradecer a mi familia, de quienes recibí un amplio respaldo al decidir estudiar esta maestría, gozando de su comprensión y apoyo.

A la Universidad Peruana Cayetano Heredia que, bajo su consecuente apuesta por la investigación en el Perú, ha diseñado un programa de postgrado único en el país reuniendo a lo más selecto de los investigadores en Ciencias del Mar, tanto peruanos como extranjeros. Quisiera destacar mi agradecimiento al Dr. Dimitri Gutiérrez quien ha dirigido este programa y a quien muchos de nosotros le debemos nuestros resultados. En ese sentido, amplío mi gratitud a los doctores Ken Takahashi y Michelle Graco en quienes encontré una gran fuente de inspiración sobre los complejos problemas que envuelven el sistema de Humboldt.

Me gustaría mencionar al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONCYTEC) y a su programa de CIENCIACTIVA, gracias a los cuales se pudo financiar los estudios de maestría y la adquisición de equipos para el desarrollo de la misma. Su apuesta por el desarrollo de programas de postgrado que fomente la investigación en ciencia y tecnología ha permitido, y permitirá, la formación de nuevos científicos que suplirán las necesidades de nuestro país.

Destacar mi agradecimiento especial al Dr. Jorge Tam, quien me consideró adecuado para el desarrollo de una investigación empleando modelos computacionales y que me permitió ingresar al Laboratorio de Modelado Oceanográfico, Ecosistémico y de Cambio Climático en donde pude aprender todo

lo relacionado a la programación. Así mismo su aceptación como asesor y guía hasta el final del presente trabajo.

Asimismo, agradecer a la Dra. Laure Pecquerie, quien a través de su asesoría, me enseñó las vicisitudes del modelo DEB, las complejas interacciones y sus aplicaciones. Además, de resaltar su pedagogía en la enseñanza y la preparación para el desarrollo de esta investigación. Mucho de lo aquí presentado ha sido posible gracias a su guía.

Una institución que merece mi total reconocimiento es el Instituto del Mar del Perú, donde pude realizar mi investigación y, además, pude conocer en primer plano las investigaciones realizadas en Ciencias del Mar. Así, en primer lugar, me gustaría agradecer al Laboratorio de Modelado Oceanográfico, Ecosistémico y de Cambio Climático en donde realicé mi investigación, agradecer las enseñanzas y el apoyo desinteresado que me permitió aprender desde cero todo lo relacionado a la programación; mencionando de manera especial al Lic. Jorge Ramos, Lic. Yvan Romero, Mg. Adolfo Chamorro, Mg. Dante Espinoza, Lic. Carlos Quispe, Lic. Cinthia Arellano. Además, resaltar mi gratitud a los investigadores del IMARPE que me brindaron su ayuda en la facilitación de datos y en los consejos de investigación, mencionando al Dr. Pepe Espinoza del Laboratorio de Ecología Trófica, a la Biól. Patricia Ayón y la Biól. Katia Arones del Área de Evaluación de Producción Secundaria, al Biól. Ángel Perea del Laboratorio de Biología Reproductiva; así mismo, agradecer al personal administrativo de la Biblioteca Especializada del IMARPE en especial a la Lic. Miryam Arce y a la Sra. Olga Cornejo por su apoyo en las consultas bibliográficas.

En el plano internacional quisiera destacar el apoyo y permanente gratitud al *Institut de Recherche pour le Développement* (IRD) de Francia, por ser un ente que agrupa a diversas instituciones de investigación y, por ende, a investigadores que realizan sus trabajos en conjunto con sus contrapartes peruanas. En lo específico al apoyo en la realización del Curso DEB en el Programa de Maestría en Ciencias del Mar en la UPCH, por el cual opté a desarrollar la presente investigación. Además agradecer al programa *Jeunes équipes associées à l'IRD* (JEAI) – Ecología Marina Cuantitativa del Ecosistema de Afloramiento Peruano, por las continuas discusiones y apoyos a la red de jóvenes investigadores. También al *Laboratoire des sciences de l'environnement marin* (LEMAR), al *Institut Universitaire Européen de la Mer* (IUEM) y a la *Université de Bretagne Occidentale* (UBO) gracias a los cuales pude desarrollar una pasantía en Brest, Francia, que me permitió conocer las bases de la teoría DEB.

Al finalizar quisiera agradecer a todas las personas que desde un inicio consolidaron mi espíritu y vocación por la investigación, en especial a mis profesores de la Facultad de Oceanografía, Pesquería, Ciencias Alimentarias y Acuicultura, de mi querida *alma mater* Universidad Nacional Federico Villarreal; Ing. Valentín Mogollón, Ing. Claudio Álvarez, Ing. Carlos Llontop, Dr. Walter Zambrano, Dra. Susana Sirvas, Biól. Betty Gamero, Dra. Violeta Valdivieso, y una mención especial para el Ing. Gustavo Laos, gracias a quien pude conocer e interesarme en la Oceanografía. Termino agradeciendo y reconociendo a todos aquellos que realizan ciencia en nuestro país, a los estudiantes de postgrado (a mis compañeros), y en especial a todos los que investigan las complejidades del Sistema de la Corriente del Humboldt.

ÍNDICE

RESUMEN	
ABSTRACT	
INTRODUCCIÓN	1
CAPÍTULO I: PLANTEAMIENTO DE LA INVESTIGACIÓN	3
1.1. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA.....	3
1.2. PREGUNTA CIENTÍFICA	4
1.3. MARCO TEÓRICO.....	4
1.3.1. <i>Anchoveta y Sardina</i>	4
1.3.2. <i>El Balance Energético Dinámico en Peces</i>	12
1.4. JUSTIFICACIÓN	19
1.5. OBJETIVOS	21
1.5.1. <i>Objetivo General</i>	21
1.5.2. <i>Objetivos Específicos</i>	21
1.6. HIPÓTESIS	21
CAPÍTULO 2: METODOLOGÍA	22
2.1. DISEÑO DE ESTUDIO	22
2.2. POBLACIÓN DE ESTUDIO.....	22
2.3. MUESTRA	22
2.4. VARIABLES	22
2.4.1. <i>Variables Independientes:</i>	22
2.4.2. <i>Variables Dependientes:</i>	22
2.5. OPERACIONALIZACIÓN DE VARIABLES	23

2.6. MODELO DEL BALANCE ENERGÉTICO DINÁMICO (DEB)	25
2.6.1. <i>Parámetros del ciclo de vida de anchoveta y sardina</i>	25
2.6.2. <i>Estimación y optimización de parámetros</i>	26
2.6.3. <i>Parámetros del modelo DEB</i>	27
2.6.4. <i>Supuestos del modelo DEB estándar</i>	30
2.6.5. <i>Procesos del modelo DEB</i>	31
2.7. ANÁLISIS DE DATOS	33
2.7.1. <i>Prueba de Hipótesis</i>	33
2.7.2. <i>Otros Análisis</i>	34
CAPÍTULO 3: RESULTADOS	36
3.1. PARÁMETROS DEL CICLO DE VIDA	36
3.2. ANÁLISIS DE LAS VARIACIONES AMBIENTALES FRENTE A LA COSTA PERUANA	39
3.3. DETERMINACIÓN DE LA TEMPERATURA DE ARRHENIUS.....	45
3.4. ESTIMACIÓN DE PARÁMETROS DEL MODELO DEB.....	50
3.5. PARÁMETROS DEL MODELO DEB DE ANCHOVETA Y SARDINA	57
3.6. COMPARACIÓN DEL CRECIMIENTO DEL MODELO DEB ESTÁNDAR CON MODELOS EMPÍRICOS	59
3.7. MODELO ESTÁNDAR DEB PARA ANCHOVETA Y SARDINA.....	63
<i>Anchoveta</i>	63
<i>Sardina</i>	66
3.8. ANÁLISIS DE SENSIBILIDAD DEL MODELO DEB ESTÁNDAR	70
3.9. SUPERVIVENCIA DE LARVAS DE ANCHOVETA Y SARDINA SOMETIDAS A INANICIÓN EN EL MODELO DEB ESTÁNDAR.....	74

3.10. IMPACTO DEL MOMENTO DE DESOVE BAJO CONDICIONES AMBIENTALES CLIMATOLÓGICAS SOBRE LAS VARIABLES OBSERVABLES DE ANCHOVETA Y SARDINA EN EL MODELO DEB ESTÁNDAR.....	77
CAPÍTULO 4: DISCUSIONES	87
4.1. DATOS DE ENTRADA	87
4.2. ESTIMACIÓN DE PARÁMETROS	89
4.3. VALIDACIÓN.....	91
4.4. EFECTO DE LA INANICIÓN	92
4.5. EFECTO DEL MOMENTO DE DESOVE	93
4.6. IMPLICANCIAS PARA EL MANEJO PESQUERO.....	95
CAPÍTULO 5: CONCLUSIONES	97
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	99
ANEXOS	115
APÉNDICE A: CÓDIGOS DE ESTIMACIÓN DE PARÁMETROS DEB	115
<i>A.1. pars_init_Engraulis_ringens.....</i>	<i>115</i>
<i>A.2. pars_init_Sardinops_sagax.....</i>	<i>117</i>
<i>A.3. mydata_Engraulis_ringens</i>	<i>119</i>
<i>A.4. mydata_Sardinops_sagax.....</i>	<i>125</i>
<i>A.5. predict_Engraulis_ringens.....</i>	<i>131</i>
<i>A.6. predict_Sardinops_sagax.....</i>	<i>135</i>
<i>A.7. run_Engraulis_ringens.....</i>	<i>139</i>
<i>A.8. run_Sardinops_sagax.....</i>	<i>140</i>

<i>A.9. pars_Engraulis_ringens</i>	141
<i>A.10. pars_Sardinops_sagax</i>	144
APÉNDICE B: CÓDIGOS DEL MODELO DEB ESTÁNDAR.....	147
<i>B.1. Procesos del modelo estándar</i>	147
<i>B.2. Variable forzante: temperatura</i>	148
<i>B.3. Variable forzante: alimento</i>	149
<i>B.4. Variables iniciales: anchoveta</i>	151
<i>B.5. Variables iniciales: sardina</i>	153
<i>B.6. Parámetros DEB: anchoveta</i>	155
<i>B.7. Parámetros DEB: sardina</i>	157
<i>B.8. Ecuaciones diferenciales</i>	159
<i>B.9. Integración numérica</i>	162
<i>B.10. Cálculo de variables observables</i>	163
<i>B.11. Gráficos</i>	164
<i>B.12. Ejecutar modelo</i>	169

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Datos básicos y tasas calculadas para anchoveta y sardina (23°C) (23)...	6
Tabla 2. Parámetros de ciclo de vida de anchoveta y sardina de la HCS (32), pico de desove de sardina (80).....	7
Tabla 3. Parámetros del Ciclo de Vida (<i>zero-variate</i>)	26
Tabla 4. Parámetros del Ciclo de Vida (<i>univariate</i>)	26
Tabla 5. Principales Parámetros del modelo DEB	27
Tabla 6. Parámetros del ciclo de vida de la anchoveta (iniciales)	36
Tabla 7. Parámetros del ciclo de vida de sardina (iniciales)	37
Tabla 8. Metabolismo estándar de anchoveta a diferentes temperaturas y longitudes Villavicencio y Muck (10).....	46
Tabla 9. Metabolismo estándar de sardina a diferentes temperaturas y longitudes Villavicencio y Muck (10).....	47
Tabla 10. Temperatura de Arrhenius para anchoveta y sardina.....	49
Tabla 11. Comparación de parámetros del ciclo de vida de la anchoveta: iniciales y optimizados.....	50
Tabla 12. Comparación de parámetros del ciclo de vida de la sardina: iniciales y optimizados.....	51
Tabla 13. Parámetros del modelo DEB para anchoveta.....	57

Tabla 14. Parámetros del modelo DEB para sardina	58
Tabla 15. Descripción de los patrones de crecimiento (cm), peso húmedo (g), reserva energética (J) y volumen estructural (cm ³) para anchovetas y sardinas de 1 año de edad en diferentes temporadas de desove.....	78
Tabla 16. Descripción de la edad a la metamorfosis en relación a la temporada de desove para larvas de anchoveta y sardina.	85

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Capturas de anchoveta (círculos negros) y sardina (círculos blancos) en el ecosistema de la Corriente de Humboldt (18) 10
- Figura 2. Representación esquemática de un DEB del atún de aleta azul del Pacífico. (59)..... 18
- Figura 3. Método WLS para estimar el error relativo promedio. (70)..... 27
- Figura 4. Serie de tiempo de clorofila-a en el nivel superficial del mar frente a la costa peruana (línea verde) y el nivel medio de clorofila-a (línea negra)..... 39
- Figura 5. Serie de tiempo de temperatura superficial del mar frente a la costa peruana (línea roja) y la temperatura promedio (línea azul)..... 40
- Figura 6. Análisis wavelet para clorofila-a al nivel superficial del mar. (a) Anomalía de clorofila-a de la señal estacional, (b) espectro de potencia wavelet para clorofila-a, (c) espectro global wavelet para clorofila-a y (d) escala promedio de la serie de tiempo. 41
- Figura 7. Análisis wavelet de la temperatura superficial del mar. (a) Anomalía de TSM de la señal estacional, (b) espectro de potencia wavelet para TSM, (c) espectro global wavelet para TSM y (d) escala promedio de la serie de tiempo. 42
- Figura 8. Climatología Costera de la Sistema Norte de la Corriente del Humboldt en el periodo 2003-2014. (a) Temperatura superficial del marl (°C), (b) clorofila-a superficial del mar (mg Chl/m³)..... 44

Figura 9. Diagrama de Arrhenius para el metabolismo estándar a diferentes longitudes de anchoveta con regresiones lineales.....	47
Figura 10. Diagrama de Arrhenius para el metabolismo estándar a diferentes longitudes de sardina con regresiones lineales.	48
Figura 11. Modelo de estimación de parámetros DEB. Calibración del modelo con la información de longitud (a) y el peso húmedo (b) de la anchoveta (32)...	52
Figura 12. Modelo de estimación de parámetros DEB. Calibración del modelo con la información de respiración a 14°C (a), 17°C (b) y 20°C (c) de anchoveta (10).....	53
Figura 13. Modelo de estimación de parámetros DEB. Calibración del modelo con la información de longitud (a) y el peso húmedo (b) de la sardina (32).....	55
Figura 14. Modelo de estimación de parámetros DEB. Calibración del modelo con la información de respiración a 14°C (a), 17°C (b) y 20°C (c) de sardina (10).	56
Figura 21. Crecimiento de larvas de anchoveta con un modelo empírico (línea roja) y con el modelo DEB (línea azul).....	59
Figura 22. Análisis residual del crecimiento de larvas de anchoveta.	60
Figura 23. Crecimiento de larvas de sardina con un modelo empírico (línea roja) y con el modelo DEB (línea verde)	61
Figura 24. Análisis residual del crecimiento de larvas de sardina.	62

Figura 15. Variables observables del modelo DEB para anchoveta. Crecimiento (a), relación longitud-peso (b), densidad energética (c) y fecundidad (d).	64
Figura 16. Variables de estado del modelo DEB para anchoveta. Volumen estructural del individuo (a), energía asignada a la reserva (b), energía asignada al desarrollo de la madurez (c) y la energía asignada a la reproducción (d)..	65
Figura 17. Variables observables del modelo DEB para sardina. Crecimiento (a), relación longitud-peso (b), densidad energética (c) y fecundidad (d).	68
Figura 18. Variables de estado del modelo DEB para sardina. Volumen estructural del individuo (a), energía asignada a la reserva (b), energía asignada al desarrollo de la madurez (c) y la energía asignada a la reproducción (d).	69
Figura 19. Efecto de la temperatura (parte superior) y el alimento (parte inferior) sobre el crecimiento de anchoveta.	71
Figura 20. Efecto de la temperatura (parte superior) y el alimento (parte inferior) sobre el crecimiento de sardina.	72
Figura 25. Supervivencia de larvas de anchoveta sometidas a inanición en relación a la temperatura y longitud.	75
Figura 26. Supervivencia de larvas de sardina sometidas a inanición en relación a la temperatura y longitud.	76
Figura 27. Impacto del momento de desove sobre el (a) crecimiento y la (b) relación longitud-peso en anchoveta al inicio (línea gruesa), medio (línea delgada) y fin (línea punteada) de la temporada de desove (verano: azul, invierno: negro).	79

Figura 28. Impacto del momento de desove sobre (a) la reserva energética y (b) el volumen estructural en anchoveta al inicio (línea gruesa), medio (línea delgada) y fin (línea punteada) de la temporada de desove (verano: azul, invierno: negro)..... 80

Figura 29. Impacto del momento de desove sobre el (a) crecimiento y la (b) relación longitud-peso en anchoveta al inicio (línea gruesa), medio (línea delgada) y fin (línea punteada) de la temporada de desove (verano: verde, invierno: negro). 82

Figura 30. Impacto del momento de desove sobre (a) la reserva energética y (b) el volumen estructural en anchoveta al inicio (línea gruesa), medio (línea delgada) y fin (línea punteada) de la temporada de desove (verano: verde, invierno: negro)..... 83

RESUMEN

Aplicamos la teoría del Balance Energético Dinámico (DEB) a dos especies de pequeños pelágicos: la anchoveta (*Engraulis ringens*) y la sardina (*Sardinops sagax*) del Sistema Norte de la Corriente de Humboldt (NHCS) frente a Perú. El modelo DEB fue forzado por factores ambientales obtenidos de la Clorofila-a Superficial del Mar a partir del satélite MODIS y la Temperatura Superficial del Mar del modelo NOAA-NCDC en el periodo 2003-2014. Se extendió el modelo DEB estándar para comparar la respuesta bioenergética de la anchoveta y la sardina a variaciones ambientales estacionales. Se encontró que: (i) el alimento fue directamente restrictivo sobre la longitud asintótica en ambas especies, mientras que la temperatura afectó la velocidad de los procesos y tasas metabólicas; (ii) las larvas de sardina sobrevivieron más tiempo en condiciones de inanición respecto de las larvas de anchoveta; la temporada de desove influyó de manera directa y significativa ($p < 0.05$) sobre (iii) la longitud y reserva energética en anchovetas y sardinas de un año de edad y sobre (iv) la edad a la metamorfosis en ambas especies. Se observó además que las larvas de anchoveta alcanzaron la metamorfosis en un tiempo menor respecto de las larvas de sardina ($p < 0.05$) en la temporada de desove de invierno-primavera. Se sugiere que el modelo debe ser acoplado con modelos de transportes de larvas para predecir la supervivencia de larvas.

Palabras Clave: Teoría DEB, *Engraulis ringens*, *Sardinops sagax*, Inanición, Desarrollo larval

ABSTRACT

We apply the Dynamic Energy Budget (DEB) theory to two small pelagic species: anchovy (*Engraulis ringens*) and sardine (*Sardinops sagax*) from the Northern Humboldt Current System (NHCS) off Peru. The DEB model was forced by environmental factors obtained Sea Surface Chlorophyll-a from MODIS satellite and Sea Surface Temperature from NOAA-NCDC model in the period 2003-2014. We extended the standard DEB model to compare the bioenergetic response of anchovy and sardine to seasonal environmental variations. We found that: (i) the food was directly restrictive on the asymptotic length in both species, while the temperature affected the speed of processes and metabolic rates; (ii) sardine larvae survived longer under starvation conditions concerning anchovy larvae; the spawning season influenced directly and significantly ($p < 0.05$) on (iii) the length and energy reserve in anchovies and sardines a year old and (iv) the age at metamorphosis in both species. We observed that anchovy larvae reached metamorphosis in less time with respect to the sardine larvae ($p < 0.05$) in the spawning season winter-spring. We suggested that the model must be coupled with larval transport models to predict larval survival.

Keywords: DEB theory, *Engraulis ringens*, *Sardinops sagax*, Starvation, Larval development

INTRODUCCIÓN

Los pequeños peces pelágicos como las sardinas y las anchovetas son generalmente las especies más abundantes en las regiones más productivas en los océanos del mundo (1), además son la fuente primaria de alimento para muchos mamíferos marinos, aves marinas y peces de gran tamaño, transfiriendo energía desde el plancton a los depredadores más grandes (2). Bouchón *et al* (3) explican que el mar peruano se encuentra ubicado en el área de afloramiento más importante del mundo y que es la base de una inmensa cadena trófica, lo que favorece el desarrollo de grandes volúmenes de recursos pesqueros. Es así que el ecosistema de afloramiento peruano mantiene la pesquería más importante del mundo, lo cual no se explicaría sólo por sus niveles de productividad primaria, lo que da lugar a lo que se conoce como “la paradoja de la anchoveta peruana” (4) (5).

La anchoveta (*Engraulis ringens*) y la sardina (*Sardinops sagax*) son especies de pequeños pelágicos que habitan el Sistema Norte de la Corriente del Humboldt. Han tenido y tienen una gran importancia en la pesquería a nivel nacional y mundial. La anchoveta soporta la mayor pesquería monoespecífica del mundo (6) con capturas promedio para Chile y Perú de 7 millones de toneladas en el periodo de 2003-2012. En el caso de sardina las capturas disminuyeron de un promedio de 2.5 millones de toneladas en el periodo 1987-1992 a 304 toneladas entre 2002 y 2005, lo cual evidenció el colapso de su pesquería. (7)

El éxito en el reclutamiento está relacionado con las primeras etapas de vida de los peces (8); como larvas, los pequeños peces pelágicos son extremadamente vulnerables a la inanición (9). Villavicencio y Muck (10) encontraron que sobre la

mortalidad, la producción y el comportamiento de la anchoveta y la sardina; a) el incremento de la temperatura limita el desarrollo normal de larvas, eclosión reducida de huevos; migración a zonas más frías, b) el descenso del oxígeno reduce la sobrevivencia de larvas, y c) una menor disponibilidad de alimento provoca el ayuno de larvas.

El modelo del Balance Energético Dinámico (DEB) describe cómo los individuos adquieren y utilizan la energía, y puede servir como una relación entre diferentes niveles de organización biológica (11). Todos los organismos vivos están cubiertos en un solo marco cuantitativo, las predicciones de la cual se analiza una amplia variedad de resultados experimentales en los diferentes niveles de organización biológica (12). La teoría DEB se ha aplicado con éxito a varias especies de *Clupeiformes* para comparar las estrategias bioenergéticas y fisiológicas en la utilización de la energía.

Con el empleo del modelo DEB estándar se podrá estudiar el efecto de la variación estacional de la temperatura superficial del mar y la clorofila-a superficial del mar en la edad a la metamorfosis de anchoveta y sardina como *proxy* al éxito de su reclutamiento y, por ende, a la comprensión, posterior, de la variabilidad del stock, así como a la implementación de medidas de manejo de la pesquería.

CAPÍTULO I: PLANTEAMIENTO DE LA INVESTIGACIÓN

1.1. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

Las anchovetas y las sardinas son especies pelágicas de gran importancia en la pesca mundial (6), la interacción de sus poblaciones y el incremento y/o descenso de las mismas han sido desde los noventas una motivación en la investigación científica (13) (14) (15) (16) (17) (18) (19). Para el caso peruano, la anchoveta sostiene, en la actualidad, la pesca industrial nacional (6), mientras que la sardina lo hizo durante los ochentas, habiendo casi desaparecido en la actualidad (20).

Los estudios sobre los primeros estadios de vida de anchoveta (21) y sardina (22) se han realizado entre los sesentas y setentas, mientras que lo referido a la bioenergética en anchoveta y sardina ha sido desarrollado principalmente durante los ochentas (10) (23) (24) (25) (26). En la actualidad no se desarrollan estudios experimentales sobre la bioenergética de larvas y adultos tanto de anchoveta como de sardina.

Los estadios larvarios constituyen una etapa sumamente crítica y pueden llevar a determinar el fracaso del reclutamiento de una población dada (27). Por ende existe una gran incertidumbre sobre cómo la bioenergética, de los primeros estadios de vida de anchoveta y sardina, reacciona ante variaciones ambientales estacionales y cómo estas repercuten sobre las características de historia de vida de sus poblaciones.

Muchos de los modelos empíricos, que van desde el modelo de Lavoisier para la calorimetría indirecta, modelo de Kleiber para la respiración como

función del peso corporal, el modelo de von Bertalanffy para el crecimiento de los animales y el modelo de Droop para el crecimiento de algas con nutrientes limitados resultan ser casos especiales de modelos DEB que se derivan de la teoría. Esto hace que la teoría DEB sea la teoría cuantitativa mejor probada en biología (12).

Por lo tanto es importante la aplicación de nuevas técnicas de estudio de la bioenergética que combinen una avanzada biología y procedimientos matemáticos que permitan, desde una nueva perspectiva, la modelización del crecimiento, inanición, edad a la metamorfosis, reproducción, etc., para todo el ciclo de vida de anchoveta y sardina.

1.2. PREGUNTA CIENTÍFICA

¿Cómo las variaciones ambientales estacionales del Sistema Norte de la Corriente del Humboldt durante el periodo 2003-2014 impactan en la bioenergética de anchoveta y sardina?

1.3. MARCO TEÓRICO

1.3.1. Anchoveta y Sardina

La anchoveta y la sardina son especies pelágicas, de talla pequeña y cuerpo alargado, comprimido para anchoveta y grueso para sardina. La anchoveta y la sardina pertenecen al orden *Clupeiformes*; la anchoveta pertenece a la familia *Engraulidae* y al género *Engraulis* (28); mientras que la sardina pertenece a la familia *Clupeidae* y al género *Sardinops* (29).

Pueden alcanzar longitudes de hasta ~20 cm para la anchoveta y ~39 cm para la sardina (30) (31). La preferencia de la anchoveta es por temperaturas moderadamente frías con rangos que oscilan entre 14° y 23°C; mientras que la sardina vive en ambientes relativamente cálidos con rangos que oscilan entre 17° y 25°C (30) (31). La salinidad para anchoveta varía entre 34.5 y 35.1 unidades prácticas de salinidad (UPS), en sardina la salinidad varía entre 34.8 y 35.3 UPS (30) (31). La distribución de la anchoveta va desde los 03°30' S hasta los 37° S, diferenciando dos stocks (~15° S), la distribución de la sardina es desde 01° 39' S hasta los 37° S, incluyendo las islas Galápagos (30) (31). Ambas tienen distribuciones verticales dentro de los 100m y la longitudinal es de ~60 millas para anchoveta y ~200 millas para sardina (30) (31).

Villavicencio (24), cuando analiza la potencia ecológica de anchoveta y sardina, encontró que para el caso de larvas la potencia ecológica de sardina es mayor que la de anchoveta, mientras que los juveniles y adultos de anchoveta son más eficientes que los de sardina. La relación de peso, temperatura y nivel de actividad de anchoveta y sardina (10), considera que un cambio de temperatura de 6 °C afecta a ambas especies de una forma diferente, es así que una larva de anchoveta (0.1 g) tiene que incrementar sus gastos metabólicos dos veces más que la larva de sardina, pero una anchoveta adulta (40 g) necesita solo un 60% de lo que requiere una sardina del mismo tamaño. ([Tabla 1](#)).

Tabla 1. Datos básicos y tasas calculadas para anchoveta y sardina (23°C) (23)

Longitud (cm)		0,4	5	10	15	20	30
Peso húmedo (g)	An.	0,00015	1,4	8,7	24,9	52,6	—
	Sa.	0,00015	2,1	13,6	40,8	88,9	266,1
Area de la boca (cm ²)	An.	—	0,3	2,5	9,7	14,1	—
	Sa.	—	0,1	0,5	3,0	9,8	15,8
Velocidad de natación (cuerpos seg ⁻¹)	activo:	0,6	1,3	1,9	1,8	1,4	1,1
	descanso:	0,2	0,4	0,6	0,5	0,4	0,3
Gastos metabólicos (cal 12 h ⁻¹)	activo: An.	0,0035	16,7	133,5	461,0	936,9	—
	Sa.	0,0021	20,8	391,4	2330,8	5190,7	22922,1
	descanso: An.	0,0034	14,2	82,7	233,5	462,6	—
	Sa.	0,0020	13,2	103,9	354,1	735,5	2291,1
Ración mínima vital (cal día ⁻¹)	An.	0,064	51,5	360,3	1157,5	2332,5	—
	Sa.	0,052	56,7	825,5	4474,8	9877,0	42022,0
Ración (D=0,2 cal l ⁻¹) (cal día ⁻¹)	An.	0,059	14,5	322,7	1761,4	2668,2	—
	Sa.	0,059	3,5	69,1	553,2	1843,6	3507,2
Densidad mínima vital del alimento (cal l ⁻¹)	An.	0,22	0,71	0,22	0,13	0,2	—
	Sa.	0,18	2,9	2,4	1,6	1,1	2,4
Producción (D=0,2 cal l ⁻¹) (cal día ⁻¹)	An.	+0,014	-37,0	-37,6	+603,9	+335,7	—
	Sa.	+0,026	-53,2	-291,2	-3931,7	-8033,4	-38514,8

Las larvas de sardina pueden todavía crecer en una densidad de alimento en la cual las larvas de anchoveta ya no podrían, explica Villavicencio *et al* (23), y estarían sufriendo inanición [...] esta diferencia en su potencia ecológica influirá en la tasa de mortalidad con desventajas para las larvas de anchoveta en tiempo de baja concentración de alimento y elevados requerimientos alimenticios por las altas temperaturas.

Tsukayama & Sánchez (26) estiman que anchovetas de alrededor de 12 cm y 10 g movilizándose a 12 cm/s y en temperaturas de 15 °C requieren 1419-1811 joules por día para su mantenimiento, crecimiento y desarrollo de sus gónadas; correspondiendo esta energía a una ración de alrededor de 4% del

peso del animal. El 41-52% de dicha energía se utiliza para el mantenimiento, el 16-27% para el crecimiento y el 1-4% para el desarrollo gonadal. Villavicencio *et al* (25) encontró que para sardinas de 8.45 cm y 3.2g movilizándose a un cuerpo por segundo requiere de 600 Joules para el crecimiento y mantenimiento; correspondiendo a esta energía una ración de alrededor de 3.575% del peso del animal.

Las condiciones climáticas cambiantes relacionadas con “El Niño” aumentaron drásticamente los gastos metabólicos y bajaron las raciones diarias de ambas especies, anchoveta y sardina, afectando su producción, su mortalidad y su comportamiento (23). Marzloff *et al* (32) recopilaron los parámetros de crecimiento del modelo de von Bertalanffy (vB) de las principales especies de la HCS. Considerando una longitud asintótica para anchoveta de 20.5 cm y 39.0 cm para sardina, edad de madurez de 1 y 2 años y longevidad de 4 y 8 años respectivamente. (Tabla 2).

Tabla 2. Parámetros de ciclo de vida de anchoveta y sardina de la HCS (32), pico de desove de sardina (80)

	Crecimiento					Reproducción			Supervivencia
	L_{∞} (cm)	K (año ⁻¹)	t_0 (años)	a (g . cm ^{-b})	b (-)	Edad a la adultés (años)	Fecundidad relativa (huevos g SSB ⁻¹)	Pico de desove (año ⁻¹)	Longevidad (años)
Anchoveta	20.5	0.85	-0.14	0.0029	3.33	1	13200	Agos-Sept	4
Sardina	39	0.24	-0.78	0.0089	2.992	2	8000	Agos-Sept	8

En el Sistema de la Corriente de Humboldt (HCS), la producción primaria y secundaria está directamente afectadas por el cambio climático a través de las condiciones oceanográficas y ejercen un control tipo *bottom-up* en la abundancia de los peces forraje a escala poblacional (32). El crecimiento de la población humana y el cambio de las preferencias alimentarias están aumentando la demanda mundial de pescado, añadiendo presión a la preocupación por la sostenibilidad de la pesca (33). Los mayores incrementos promedio en el potencial de captura de peces se prevén en el Mar Nórdico (29,3%), el Golfo de Guinea (23,9%) y la región corriente de Kuroshio (21,3%). Los mayores descensos promedio se espera que en la corriente de Canarias (-14,6%) y la región de la plataforma norteamericana Occidental (- 13,2%). A nivel de la ZEE (Zona Económica Exclusiva), la captura potencial de Perú se prevé que disminuirá de manera significativa, mientras que habrá un aumento de la Islandia y Noruega. Para Sumaila *et al* (34), el cambio climático antropogénico está causando cambios a largo plazo en las condiciones atmosféricas y oceanográficas que afectan los ecosistemas marinos. Las capturas pesqueras marinas consisten casi exclusivamente de peces e invertebrados que dependen en gran medida de las condiciones oceanográficas. La teoría y la evidencia experimental reciente sugieren que los cambios en la temperatura y la química del océano afectan directamente a la fisiología, el crecimiento y la reproducción de estos organismos.

Sobre las fluctuaciones de la abundancia de anchoveta y sardina, Lluch-Belda *et al* (13) considera en su estudio sobre anchoas (*Engraulidae*) y

sardinas (*Sardinops* y *Sardina*) en las corrientes de California, Humboldt y Benguela que la interacción entre las poblaciones de anchoas y sardinas se debe a su preferencia por aguas frías y cálidas respectivamente (siendo opuesta en el caso de la corriente de Kuroshio). Considerando que en la mayoría de estos sistemas la sardina es de Tipo I -periodos globales cálidos- y muestra cambios en las formas fenotípicas de la población según la hipótesis Kawasaki (14), y la anchoveta es una especie de Tipo II con preferencias en los periodos globales fríos.

Chavez *et al* (15) plantea que existe una interacción entre las poblaciones de anchoveta y sardina en relación al planteamiento de Lluich-Belda, ellos hicieron un análisis de 50 años y consideraron también que los mayores índices de anchoveta *Engraulis ringens* (1970's) y de sardina *Sardinops sagax* (1980's) están relacionados a cambios multidecadales, principalmente con la Oscilación Decadal del Pacífico (PDO). Gutiérrez *et al* (17) realiza un análisis con los datos obtenidos a partir de cruceros del IMARPE desde 1983 al 2003, y muestran que durante el periodo de estudio la población de anchoveta se ha ido incrementando mientras que la de la sardina decrecía, pero durante El Niño de 1987 y 1997-1998 la población de anchoveta cayó y la de la sardina se incrementó.

Valdés *et al* (16) realizaron un análisis de la presencia de escamas en sedimentos de los últimos 250 años en la Bahía de Mejillones al Norte de Chile, encontrando que las variaciones de la población de anchoveta y sardina en los últimos 50 años refleja la misma tendencia planteada por Chávez (15); aunque cuando se analizan los sedimentos de fines de 1800's

se encuentra que en la reconstrucción de la población existió una codominancia entre anchoveta y sardina y que se explicaría por incrementos en la intensidad del afloramiento. Las fluctuaciones de las capturas de anchoveta y sardina fueron descritas por Alheit y Ñiquén (18), en relación a cambios de régimen ([Figura 1](#)).

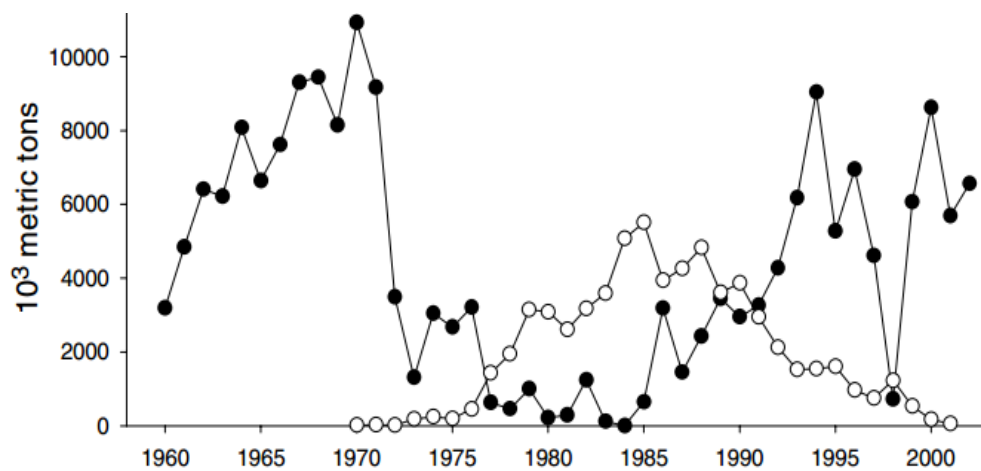


Figura 1. Capturas de anchoveta (círculos negros) y sardina (círculos blancos) en el ecosistema de la Corriente de Humboldt (18)

Bertrand *et al* (19) considera, para El Niño 97-98, que la anchoveta está altamente relacionada con las condiciones de la masa de agua costera fría (CCW), mientras que la sardina solo mostró una presencia costera debido al ingreso de aguas oceánicas. La anchoveta se concentró en pequeñas zonas de refugio que le permitió evitar la muerte masiva de adultos; en el caso de la sardina encontró condiciones favorables durante El Niño, pero debido a la sobre pesca, el cambio abrupto entre El Niño y La Niña, y el cambio del régimen Decadal, provocaron el colapso del stock de sardina. Este colapso

es comparado con el de la anchoveta durante el periodo de 1972-1973 (19). Los impactos sobre otras especies pelágicas como la sardina (*Sardinops sagax*, Clupeidae), jurel (*Trachurus murphyi*, Carangidae) y caballa (*Scomber japonicus*, Scombridae) son por lo general en el sentido opuesto, aumentando su biomasa durante y después de los eventos de El Niño (35) (36). La preferencia de la sardina por aguas cálidas se observa en Bertrand *et al* (19), donde la sardina tiene un máximo de capturas aproximadamente en los 21 °C, mientras que la anchoveta tiene un máximo de capturas aproximadamente en los 18 °C.

En pesquería, reclutamiento es definido como la adición de nuevos individuos al stock (37). La relación entre la abundancia de reproductores y el reclutamiento es una de las relaciones más renombradas en ciencia pesquera (38). El papel del medio ambiente como motor de la variabilidad del reclutamiento, ya sea mediante la definición de la mortalidad directa o indirectamente, a través de la alteración de las relaciones entre las etapas del ciclo de vida (39) o entre diferentes niveles en una cadena alimentaria (40) es indiscutible.

El éxito en el reclutamiento está relacionado con las primeras etapas de vida de los peces (8), Hjort (41) puso la base conceptual sobre los factores que conducen el reclutamiento, con sus teorías de período crítico y la deriva aberrante, iniciando el debate sobre la importancia de las primeras etapas de vida en comparación con la población adulta.

La hipótesis de la "duración de la etapa" o "dependiente del crecimiento" (42) (43) sugiere que el crecimiento rápido implica una sucesión rápida de una etapa de vida a la siguiente. Basado en la suposición de que las probabilidades de supervivencia aumentan con cada etapa del desarrollo, mientras más corta sea la duración de las primeras etapas de vida es mayor el potencial de supervivencia del individuo. La variabilidad en la duración de las etapas larvales temprana y tardía de la sardina y la anchoveta se ha implicado con los cambios en las tasas de mortalidad y las fluctuaciones de reclutamiento posteriores (44) (45) (46). Takahashi & Watanabe (47) vinculan las tasas de desarrollo y crecimiento de larvas de anchoa japonesa (*Engraulis japonicus*) de la clase anual, que indica que los individuos de crecimiento rápido tienen mayores probabilidades de metamorfosear y reclutar.

1.3.2. El Balance Energético Dinámico en Peces

El desarrollo y aplicación de modelos bioenergéticos en peces ha florecido en años recientes, debido en parte a la complejidad de los problemas que enfrentan los biólogos pesqueros (48). La teoría del Balance Energético Dinámico (DEB) ofrece una manera sistemática, aunque abstracta, para describir cómo un organismo adquiere y utiliza la energía y los elementos esenciales para los procesos fisiológicos, además de cómo el rendimiento fisiológico está influenciada por variables ambientales tales como la temperatura y la disponibilidad de alimentos (49). En contraste, los modelos bioenergéticos tradicionales proporcionan un enfoque teórico para la estimación de la asignación de la energía en los animales mediante la

partición de la energía consumida en tres componentes básicos: metabolismo, desechos y crecimiento (50). La síntesis de la teoría DEB y la discusión de los conceptos subyacentes ya han sido presentadas en la literatura (11) (51) (52) (53). Por lo tanto, el DEB tiene varias ventajas en comparación con otros modelos: se necesita un pequeño número de parámetros, es genérico y puede ser aplicado a diferentes especies y ecosistemas con cambios menores y es robusto y consistente. Sólo se utilizan 16 parámetros, pero se añadieron 4 para modular la influencia potencial de baja o alta temperatura en las tasas fisiológicas (54).

Se asume que la biomasa consiste de una o más reservas y una o más estructuras. Las dinámicas de estas piscinas metabólicas han seguido usando cinco conceptos de homeostasis, los cuales están destinados para la simplificación y mejora de la capacidad de prueba de las predicciones del modelo (55):

- Homeostasis fuerte: piscinas metabólicas no cambian en la composición y pueden ser concebidos como compuestos generalizados.
- Homeostasis débil: el individuo como un todo no cambia en su composición durante el crecimiento en entornos con la disponibilidad de alimento constante.
- Homeostasis estructural: el individuo no cambia la forma durante el crecimiento, esto implica que el área de la superficie es proporcional al volumen a la potencia de $2/3$.

- Homeostasis térmica: el individuo (endotermos, principalmente aves y mamíferos) calienta el cuerpo a una temperatura constante.
- Adquisición de homeostasis: el individuo come lo que necesita (sistema de demanda), en lugar de lo que está disponible (los sistemas de suministro).

Las enzimas que controlan las tasas metabólicas se modifican químicamente para funcionar a una temperatura particular. Esto implica un período de adaptación y complica la interpretación de las respuestas rápidas a los cambios de temperatura (12). Especies de ambientes que suelen tener fluctuaciones de gran envergadura (y rápidas) de temperatura tienen que utilizar enzimas que funcionan bien en un amplio rango de temperaturas, con el resultado de que tienen una temperatura de Arrhenius relativamente baja (alrededor 6kK). Las especies que viven en hábitats con una temperatura más o menos constante por lo general tienen una alta temperatura de Arrhenius (alrededor 12kK) (12).

El modelo estándar es el modelo DEB no degenerado más simple que implica la teoría DEB. Supone un único sustrato (de la composición química constante), una sola reserva, una estructura única e isomorfismo (12). Un modelo DEB estándar describe el rendimiento (crecimiento, el desarrollo, la reproducción, la respiración, etc.) de todos los estadios de vida de un animal (embrión a adulto), y predice la variación tanto intraespecífica e interespecífica en las tasas fisiológicas (49).

La relación lógica entre sustrato, reserva, estructura y madurez son dados en la [Figura 2](#). Los principales conceptos del modelo DEB estándar son explicados por Kooijman (12) de la siguiente manera:

- Alimentación: La ingesta de alimentos, es decir, la desaparición de los alimentos desde el medio ambiente, es proporcional al área de superficie del individuo. El argumento se basa en el principio más general que el transporte de los volúmenes es a través de áreas de superficie. La absorción de alimentos, es decir, el paso de metabolitos derivados de alimentos a través de la pared intestinal, se considera que es proporcional a la ingesta de alimentos. Este supuesto limita la actividad de las enzimas y de la flora intestinal en el proceso de digestión. La actividad de alimentación en general se considera que es una proporción fija del mantenimiento somático, independiente de la velocidad de alimentación. Los costos dependientes a la velocidad de alimentación son tomados del alimento, de nuevo como una proporción fija.
- Asimilación: La asimilación se define como el flujo de entrada de la reserva de metabolitos derivados de alimentos. En la situación sencilla de calidad constante de los alimentos, que se supone que es proporcional a la absorción de los alimentos, así que también para la ingesta de alimentos. La relación de los potenciales químicos de alimentos que han sido ingeridos, y la reserva que entra en el grupo de reserva se denomina eficiencia de asimilación, que se toma como una constante, independiente de la velocidad de alimentación. Dado

que los alimentos de los animales consiste en otros organismos, que tiene de reserva(s) y la estructura(s), la constancia de la calidad de la comida es realmente limitando aquí.

- **Dinámica de la Reserva:** El uso (o la movilización) de reserva, que es el combustible de todo el metabolismo, se considera que es dependiente de las cantidades de reserva y la estructura únicamente, no sobre la disponibilidad de alimentos; esto se ajusta a la filosofía de la homeostasis. A pesar de que la derivación es técnica, la dinámica de reserva resultante es muy simple: el cambio en la densidad de reserva es proporcional a la densidad de reserva; el factor de proporcionalidad implica la relación de la conductancia de energía y longitud estructural. La conductancia de la energía es un parámetro con dimensión de longitud por unidad de tiempo, donde la longitud realmente representa la relación entre el volumen y el área superficial.
- **La regla κ para asignación al soma:** Aunque la homeostasis débil permite que la fracción movilizada de la reserva que se asigna a la soma, llamado κ , depende de la cantidad de estructura, la regla más simple que resulta ser realista es que esta fracción es constante durante el ciclo de vida del individuo. El resto de la reserva movilizado se asigna al mantenimiento de la madurez, más la maduración (en embriones y juveniles) o reproducción (en adultos). La regla κ tiene generalizaciones estáticas y dinámicas agradables, que permiten una mayor flexibilidad en el crecimiento de las partes

del cuerpo (tejidos, órganos, tumores) en relación con alguna función.

- Crecimiento, incremento de estructura: La fracción κ de la reserva movilizado, menos el flujo de mantenimiento somático, se asigna al crecimiento; la conversión de la reserva en la estructura tiene una eficiencia constante, debido a la fuerte homeostasis. Mientras que el mantenimiento es impulsada por la demanda, el crecimiento es impulsado por la oferta; incluso los sistemas de suministro tienen componentes de la demanda, lo que hace que la longitud máxima es igual κ veces la relación de la tasa de asimilación específica al área de superficie y la tasa de mantenimiento específico al volumen.
- Reproducción: La fracción $1-\kappa$ de la reserva movilizado, menos el flujo de mantenimiento madurez, se asigna a la reproducción en los adultos; la conversión de la reserva de la madre en la de la descendencia tiene una eficiencia constante. Dado que la asignación a la reproducción por incremento de tiempo es incrementalmente pequeña, y la cantidad inicial de reserva de un embrión es también pequeña, necesitamos un buffer de reproducción para acumular la reserva invertido, y el tampón bajo reglas de manejo.

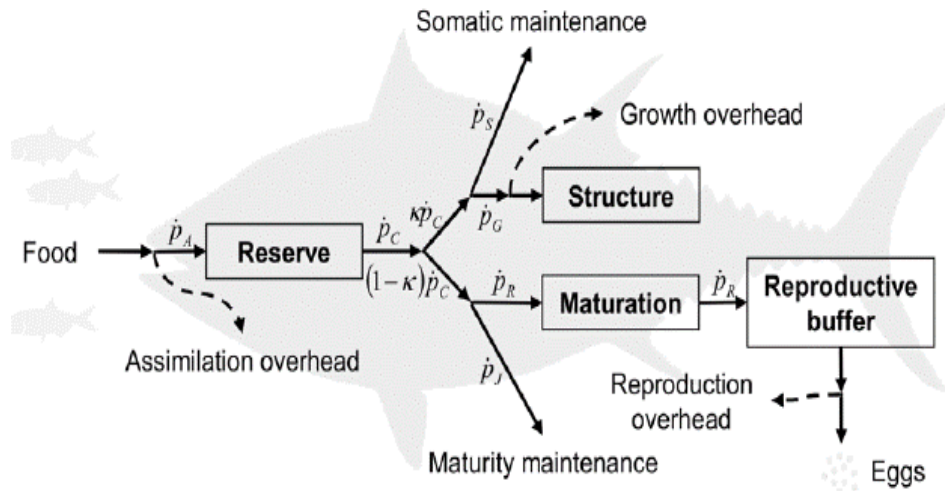


Figura 2. Representación esquemática de un DEB del atún de aleta azul del Pacífico. (59)

Existen diversos trabajos en los cuales se han desarrollado modelos DEB en peces, entre los trabajos se tiene el de Pecquerie *et al* (56) con la anchoa europea, Bodiguel *et al* (57) con la merluza europea, Freitas *et al* (58) con las especies de peces planos, la platija (*Pleuronectes platessa*), lenguado (*Platichthys flesus*), lenguado (*Limanda limanda*) y el lenguado (*Solea solea*), el gobio común (microps *Pomatoschistus*) y el gobio de arena (*Pomatoschistus minutus*), la babosa vivípara (*Zoarcetes vivíparos*), torogoleada (*Myoxocephalus scorpius*), la lubina (*Dicentrarchus labrax*), el bacalao (*Gadus morhua*), arenque del Atlántico (*Clupea harengus*), el espadín (*Sprattus sprattus*) y anchoa europea (*Engraulis encrasicolus*); además Jusup *et al* (59) con el atún de cola azul. En general (60) se ha obtenido el desarrollo del modelo DEB para 22 Chondrichthyes (e.g. Port Jackson shark: *Heterodontus portusjacksoni*), 40 Actinopterygii (e.g.

Chinook Salmon: *Oncorhynchus tshawytscha*) y 2 Sarcopterygii (e.g. Queensland lungfish: *Neoceratodus forsteri*).

Un nuevo enfoque es considerar el impacto del medio ambiente sobre las historias de vida individuales y desoves posteriores. Pecquerie *et al* (61) extienden la teoría del Balance Energético Dinámico (DEB) para investigar cómo impacta la variabilidad ambiental en el momento y duración del desove en una especie con desove múltiple (*multi-batch*). El modelo se aplicó con éxito para reproducir el crecimiento y la reproducción de la anchoa (*Engraulis encrasicolus*) en el Golfo de Vizcaya. El modelo capta de manera realista el inicio y el final de la temporada de desove, incluido el calendario de los eventos de desove, y el cambio en el número de huevos por desove.

Una variación del modelo DEB estándar incluye lo denominado como DEB con aceleración o aceleración metabólica, donde la asimilación máxima específica y la conductancia energética se incrementan con la longitud entre el nacimiento y la metamorfosis metabólica (62). La aceleración metabólica tiene como consecuencia que las larvas inicialmente crezcan más lentamente que los juveniles y adultos (63).

1.4. JUSTIFICACIÓN

El efecto de la influencia natural y antropogénica sobre los hábitat de los peces no es totalmente clara (64), hay una necesidad de integrar la información para la determinación de efectos así como para proporcionar un mejor entendimiento sobre los factores que fuerzan la distribución de

diferentes estadios de vida y para predecir respuestas cambios de origen ambiental y antropogénicos (65). En ese sentido se desarrolla la presente investigación, en donde se desentrañan las relaciones energéticas que se producen tanto en la anchoveta como en la sardina, en especial en los primeros estadios de vida. El contexto teórico en el cual se desarrolló la presente investigación es el de la teoría del Balance Energético Dinámico (DEB) propuesto por S. A. L. M. Kooijman (66) (67) (12), del cual se extendió el modelo DEB estándar para todo el ciclo de vida de la anchoveta y la sardina.

La importancia del presente trabajo yace en la aplicabilidad de un modelo dinámico para replicar la historia de vida de anchoveta y sardina, principalmente enfocada en la etapa larval, considerada crítica para el reclutamiento. La población beneficiaria serían los investigadores e instituciones relacionados al ámbito pesquero peruano, que podrán contar con una herramienta avanzada de modelización que permita medir el impacto de la variación de la temperatura y la disponibilidad del alimento en las principales especies pelágicas (anchoveta y sardina) del Sistema de la Corriente del Humboldt. Así como acoplar el modelo DEB para anchoveta y sardina a modelos de transporte de larvas, modelos basados en el individuo (IBM) y modelos ecosistémicos (E2E) que permitan una comprensión más holística sobre los procesos y fenómenos presentes en el Ecosistema Peruano.

1.5. OBJETIVOS

1.5.1. Objetivo General

- Determinar la edad a la metamorfosis de la anchoveta y la sardina frente a variaciones ambientales estacionales climatológicas del Sistema Norte de la Corriente del Humboldt empleando el modelo DEB estándar.

1.5.2. Objetivos Específicos

- Desarrollar un modelo DEB estándar aplicado a todo el ciclo de vida de la anchoveta y la sardina.
- Comparar el tiempo de supervivencia de larvas de anchoveta y sardina sometidas a inanición a diferentes longitudes y temperaturas.
- Evaluar el impacto del momento de desove sobre el crecimiento, relación longitud-peso, volumen estructural, reserva energética y edad a la metamorfosis en individuos de anchoveta y sardina durante su primer año de vida bajo condiciones ambientales climatológicas.

1.6. HIPÓTESIS

Bajo condiciones ambientales estacionales climatológicas de la temperatura superficial del mar y la clorofila-a superficial del mar del Sistema Norte de la Corriente del Humboldt las larvas de anchoveta alcanzan la metamorfosis en menor tiempo que las larvas de sardina, debido a la capacidad de la anchoveta de asimilar mayor energía del medio ambiente en una temporada de desove de invierno-primavera.

CAPÍTULO 2: METODOLOGÍA

2.1. DISEÑO DE ESTUDIO

Estudio explicativo, experimental.

2.2. POBLACIÓN DE ESTUDIO

Está conformada por la población de anchoveta y sardina de la zona norte-centro de Perú.

2.3. MUESTRA

Subpoblación de anchoveta y sardina proveniente de muestreos biológicos de cruceros científicos del IMARPE y experimentos anteriormente realizados para obtener los parámetros del modelo DEB.

2.4. VARIABLES

2.4.1. Variables Independientes:

- Clorofila-a superficial del mar
- Temperatura superficial del mar

2.4.2. Variables Dependientes:

- Volumen estructural del individuo
- Energía asignada a la reserva
- Energía asignada al desarrollo de la madurez
- Energía asignada a la reproducción
- Longitud

- Peso
- Respiración

2.5. OPERACIONALIZACIÓN DE VARIABLES

- Clorofila-a: La serie de tiempo de la concentración de Clorofila-a superficial (mg/m^3) se obtuvo del promedio mensual del satélite MODIS dentro de los 100 km a la costa y los 4°S - 16°S .
- Temperatura Superficial del Mar (TSM): La serie de tiempo de TSM se obtuvo del promedio mensual de la TSM de las aguas costeras frente al Perú, entre 5°S - 19°S y dentro de los 80 km de la costa, de la base de datos de NOAA-NCDC OISST v2 (68).
- Volumen estructural (V); es la cantidad de energía empleada en el aumento de 1 cm^3 del individuo.

$$\frac{dV}{dt} = \frac{\kappa \dot{p}_C - \dot{p}_S}{[E_G]} \quad \text{----- (1)}$$

$$V_{(t+1)} = V_{(t)} + \frac{dV}{dt} * dt \quad \text{----- (2)}$$

- Energía asignada a la reserva (E); es el diferencial entre el flujo de asimilación y el flujo de utilización.

$$\frac{dE}{dt} = \dot{p}_A - \dot{p}_C \quad \text{----- (3)}$$

$$E_{(t+1)} = E_{(t)} + \frac{dE}{dt} * dt \quad \text{----- (4)}$$

- Energía asignada al desarrollo de la madurez (E_H); es la energía empleada para el desarrollo de estructuras complejas en el individuo; y tiene un límite cuando este alcanza la pubertad.

$$\text{Si } E_H < E_H^p$$

$$\frac{dE_H}{dt} = (1 - \kappa)\dot{p}_C - \dot{p}_J \quad \text{----- (5)}$$

$$\text{Si } E_H > E_H^p$$

$$\frac{dE_H}{dt} = 0 \quad \text{----- (6)}$$

- Energía asignada a la reproducción (E_R); una vez el individuo alcanza la pubertad, empieza a destinar la energía para la reproducción.

$$\text{Si } E_H < E_H^p$$

$$\frac{dE_R}{dt} = 0 \quad \text{----- (7)}$$

$$\text{Si } E_H > E_H^p$$

$$\frac{dE_R}{dt} = (1 - \kappa)\dot{p}_C - \dot{p}_J \quad \text{----- (8)}$$

Donde:

κ = kappa, fracción destinada a los procesos de mantenimiento.

$[E_G]$	=	costo específico del volumen en la estructura.
\dot{p}_A	=	flujo de asimilación
\dot{p}_C	=	flujo de movilización
\dot{p}_S	=	flujo para el mantenimiento somático
\dot{p}_J	=	flujo para el mantenimiento de la madurez
E_H^p	=	umbral de pubertad en la energía acumulada a la madurez

2.6. MODELO DEL BALANCE ENERGÉTICO DINÁMICO (DEB)

2.6.1. Parámetros del ciclo de vida de anchoveta y sardina

Se realizó una recopilación de la literatura científica respecto a los parámetros del ciclo de vida de anchoveta y sardina. Los datos sin variación (*zero-variate data*) son los puntos de datos basados en observaciones fisiológicas del ciclo de vida de la anchoveta y la sardina ([Tabla 3](#)).

Los datos univariados (*uni-variate data*) son aquellos que representan una variable independiente (como el tiempo) y otra variable dependiente (longitud). Para el caso de la anchoveta y la sardina se empleó las salidas del modelo de crecimiento de von Bertalanffy (32) y los resultados de los experimentos de consumo de oxígeno por día (10). ([Tabla 4](#))

Tabla 3. Parámetros del Ciclo de Vida (*zero-variate*)

Etapa	Características	Símbolo	Unidad
Nacimiento	Edad	ab	d
	Longitud	Lb	cm
	Peso húmedo	Wwb	g
	Temperatura	T _{ab}	K
Metamorfosis	Edad	aj	d
	Longitud	Lj	cm
	Peso húmedo	Wwj	g
	Temperatura	T _{aj}	K
Pubertad	Edad	ap	d
	Longitud	Lp	cm
	Peso húmedo	Wwp	g
	Temperatura	T _{ap}	K
Adulto	Edad	am	d
	Longitud	Li	cm
	Peso húmedo	Wwi	g
	Temperatura	T _{ai}	K
	Reproducción	Ri	#/d

Tabla 4. Parámetros del Ciclo de Vida (*univariate*)

Características	Símbolo	Unidad
tiempo, longitud	t-L	días, cm
longitud, peso húmedo	L-Ww	cm, g
temperatura, consumo O ₂	T-JO	°C, mg O ₂ / día

2.6.2. Estimación y optimización de parámetros

Se empleará la metodología descrita en Lika *et al* (69) (70) en relación al método covariado. El método covariado para estimar los parámetros del modelo estándar del Balance Energético Dinámico (DEB) proporciona un método de un solo paso de acceder a todos los parámetros básicos DEB a partir de datos empíricos comúnmente disponibles. La estimación y optimización de parámetros DEB emplea el método simplex para la minimización de una función (71). Se emplean los cuadrados ponderados mínimos (WLS) para realizar una aproximación entre los datos observados

y los datos esperados, y así calibrar la optimización de parámetros. WLS se define ([Figura 3](#)) como la suma de las diferencias absolutas entre los valores observados y esperados, dividido por los valores observados.

$$\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \left| 1 - \frac{\text{expected value}_i}{\text{observed value}_i} \right|$$

Figura 3. Método WLS para estimar el error relativo promedio. (70)

Con este modelo de estimación se reproducen los parámetros del ciclo de vida de anchoveta y sardina y se calcula el error relativo (RE) de cada proceso de estimación y se pondera a través del error relativo promedio (MRE)

2.6.3. Parámetros del modelo DEB

Los parámetros del modelo DEB se presentan en la [Tabla 5](#).

Tabla 5. Principales Parámetros del modelo DEB

Aplicación	Parámetro	Símbolo	Unidad
Corrección de Temperatura	Temperatura de Referencia	T1	K
	Temperatura de Arrhenius	TA	K
Alimentación & Asimilación	Tasa máxima de búsqueda	{F_m}	l/d.cm ²
	Eficiencia de digestión	Kap_X	-
	Tasa max asimilación por superficie	{p_Am}	J/cm ² /d
Movilización, Mantenimiento, Crecimiento & Reproducción	Conductividad energética	v	cm/d
	Fracción asignada al soma	kap	-
	Eficiencia de reproducción	kap_R	-
	Mantenimiento somático – volumen	[p_M]	J/d.cm ³
	Mantenimiento somático - superficie	{p_T}	J/d.cm ²
	Coefficiente de mantenimiento madurez	k_J	1/d
	Costo específico por estructura	[E_G]	J/cm ³
Etapas de Vida	Madurez al nacimiento	E_Hb	J
	Madurez a la metamorfosis	E_Hj	J
	Madurez a la pubertad	E_Hp	J
	Coefficiente de transformación	del_M	-
Parámetros para calcular las Variables Observables	Densidad específica de la estructura	d_V	g/cm ³
	Potencial químico de la estructura	mu_V	J/mol
	Potencial químico de la reserva	mu_E	J/mol
	Peso molecular de la estructura	w_V	g/mol
	Peso molecular de la reserva	w_E	g/mol
	Coefficiente relación peso húmedo/seco	w	-

Para la definición de cada parámetro se empleó lo propuesto por Lika *et al.*

(69) (70):

- Temperatura de referencia, T_1 : es la temperatura en la cual las tasas y los tiempos han sido tomados.
- Temperatura de Arrhenius, T_A : controla el efecto de la temperatura en las tasas metabólicas, similar al valor Q_{10} .
- Tasa máxima de búsqueda, $\{F_m\}$: controla la ingesta del alimento si la disponibilidad del mismo no es abundante y no tiene efecto en la abundancia de alimento.
- Eficiencia de digestión, κ_x : especifica la fracción de la energía en el alimento que es fijado en la reserva.
- Tasa máxima de asimilación por superficie, $\{P_{Am}\}$: es la cantidad máxima de energía que el organismo puede asimilar del medio en relación a la superficie.
- Conductividad energética, v : controla la movilización de la energía de la reserva.
- Fracción asignada al soma, κ : controla la asignación de la energía movilizadora de la reserva al mantenimiento somático y crecimiento en oposición al mantenimiento de la madurez y la maduración de la reproducción.
- Eficiencia de reproducción. κ_R : es la fracción de la reserva asignada a la reproducción que se fija en la reserva de la descendencia.
- Mantenimiento somático – volumen, $[P_M]$: controla el descenso de la reserva relacionado con el transporte al volumen estructural, sobre todo debido a la rotación de la estructura y el comportamiento.

- Mantenimiento somático – superficie, $\{P_T\}$: también controla el descenso de la reserva, pero relacionado al área de la superficie estructural.
- Coeficiente de mantenimiento madurez, k_j : es el tercer parámetro primario que controla el descenso de la reserva, pero ahora relacionado a la madurez.
- Costo específico por estructura, $[E_G]$: es la energía de la reserva que es requerida para sintetizar una unidad de volumen de la estructura del individuo. Este incluye la energía contenida en los tejidos más los gastos generales de la maquinaria anabólica.
- Madurez al nacimiento, E_H^b : controla el tiempo y el tamaño al nacimiento.
- Madurez a la metamorfosis, E_H^i : controla el tiempo y el tamaño a la metamorfosis.
- Madurez a la pubertad, E_H^j : controla el tiempo y el tamaño a la pubertad.
- Coeficiente de transformación, δ_M : convierte la longitud física en longitud volumétrica.
- Densidad específica de la estructura, d_v : convierte volúmenes a gramos de la estructura V .
- Potencial químico de la estructura, μ_v : convierte moles a energía de la estructura V .
- Potencial químico de la reserva, μ_e : convierte moles a energía de la reserva energética E .

2.6.4. Supuestos del modelo DEB estándar

El modelo DEB estándar considera un organismo isomorfo, un organismo cuya área es proporcional al volumen a la potencia de $2/3$, con un tipo de reserva y un tipo de estructura (72). Los supuestos del modelo DEB estándar son:

- Las variables de estado del individuo, masa estructural y reserva; tienen una composición química constante (homeostasis fuerte).
- La comida se transforma en reserva, el cual es el combustible de todos los otros procesos metabólicos.
- La densidad de reservas al nacer es igual a la de la madre en la formación del huevo. Los fetos se desarrollan de manera similar, pero reciben cantidad ilimitada de reserva de la madre durante el desarrollo.
- Las etapas de transición se producen si la inversión acumulada en la maduración es superior a los valores de umbral. Estas etapas son típicamente: embrión, juvenil y adulto.
- El mantenimiento somático es proporcional al volumen de cuerpo estructural, y el mantenimiento madurez a la madurez, pero la madurez no aumenta en la etapa adulta. Los costes calóricos para endotérmicos y el trabajo osmótico (para organismos de agua dulce) son los costos de mantenimiento somático que son proporcionales a la superficie.
- La tasa de alimentación es proporcional al área de superficie; el tiempo de manipulación de alimentos y la eficiencia de transformación de los alimentos a la reserva son independientes de la densidad de los alimentos.

- Las reservas es tal que se aplica la homeostasis débil: la composición química del cuerpo se hace constante durante el crecimiento en un entorno constante.
- Una fracción fija (denominados kappa) de la reserva movilizada se asigna al mantenimiento somático más el crecimiento (soma), el resto va al mantenimiento de la madurez, más la maduración o la reproducción.
- La reserva que se asigna a la reproducción se acumula primero en un tampón. Las reglas para la conversión del tampón en gametos son específicos de cada especie (por ejemplo, el desove puede ser una vez por temporada).
- Durante la inanición, los individuos siempre dan prioridad al mantenimiento. Después de haber utilizado el búfer de reproducción, los individuos permiten una contracción, específica de la especie, de la energía hacia la estructura y/o madurez.

2.6.5. Procesos del modelo DEB

En Jusup *et al* (59) se presentan los siguientes flujos que conforman el modelo basado en la teoría DEB:

- Flujo de Asimilación (\dot{p}_A); este flujo es la cantidad de energía que ingresa al organismo, en este caso peces, debido a la alimentación.

$$\dot{p}_A = \{\dot{p}_{AM}\} f V^{2/3} \quad \text{-----} \quad (9)$$

- Flujo de Utilización (\dot{p}_C); este es el flujo resultante del empleo de la energía en el organismo, su relación con \dot{p}_A está dada en la ecuación 3.

$$\dot{p}_C = [E] \frac{[E_G] \dot{v} V^{2/3} + \dot{p}_S}{\kappa[E] + [E_G]} \text{-----} \quad (10)$$

- Flujo de Mantenimiento Somático (\dot{p}_S); es el flujo de energía para cubrir los procesos metabólicos básicos para mantener al pez con vida.

$$\dot{p}_S = \dot{p}_M + \dot{p}_T \text{-----} \quad (11)$$

- Flujo de Crecimiento (\dot{p}_G); es el flujo de energía para el incremento de estructura (cambio en tamaño).

$$\dot{p}_G = \kappa \dot{p}_C - \dot{p}_S \text{-----} \quad (12)$$

- Flujo de Mantenimiento de la Madurez (\dot{p}_J); es el flujo de energía para el mantenimiento de las estructuras complejas.

$$\dot{p}_J = \dot{k}_J E_H \text{-----} \quad (13)$$

- Flujo de Maduración y Reproducción (\dot{p}_R); este flujo de energía se divide en 2 fases. La primera cuando el organismo no alcanza la pubertad (juvenil) y la segunda cuando empieza la reproducción (adulto); todo esto en relación al umbral de pubertad E_H^p .

$$\dot{p}_R = (1 - \kappa) \dot{p}_C - \dot{p}_J \text{-----} \quad (14)$$

- La Teoría DEB incluye el impacto de la temperatura sobre los procesos metabólicos. Esto es a través del factor de corrección de Temperatura que afecta al flujo máximo de asimilación $\{\dot{p}_{Am}\}$, conductividad energética \dot{v} , la tasa de mantenimiento somático específico en relación al volumen $[\dot{p}_M]$, tasa de mantenimiento somático específico en relación al área superficial $\{\dot{p}_T\}$ y el coeficiente de tasa de mantenimiento de la madurez \dot{k}_J . La temperatura no impacta en la longitud estructural máxima L_m del

individuo (eq. 15), y por ende en la longitud asintótica L_∞ , porque la corrección de temperatura C_T se anula según la siguiente ecuación:

$$L_m = \frac{\kappa \{p_{Am}\}}{[p_M]} \text{ ----- (15)}$$

$$L_\infty = f \frac{L_m}{\delta_M} \text{ ----- (16)}$$

Pero la temperatura impacta sobre la variación en la tasa de crecimiento von Bertalanffy \dot{r}_B en lo referido al coeficiente de la tasa de mantenimiento somático \dot{k}_M :

$$\dot{r}_B = \frac{\dot{k}_M/3}{1+f/g} \text{ ----- (17)}$$

Para el impacto del alimento sobre el crecimiento del individuo se aprecia que la disponibilidad del alimento f afecta la longitud asintótica (eq. 16) y la tasa de crecimiento del individuo (eq. 17).

2.7. ANÁLISIS DE DATOS

2.7.1. Prueba de Hipótesis

- Para probar la hipótesis de menor edad a la metamorfosis de anchoveta, se comparó el número de días hasta alcanzar la metamorfosis de las larvas de anchoveta y sardina durante la temporada climatológica de desove de invierno-primavera del periodo 2003-2014, mediante una prueba t de Student, usando los valores de cada cohorte como pseudoréplicas (n=6).

2.7.2. Otros Análisis

- Análisis de sensibilidad: se estimó el impacto que tiene la variación de la temperatura y la disponibilidad de alimento sobre el crecimiento de anchoveta y sardina.
- Validación: el crecimiento resultante del modelo DEB fue comparado con otros modelos empíricos aplicados a larvas de anchoveta (73) y sardina (74), empleando el Error Relativo (eq.18), los Residuos Crudos (eq. 19) y el coeficiente de Correlación de Pearson (eq. 20).

$$\varepsilon_r = \left| \frac{X_t - X_v}{X_v} \right| \text{-----} (18)$$

$$r_i = y_i - \check{y}_i \text{-----} (19)$$

$$\rho_{x,y} = \frac{\sigma_{x,y}}{\sigma_x \sigma_y} \text{-----} (20)$$

- Inanición: se estudió el impacto de la restricción de alimento sobre larvas de anchoveta y sardina a diferentes longitudes y en diferentes condiciones de temperatura. Se consideró la muerte de los individuos por inanición dentro de la teoría DEB, cuando el flujo de mantenimiento somático (P_S) fue menor que la energía movilizada para el mantenimiento somático y el crecimiento ($\kappa * P_C$).
- Variación climatológica: se empleó la climatología de 12 años (2003 – 2014) de la serie de tiempo de Clorofila-a del satélite MODIS y la TSM ($^{\circ}\text{C}$) de la base de datos NOAA-NCDC para estudiar los efectos de la

temporada de desove sobre el crecimiento, relación longitud-peso, volumen estructural y reserva energética de anchoveta y sardina.

- Procesos computacionales y análisis estadístico: para el análisis computacional y desarrollo del modelo DEB se empleó el software matemático MATLAB[®] (2012b, The MathWorks, Inc., Natick, Massachusetts, Estados Unidos), el paquete empleado fue DEBtool (2016, DEBLab, Ámsterdam, Holanda). Para los análisis estadísticos se empleó el lenguaje de computación estadística R (v. 3.2.3 – 2015, R Core Team, Viena, Austria).

CAPÍTULO 3: RESULTADOS

3.1. PARÁMETROS DEL CICLO DE VIDA

Para el desarrollo del modelo de estimación de parámetros DEB, se recopiló la información del ciclo de vida de anchoveta (Tabla 6) y sardina (Tabla 7) de la literatura especializada:

Tabla 6. Parámetros del ciclo de vida de la anchoveta (iniciales)

Etapa	Características	Símbolo	Dato	Unidad	Referencia	Zona
Nacimiento	Edad	ab	4.4	d	(73)	Perú
	Longitud	Lb	0.302	cm	(75)	Perú
	Peso húmedo	Wwb	0.00015	g	(10)	Perú
	Temperatura	T_ab	18	°C	(73)	Perú
Metamorfosis	Edad	aj	50	d	(76)	Chile
	Longitud	Lj	4.6	cm	(21)	Perú
	Peso húmedo	Wwj	1.4	g	(10)	Perú
	Temperatura	T_aj	16	°C	(76)	Chile
Pubertad	Edad	ap	365	d	(32)	Perú
	Longitud	Lp	12	cm	(30)	Perú
	Peso húmedo	Wwp	15.18	g	(10)	Perú
	Temperatura	T_ap	16	°C	(32)	Perú
Adulto	Edad	am	1460	d	(32)	Perú
	Longitud	Li	20.5	cm	(32)	Perú
	Peso húmedo	Wwi	67.68	g	(32)	Perú
	Temperatura	T_ai	16	°C	(32)	Perú
	Reproducción	Ri	1285	#/d	(77)	Perú

Los parámetros del ciclo de vida de anchoveta y sardina, recopilados de la literatura, mostraron características bastantes similares para las etapas de nacimiento y metamorfosis. Esto consideró que la edad a la primera alimentación es de 4.4 días para la anchoveta y 5 días para la sardina, así mismo la longitud y el peso a la primera alimentación son similares. Respecto a la metamorfosis, el tiempo que le toma a la anchoveta (50 días) y a la sardina (48 días) alcanzar esta etapa continúa siendo bastante cercana

al igual que la longitud (4.6 cm para anchoveta y 4.5 cm para sardina), siendo diferentes los valores del peso húmedo a la metamorfosis de anchoveta (1.4 g) y sardina (2.1 g).

Tabla 7. Parámetros del ciclo de vida de sardina (iniciales)

Etapa	Características	Símbolo	Dato	Unidad	Referencia	Zona
Nacimiento	Edad	ab	5	d	(78)	California
	Longitud	Lb	0.407	cm	(75)	Perú
	Peso húmedo	Wwb	0.00015	g	(10)	Perú
	Temperatura	T_ab	17	°C	(78)	California
Metamorfosis	Edad	aj	48	d	(79)	California
	Longitud	Lj	4.5	cm	(76)	Chile
	Peso húmedo	Wwj	2.1	g	(10)	Perú
	Temperatura	T_aj	17	°C	(79)	California
Pubertad	Edad	ap	730	d	(80)	Perú-Chile
	Longitud	Lp	20.4	cm	(32)	Perú
	Peso húmedo	Wwp	88.9	g	(10)	Perú
	Temperatura	T_ap	20	°C	(80)	Perú-Chile
Adulto	Edad	am	2920	d	(80)	Perú-Chile
	Longitud	Li	38.71	cm	(20)	Perú
	Peso húmedo	Wwi	512.69	g	(10)	Perú
	Temperatura	T_ai	20	°C	(32)	Perú
	Reproducción	Ri	787	#/d	(80)	Perú-Chile

En la pubertad los parámetros se diferenciaron entre ambas especies, el tiempo en el que la anchoveta alcanza esta etapa es de 1 año, mientras que en la sardina se produce a la edad de 2 años; la longitud y el peso también fueron distintos para esta etapa, la anchoveta alcanza la pubertad con 12 cm y 15g de peso y la sardina lo hace con 20 cm y ~90g de peso. En la etapa adulta, la esperanza de vida de la anchoveta es de 4 años y la de la sardina es de 8 años, la longitud máxima de la anchoveta es ~21 cm y la de la sardina ~39 cm, el peso máximo de la anchoveta es de ~70 g mientras que para la sardina es ~500 g. Una diferencia significativa e importante está dada por el

número de huevos por día que produce un organismo a su máxima longitud y peso (R_i), sobre este parámetro la anchoveta produce 1285 #/día versus los 787 #/día que produce la sardina, esta diferencia se presenta a pesar de que el peso máximo de la anchoveta representa el 15% del peso máximo de la sardina.

3.2. ANÁLISIS DE LAS VARIACIONES AMBIENTALES FRENTE A LA COSTA PERUANA

Se empleó la serie de tiempo de la concentración de Clorofila-a superficial (mg/m^3) ([Figura 4](#)), la cual se obtuvo del promedio mensual del satélite MODIS dentro de los 100 km a la costa y los 4°S - 16°S . Respecto a la Temperatura Superficial del Mar (TSM), la serie de tiempo de TSM ([Figura 5](#)) se obtuvo del promedio mensual de la TSM de las aguas costeras frente al Perú, entre 5°S - 19°S y dentro de los 80 km de la costa, de la base de datos de NOAA-NCDC OISST v2 (68).

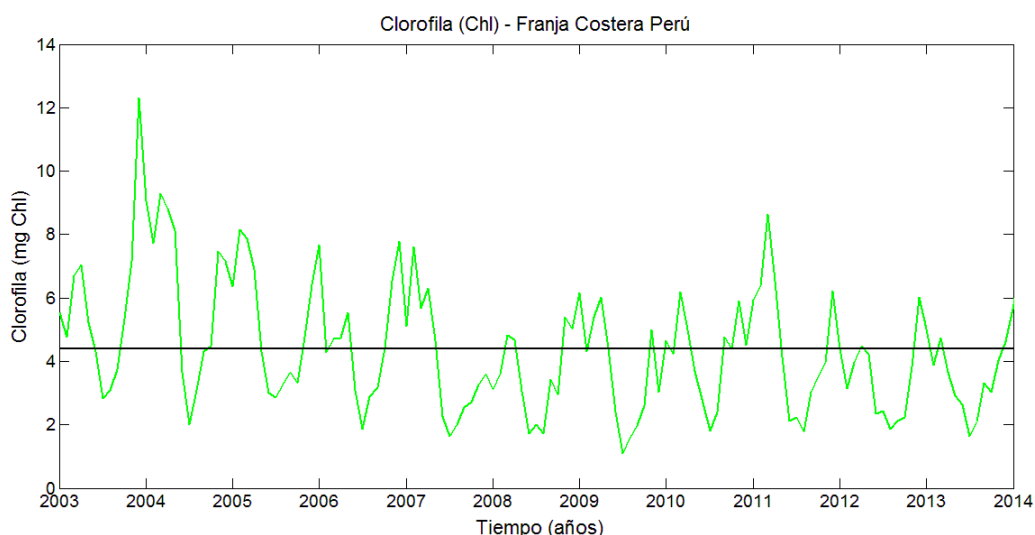


Figura 4. Serie de tiempo de clorofila-a en el nivel superficial del mar frente a la costa peruana (línea verde) y el nivel medio de clorofila-a (línea negra).

La Clorofila-a superficial del mar presentó un valor promedio de 4.39 (mg/m^3) \pm 2.01, con un valor máximo de 12.298 (mg/m^3) a finales del año 2003 y un valor mínimo de 1.097 (mg/m^3) a mediados del años 2009. En el caso de la Temperatura superficial del mar, el valor promedio fue de 18.77

(°C) \pm 1.84, un valor máximo de 22.72 (°C) a inicios del 2003 y un valor mínimo de 15.57 (°C) en la primavera del 2010.

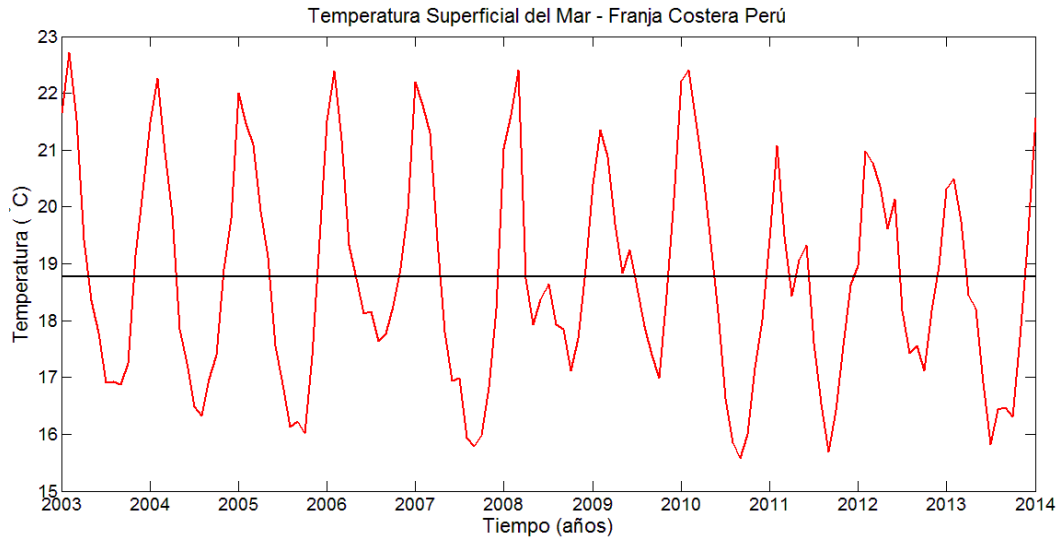


Figura 5. Serie de tiempo de temperatura superficial del mar frente a la costa peruana (línea roja) y la temperatura promedio (línea azul).

Se realizó un análisis espectral a las series de tiempo, además se suavizó la serie de tiempo en relación a la señal estacional. Además se empleó un análisis de la Transformada de Wavelet para clorofila-a ([Figura 6](#)) y temperatura superficial ([Figura 7](#)). Este tipo de transformada es capaz de concentrarse en fenómenos transitorios y de alta frecuencia mejor que la Transformada de Fourier (81). Esta transformada emplea la familia Wavelet madre de Morlet, la cual no posee características de ortogonalidad y biortogonalidad, es simétrica y no admite representación con la DWT (Transformada Discreta de Wavelet) pero si es posible con la CWT (Transformada Continua de Wavelet).

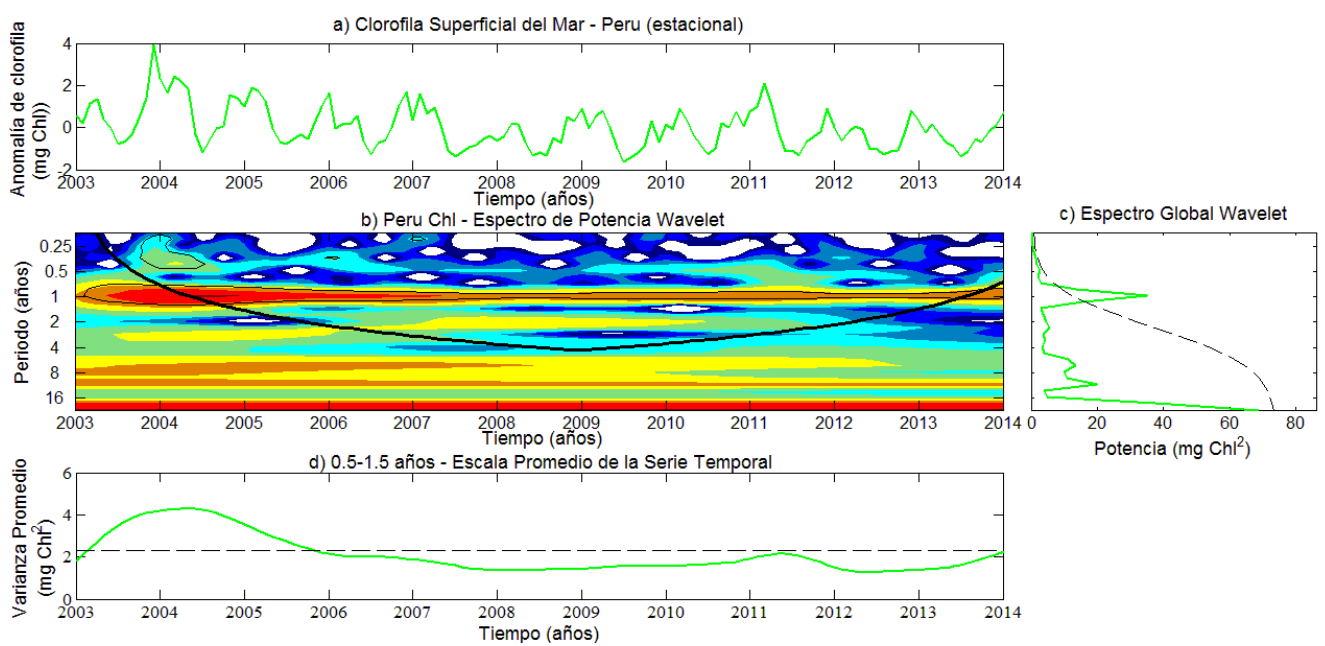


Figura 6. Análisis wavelet para clorofila-a al nivel superficial del mar. (a) Anomalía de clorofila-a de la señal estacional, (b) espectro de potencia wavelet para clorofila-a, (c) espectro global wavelet para clorofila-a y (d) escala promedio de la serie de tiempo.

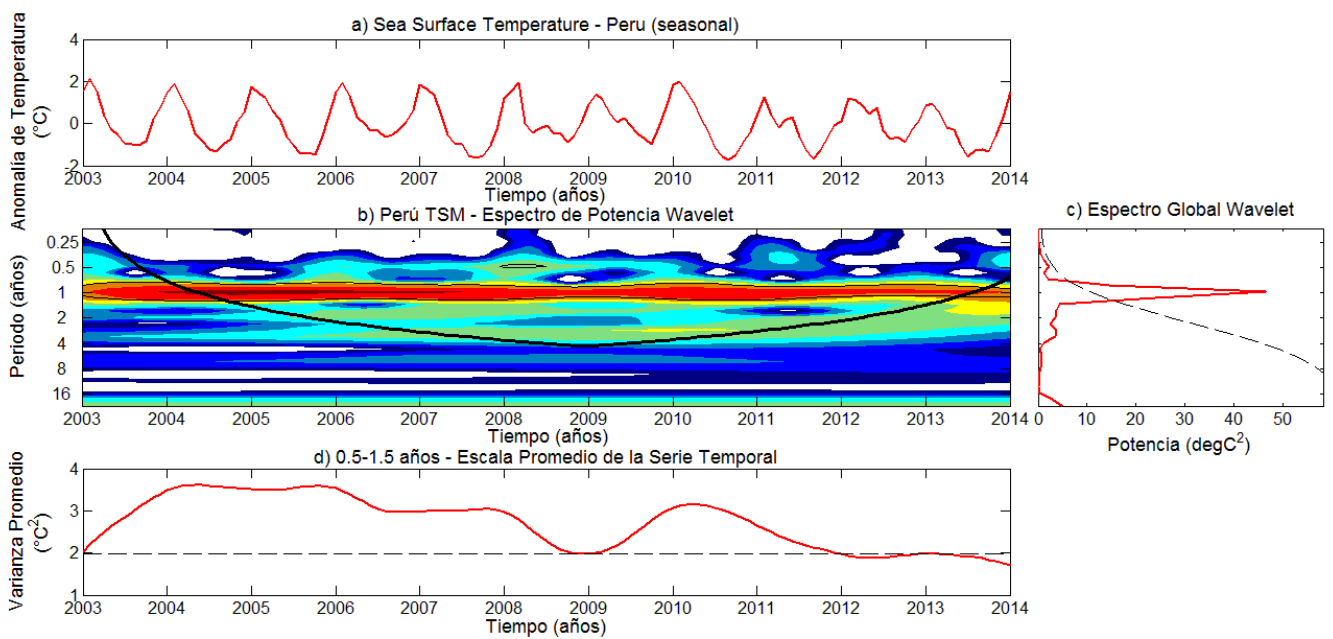


Figura 7. Análisis wavelet de la temperatura superficial del mar. (a) Anomalía de TSM de la señal estacional, (b) espectro de potencia wavelet para TSM, (c) espectro global wavelet para TSM y (d) escala promedio de la serie de tiempo.

En la [Figura 6a](#) y la [Figura 7a](#) se apreció un suavizamiento de la serie de tiempo con la señal estacional. Para la sección (b) de ambas figuras se apreció una intensidad significativa (c) en la señal anual, teniendo la temperatura un espectro global anual de wavelet mayor que el de clorofila-a. Para la señal anual en la serie de tiempo (d) la clorofila-a mostró valores significativos para los años 2003 – 2005, mientras que para temperatura fue significativa entre los años 2003 – 2001.

En la [Figura 8](#) se aprecia la climatología de la temperatura superficial del mar ($^{\circ}\text{C}$) y la clorofila-a superficial del mar (mg Chl m^{-3}) durante el periodo 2003 – 2014. La temperatura climatológica promedio fue de ~ 18.8 $^{\circ}\text{C}$, con un máximo de ~ 21.6 $^{\circ}\text{C}$ (febrero) y un mínimo de ~ 16.7 $^{\circ}\text{C}$ (septiembre). Para el caso de la clorofila-a, el promedio climatológico fue de ~ 4.4 mg Chl/m^3 , con un máximo de ~ 6.1 mg Chl/m^3 (marzo) y un mínimo de ~ 1.9 mg Chl/m^3 (julio).

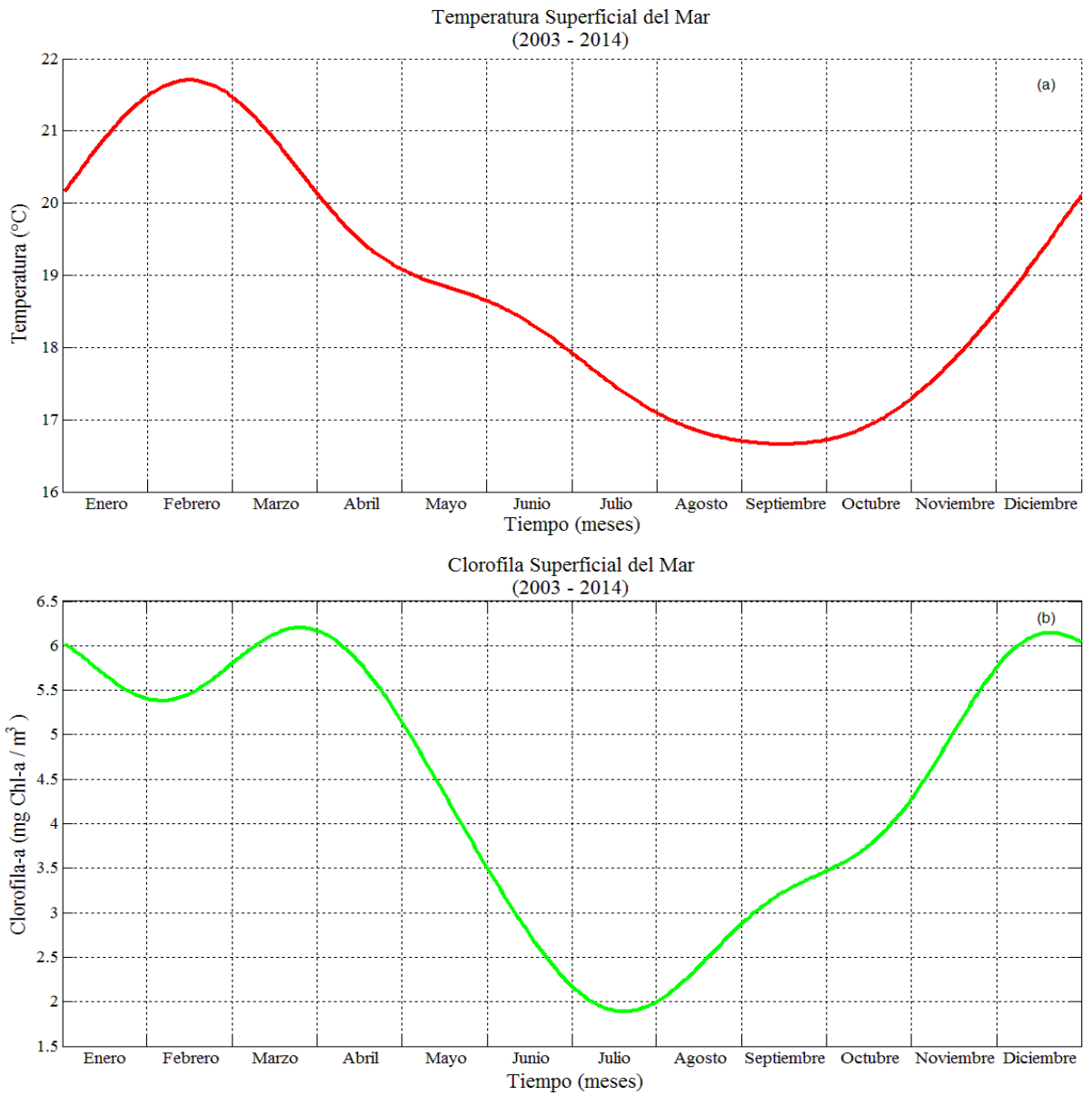


Figura 8. Climatología Costera de la Sistema Norte de la Corriente del Humboldt en el periodo 2003-2014. (a) Temperatura superficial del marl (°C), (b) clorofila-a superficial del mar (mg Chl/m³)

3.3. DETERMINACIÓN DE LA TEMPERATURA DE ARRHENIUS

La ley de Arrhenius fue propuesta originalmente para describir la dependencia de la velocidad de reacción específica constante a la temperatura en las reacciones químicas. Para Kooijman (12) todas las tasas metabólicas dependen de la temperatura corporal. Por lo que, la formulación de Arrhenius es incluida dentro de la teoría DEB para determinar el factor de corrección de temperatura c_T aplicable a todos los procesos metabólicos. Para determinar el impacto de la variación de temperatura en los procesos metabólicos se emplea la siguiente ecuación:

$$\acute{k}(T) = k'_1 \exp\left(\frac{T_A}{T_1} - \frac{T_A}{T}\right) \text{ ----- (20)}$$

$$c_T = \exp\left(\frac{T_A}{T_1} - \frac{T_A}{T}\right) \text{ ----- (21)}$$

Donde:

k'_1 = reacción metabólica a la temperatura de referencia T_1 .

\acute{k} = reacción metabólica a la temperatura actual T .

T_A = temperatura de Arrhenius en Kelvin

T_1 = temperatura de referencia en Kelvin

T = temperatura actual en Kelvin

c_T = factor de corrección de temperatura (-)

La Temperatura de Arrhenius se determina a través del negativo de la pendiente de la regresión, producto de la inversa de la temperatura (en Kelvin) y el logaritmo natural de la tasa metabólica. Para anchoveta y sardina se empleó el trabajo de Villavicencio y Muck (10) sobre los Costos metabólicos para ambas especies a diferentes temperaturas, pesos y nivel de actividad. Siendo los resultados para anchoveta ([Tabla 8](#)) y sardina ([Tabla 9](#)) los siguientes:

Tabla 8. Metabolismo estándar de anchoveta a diferentes temperaturas y longitudes Villavicencio y Muck (10)

Metabolismo estándar de anchoveta a diferentes temperaturas y longitudes (cal g ⁻¹ d ⁻¹)					
Temperatura (°C)	Longitud estándar				
	1 cm	5 cm	10 cm	15 cm	20 cm
14	12.3	8	6.3	5.7	4.7
17	16.7	10.7	8.7	8	7.3
20	22.3	14.2	12	11.2	9.7

En las [Tablas 8](#) y [9](#), los valores obtenidos por unidad de peso por día mostraron que decrecen a lo largo de la vida del individuo, siendo los valores de la anchoveta mayores respecto a la sardina a cualquier temperatura y longitud. Al graficar la relación entre la inversa de la temperatura y el logaritmo natural del metabolismo estándar a diferentes longitudes, se obtuvieron los siguientes resultados ([Figura 9](#) y [10](#))

Tabla 9. Metabolismo estándar de sardina a diferentes temperaturas y longitudes Villavicencio y Muck (10)

Metabolismo estándar de sardina a diferentes temperaturas y longitudes (cal g ⁻¹ d ⁻¹)					
Temperatura (°C)	Longitud estándar				
	1 cm	5 cm	10 cm	15 cm	20 cm
14	4.6	3.0	2.7	2.3	2.0
17	7.0	5.0	4.2	3.7	3.0
20	10.7	7.0	6.0	5.3	5.0

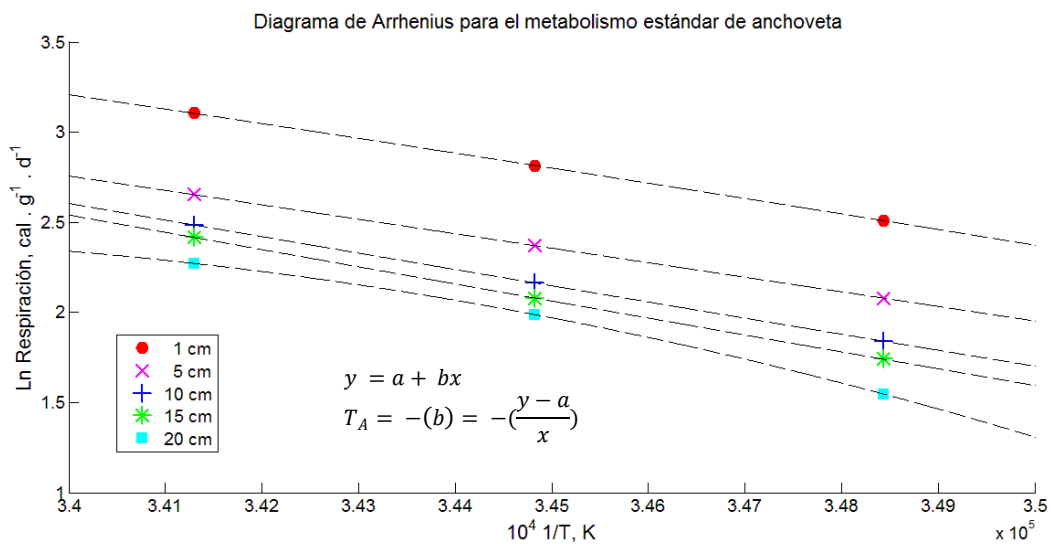


Figura 9. Diagrama de Arrhenius para el metabolismo estándar a diferentes longitudes de anchoveta con regresiones lineales.

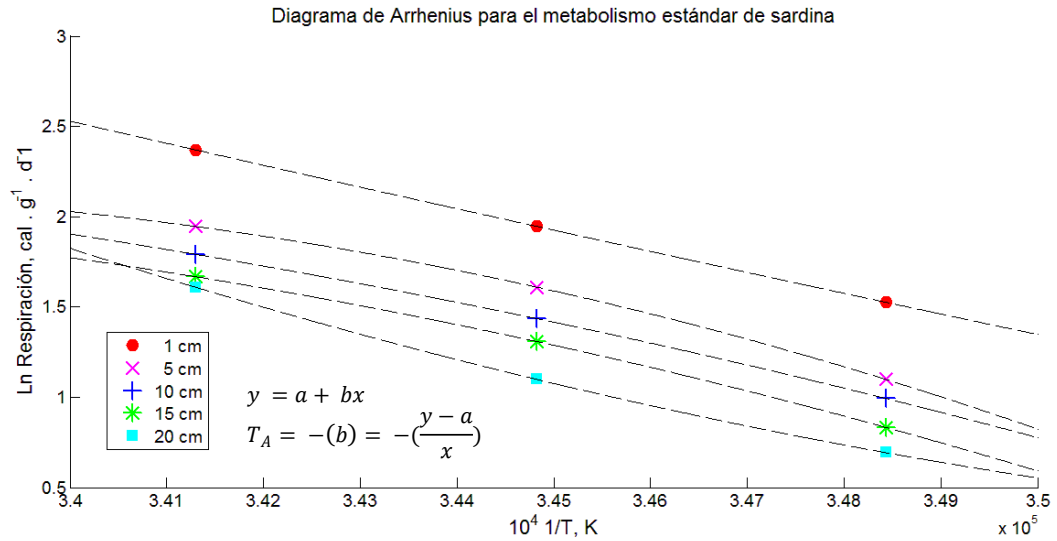


Figura 10. Diagrama de Arrhenius para el metabolismo estándar a diferentes longitudes de sardina con regresiones lineales.

En las [Figuras 9](#) y [10](#) se apreció la relación existente entre los valores del metabolismo estándar y la longitud y la temperatura. El negativo de la pendiente ha sido hallado para las 5 longitudes, obteniéndose una temperatura de Arrhenius para cada longitud y una promedio para todo el ciclo de vida ([Tabla 10](#)).

Tabla 10. Temperatura de Arrhenius para anchoveta y sardina

Longitud (cm)	Temperatura de Arrhenius (K)	
	Anchoveta	Sardina
1	8339.35	11830.79
5	8042.00	11883.02
10	9030.51	11194.93
15	9466.29	11705.02
20	10162.06	12836.42
Promedio	9008 ± 855	11890 ± 595

La temperatura de Arrhenius T_A de sardina es mayor que la de anchoveta, por lo tanto, las fluctuaciones en la temperatura impactarán en una mayor medida sobre los procesos metabólicos de la sardina respecto de la anchoveta.

3.4. ESTIMACIÓN DE PARÁMETROS DEL MODELO DEB

El modelo de estimación empleó la información del ciclo de vida de la anchoveta y sardina, además de las condiciones de temperatura promedio proveniente de la climatología frente a la costa peruana. Se analizó los parámetros optimizados por el modelo simplex (71) y se sobrescribieron los resultados hasta obtener un valor estable del error relativo (RE) y del error medio relativo (MRE) de anchoveta ([Tabla 11](#)) y sardina ([Tabla 12](#)).

Tabla 11. Comparación de parámetros del ciclo de vida de la anchoveta: iniciales y optimizados

Etapa	Características	Unidad	Inicial	Optimizado	Error Relativo
Nacimiento	Edad	d	4.4	2.88	0.3455
	Longitud	cm	0.302	0.302	0.0000
	Peso húmedo	g	0.00015	5.46E-05	0.6359
	Temperatura	K	291	291	-
Metamorfosis	Edad	d	50	64.94	0.2988
	Longitud	cm	4.6	1.486	0.6770
	Peso húmedo	g	1.4	0.02519	0.0000
	Temperatura	K	289	289	-
Pubertad	Edad	d	365	400.7	0.0978
	Longitud	cm	12	13.03	0.0858
	Peso húmedo	g	15.18	16.99	0.1192
	Temperatura	K	289	289	-
Adulto	Edad	d	1460	1460	0.0000
	Longitud	cm	20.5	22.83	0.1137
	Peso húmedo	g	67.68	91.35	0.3497
	Temperatura	K	289	289	-
	Reproducción	#/d	1285	1249	0.0280

El proceso de optimización de parámetros del ciclo de vida de la anchoveta mostró un MRE = 0.146, mientras que en el de sardina se obtuvo un MRE = 0.129. Ambos valores son considerados bajos dentro del modelo de estimación el cual fue comparado con el repositorio digital del DEBlab (60). Para ambas especies la optimización de los parámetros relacionados a la pubertad fueron los que presentaron un error relativo más bajo, por el

contrario la optimización en la metamorfosis presentó un error relativo más alto. Debido a la interpretación de la teoría DEB sobre la relación longitud-peso, no se optimizó el peso a la metamorfosis en ambas especies. La longitud y el peso húmedo en ambas especies y en todas las etapas de vida, con excepción de la metamorfosis, mostraron también un error relativo bajo.

Tabla 12. Comparación de parámetros del ciclo de vida de la sardina: iniciales y optimizados

Etapa	Características	Unidad	Inicial	Optimizado	Variación %
Nacimiento	Edad	d	5	5.402	0.0804
	Longitud	cm	0.407	0.407	0.0000
	Peso húmedo	g	0.00015	0.000362	1.4133
	Temperatura	K	290	290	-
Metamorfosis	Edad	d	48	52.04	0.0842
	Longitud	cm	4.5	1.063	-0.7638
	Peso húmedo	g	2.1	0.01039	0.0000
	Temperatura	K	290	290	-
Pubertad	Edad	d	730	776.1	0.0632
	Longitud	cm	20.4	21.36	0.0471
	Peso húmedo	g	88.9	84.36	-0.0511
	Temperatura	K	293	293	0.0000
Adulto	Edad	d	2920	2920	-
	Longitud	cm	38.71	42.65	0.1018
	Peso húmedo	g	651.27	671.2	0.0306
	Temperatura	K	293	293	-
	Reproducción	#/d	787	786.9	-0.0001

Los parámetros fueron calibrados empleando las salidas del modelo de crecimiento von Bertalanffy (32) y los resultados de los experimentos de respiración a diferentes temperaturas (10) para anchoveta ([Figura 11](#) y [12](#)) y sardina ([Figura 13](#) y [14](#)).

El error relativo en la calibración del crecimiento para anchoveta fue de 2.05% y para sardina fue de 3.49 %; en la relación longitud peso de anchoveta el error relativo fue de 5.71% y para la sardina fue considerablemente menor con un valor de 0.34%.

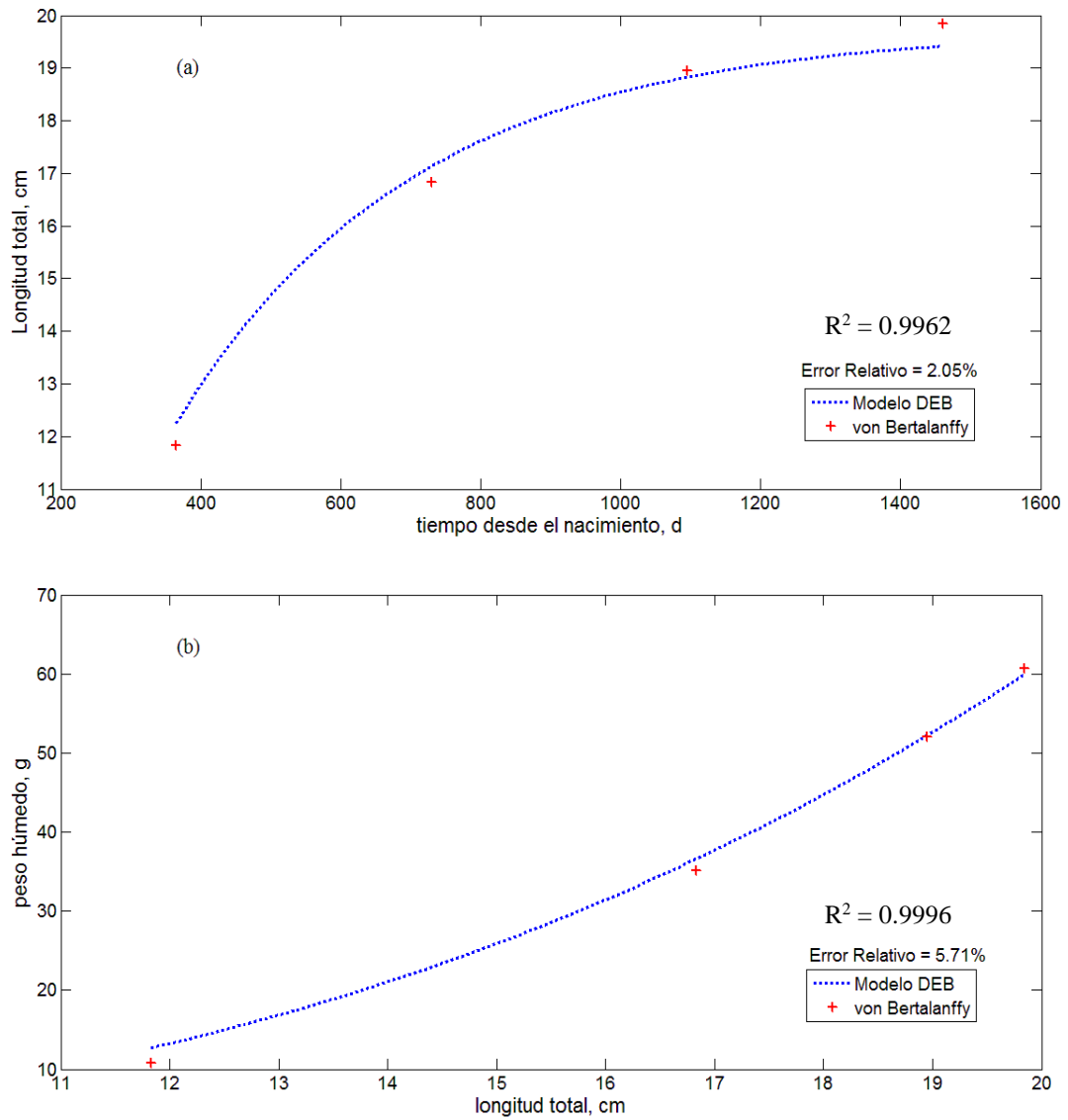


Figura 11. Modelo de estimación de parámetros DEB. Calibración del modelo con la información de longitud (a) y el peso húmedo (b) de la anchoveta (32).

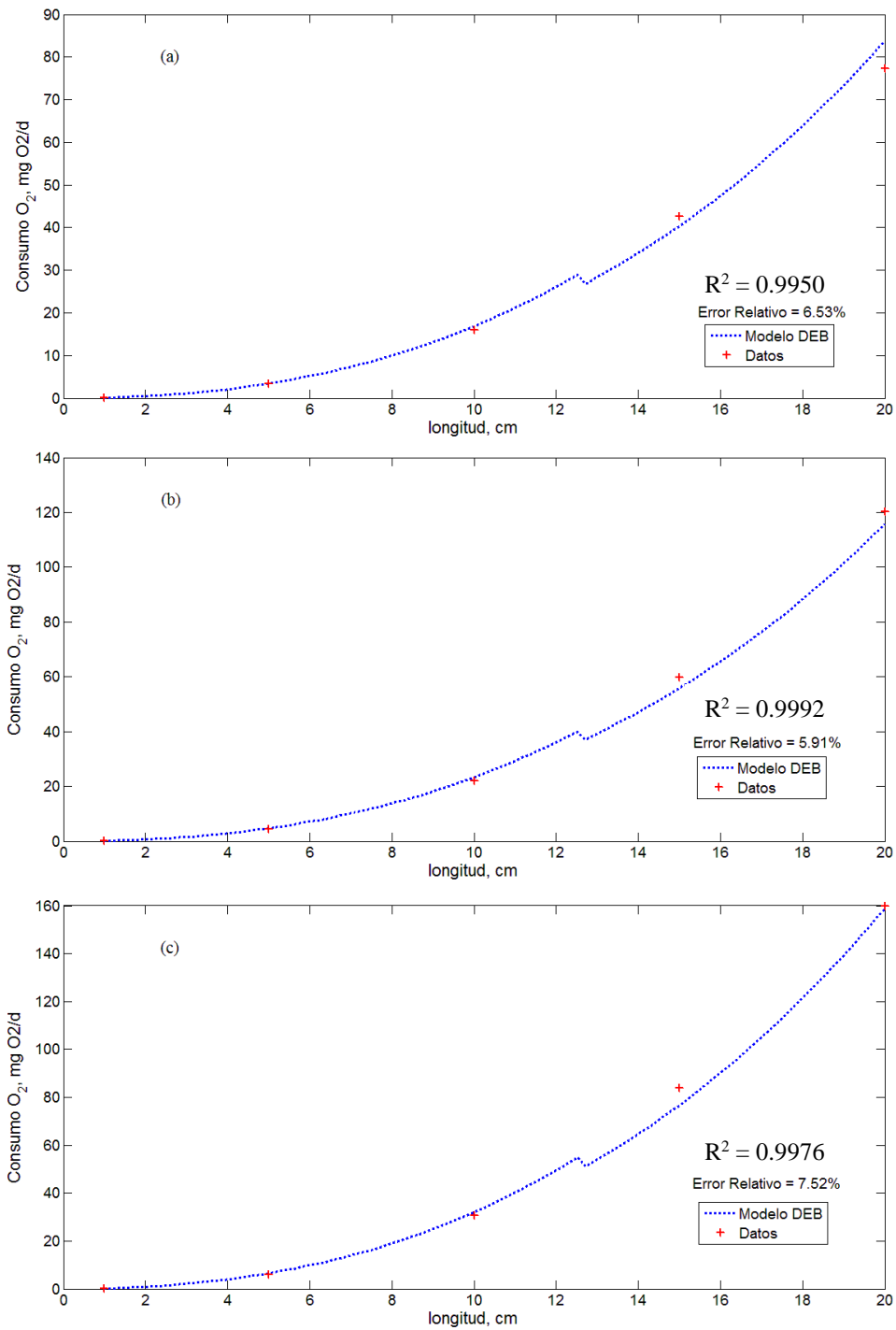


Figura 12. Modelo de estimación de parámetros DEB. Calibración del modelo con la información de respiración a 14°C (a), 17°C (b) y 20°C (c) de anchoveta (10).

Respecto a la respiración, en la calibración de anchoveta en las 3 temperaturas (14°C, 17°C y 20°C) se apreció una disminución considerable en la tendencia de la respiración en la longitud coincidente con la pubertad ([Figura 12](#)). Se considera que esta tendencia se debe a la alteración que existe en los flujos de energía debido al alto porcentaje de energía asignada a la reproducción, esto no se aprecia en la calibración de sardina. En lo referido al error relativo, anchoveta presentó valores relativamente bajos (14 °C = 6.53%, 17°C = 5.91%, 20 °C = 7.52%) en comparación al error presentado por sardina (14 °C = 22.8%, 17 °C = 24.16%, 20 °C = 25%). Esto pese a que visualmente la calibración de la respiración de sardina muestra patrones similares entre el modelo y los datos.

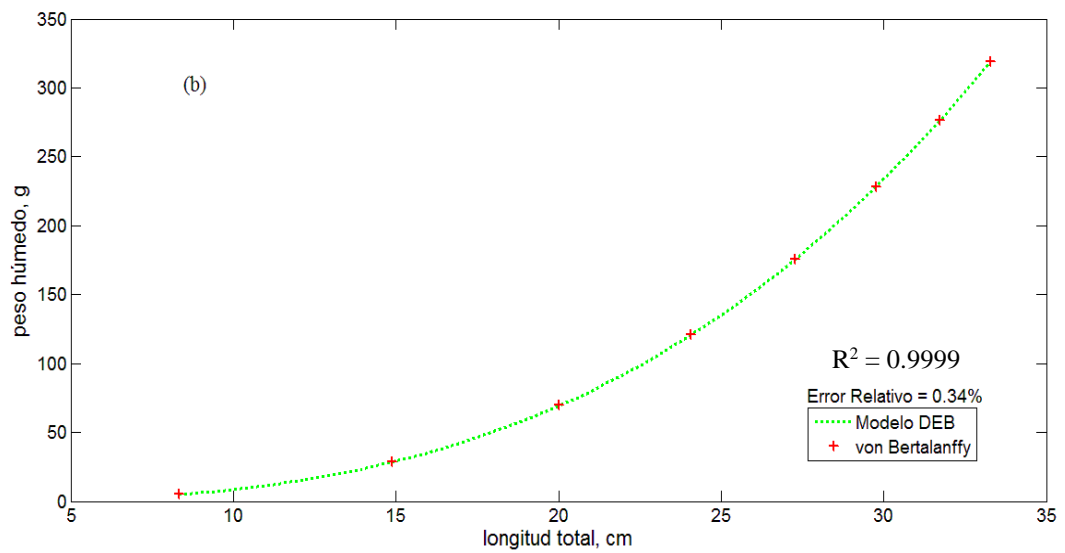
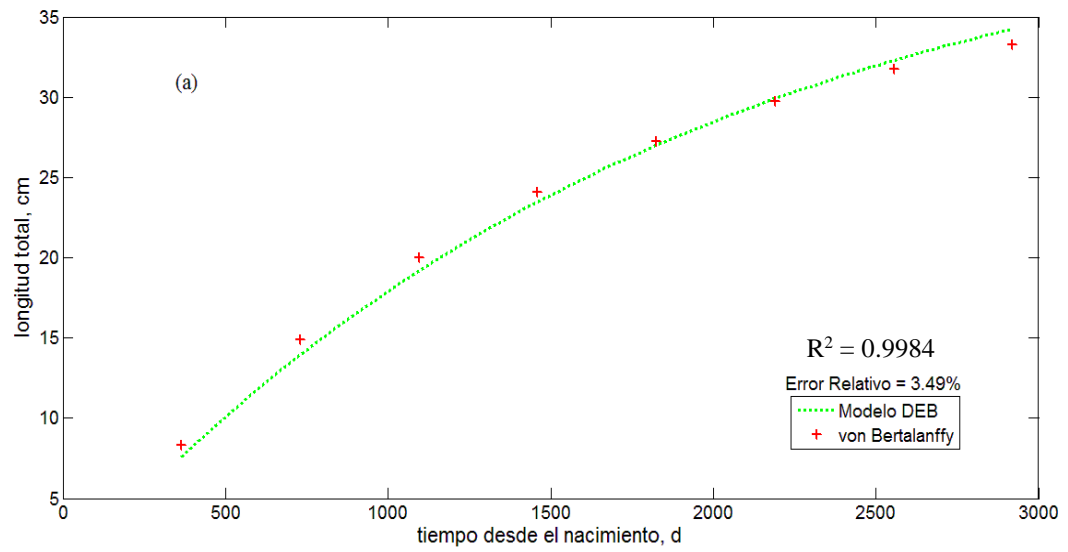


Figura 13. Modelo de estimación de parámetros DEB. Calibración del modelo con la información de longitud (a) y el peso húmedo (b) de la sardina (32).

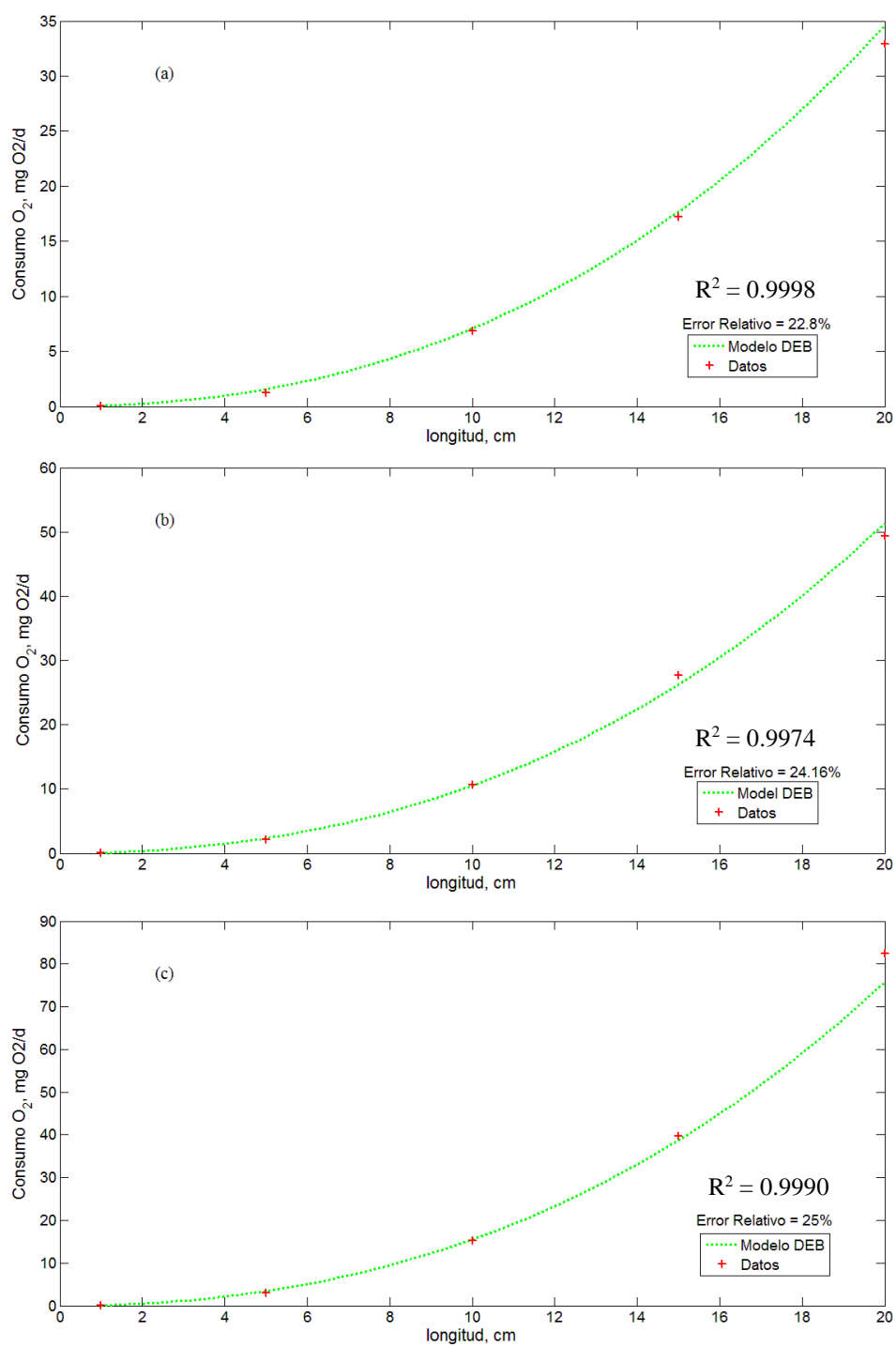


Figura 14. Modelo de estimación de parámetros DEB. Calibración del modelo con la información de respiración a 14°C (a), 17°C (b) y 20°C (c) de sardina (10).

3.5. PARÁMETROS DEL MODELO DEB DE ANCHOVETA Y SARDINA

El modelo de estimación DEB (69) (70) permitió, en un solo paso, obtener los parámetros DEB para anchoveta y sardina. Los parámetros DEB obtenidos por el modelo de estimación para anchoveta (Tabla 13) y sardina (Tabla 14), se muestran a continuación:

Tabla 13. Parámetros del modelo DEB para anchoveta.

Aplicación	Parámetro	Símbolo	Valor	Unidad
Corrección de Temperatura	Temperatura de Referencia	T1	293.1	K
	Temperatura de Arrhenius	TA	9000	K
Alimentación & Asimilación	Tasa máxima de búsqueda	{F_m}	6.5	1/d . cm ²
	Eficiencia de digestión	Kap_X	0.79	-
	Tasa max asimilación por superficie	{p_Am}	354.99	J/cm ² /d
Movilización, Mantenimiento, Crecimiento & Reproducción	Conductividad energética	v	0.6397	cm/d
	Fracción asignada al soma	kap	0.8793	-
	Eficiencia de reproducción	kap_R	0.95	-
	Mantenimiento somático – volumen	{p_M}	71.22	J/d.cm ³
	Mantenimiento somático - superficie	{p_T}	0	J/d.cm ²
	Coefficiente de mantenimiento madurez	k_J	0.002	1/d
	Costo específico por estructura	[E_G]	6211	J/cm ³
Etapas de Vida	Madurez al nacimiento	E_Hb	0.04203	J
	Madurez a la metamorfosis	E_Hj	20.38	J
	Madurez a la pubertad	E_Hp	2.13E+04	J
	Coefficiente de transformación	del_M	0.19	-
Parámetros para calcular las Variables Observables	Densidad específica de la estructura	d_V	0.2	g/cm ³
	Potencial químico de la estructura	mu_V	500000	J/mol
	Potencial químico de la reserva	mu_E	550000	J/mol
	Peso molecular de la estructura	w_V	23.9	g/mol
	Peso molecular de la reserva	w_E	23.9	g/mol
	Coefficiente relación peso húmedo/seco	w	3.4	-

Los valores obtenidos para los parámetros DEB de anchoveta y sardina, mostraron diferencias en la temperatura de Arrhenius (anchoveta = 9000K, sardina = 11000 K), así como en la tasa máxima de asimilación por superficie (J/cm²/d) donde el valor de sardina es menor (188.99 J/cm²/d) al de anchoveta (354.99 J/cm²/d). La tasa de mantenimiento somático por unidad de volumen (J/d.cm³) fue menor en sardina (15.37 J/d.cm³) que en anchoveta (71.22 J/d.cm³). Respecto a la fracción asignada al soma, el valor

de anchoveta ($k_{ap} \approx 0.88$) fue mayor que el de sardina ($k_{ap} \approx 0.69$), esto debido al alto contenido energético que la anchoveta asigna al crecimiento y al mantenimiento somático.

Sobre el umbral de energía en la cual el individuo alcanza el nacimiento (primera alimentación) y la metamorfosis, la anchoveta y sardina mostraron valores similares, mientras que para la pubertad la diferencia se hace significativa debido, principalmente, al tiempo en que le tomó a cada individuo llegar a la madurez (anchoveta ≈ 1 año, sardina ≈ 2 años).

Tabla 14. Parámetros del modelo DEB para sardina

Aplicación	Parámetro	Símbolo	Valor	Unidad
Corrección de Temperatura	Temperatura de Referencia	T1	293.1	K
	Temperatura de Arrhenius	TA	11000	K
Alimentación & Asimilación	Tasa máxima de búsqueda	{F_m}	6.5	1/d . cm ²
	Eficiencia de digestión	Kap_X	0.79	-
	Tasa max asimilación por superficie	{p_Am}	188.99	J/cm ² /d
Movilización, Mantenimiento, Crecimiento & Reproducción	Conductividad energética	v	0.2984	cm/d
	Fracción asignada al soma	kap	0.6912	-
	Eficiencia de reproducción	kap_R	0.95	-
	Mantenimiento somático – volumen	[p_M]	15.37	J/d.cm ³
	Mantenimiento somático - superficie	{p_T}	0	J/d.cm ²
	Coefficiente de mantenimiento madurez	k_J	0.002	1/d
	Costo específico por estructura	[E_G]	5236	J/cm ³
Etapas de Vida	Madurez al nacimiento	E_Hb	0.7467	J
	Madurez a la metamorfosis	E_Hj	21.59	J
	Madurez a la pubertad	E_Hp	2.02E+05	J
Parámetros para calcular las Variables Observables	Coefficiente de transformación	del_M	0.1968	-
	Densidad específica de la estructura	d_V	0.2	g/cm ³
	Potencial químico de la estructura	mu_V	500000	J/mol
	Potencial químico de la reserva	mu_E	550000	J/mol
	Peso molecular de la estructura	w_V	23.9	g/mol
	Peso molecular de la reserva	w_E	23.9	g/mol
	Coefficiente relación peso húmedo/seco	w	3.4	-

3.6. COMPARACIÓN DEL CRECIMIENTO DEL MODELO DEB ESTÁNDAR CON MODELOS EMPÍRICOS

El crecimiento para larvas de anchoveta y sardina fue comparado con modelos empíricos desarrollados por Ware *et al* (73) con un crecimiento tipo von Bertalanffy para anchoveta y Butler *et al* (74) con un modelo tipo exponencial para sardina. Las condiciones ambientales aplicadas al modelo DEB fueron la climatología de temperatura superficial del mar (°C) y la clorofila-a superficial del mar (mg Chl / m³), el rango de tiempo fue de los 5 primeros días para anchoveta y 25 primeros días para sardina. Las condiciones ambientales en las cuales fueron desarrollados los modelos empíricos para larvas de anchoveta (73) fueron de 18 °C y para sardina (74) fueron de 18.6 °C.

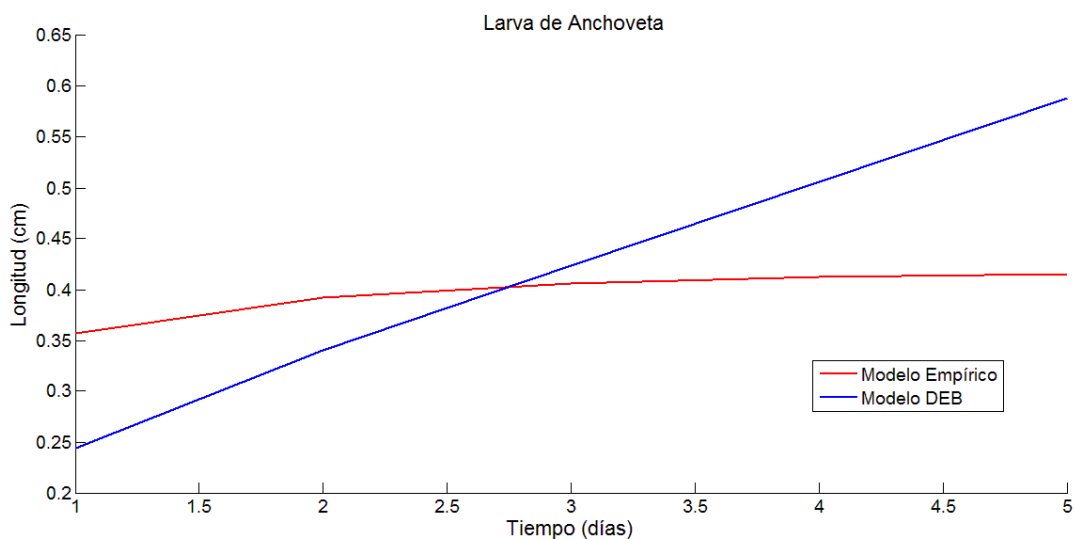


Figura 15. Crecimiento de larvas de anchoveta con un modelo empírico (línea roja) y con el modelo DEB (línea azul)

Para el caso de larvas de anchoveta ([Figura 21](#)), el modelo DEB estimó un crecimiento tipo lineal para los 5 primeros días de vida, la tasa de crecimiento fue mayor en el modelo DEB en comparación al modelo empírico. El error relativo entre el modelo DEB y el modelo empírico fue de 0.23. El análisis de residual ([Figura 22](#)) mostró que los errores tienden a ser positivos hasta antes del tercer día y negativos hasta el día cinco. La magnitud mayor en los residuales fue de -0.17. El Coeficiente de Correlación de Pearson para anchoveta fue de 0.9188 ($p < 0.05$)

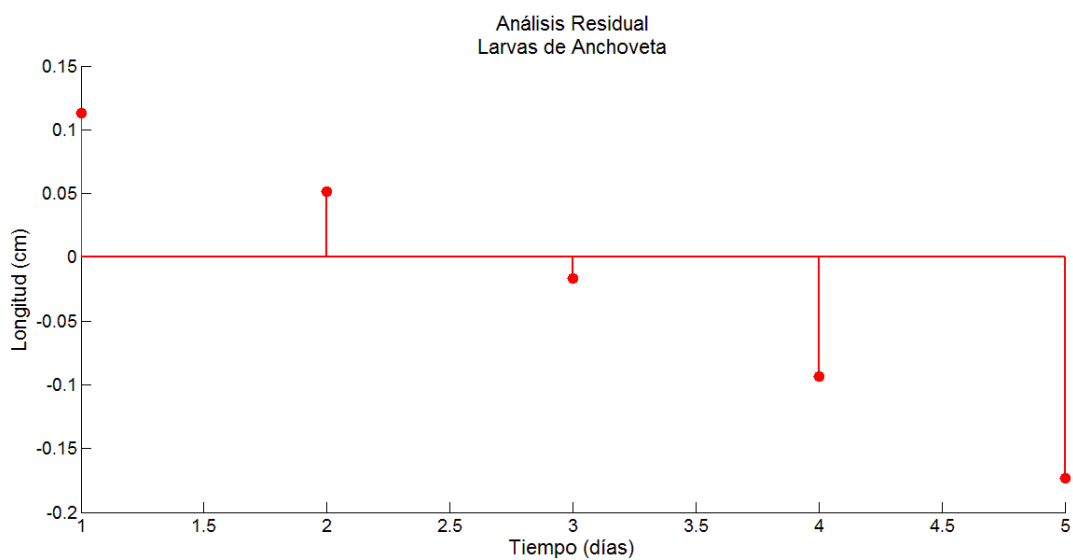


Figura 16. Análisis residual del crecimiento de larvas de anchoveta.

Para el caso de larvas de sardina ([Figura 23](#)), durante el crecimiento de los primeros 25 días, el modelo DEB mantuvo una tendencia lineal, mientras que el modelo empírico fue de tipo saturante. El error relativo entre el modelo DEB y el modelo empírico fue de 0.32. En el análisis residual ([Figura 24](#)) se observó que los residuales describen una tendencia positiva, obteniéndose una magnitud máxima de los residuales de 1 cm en la fase estudiada. El Coeficiente de Correlación de Pearson para sardina fue de 0.9988 ($p < 0.05$).

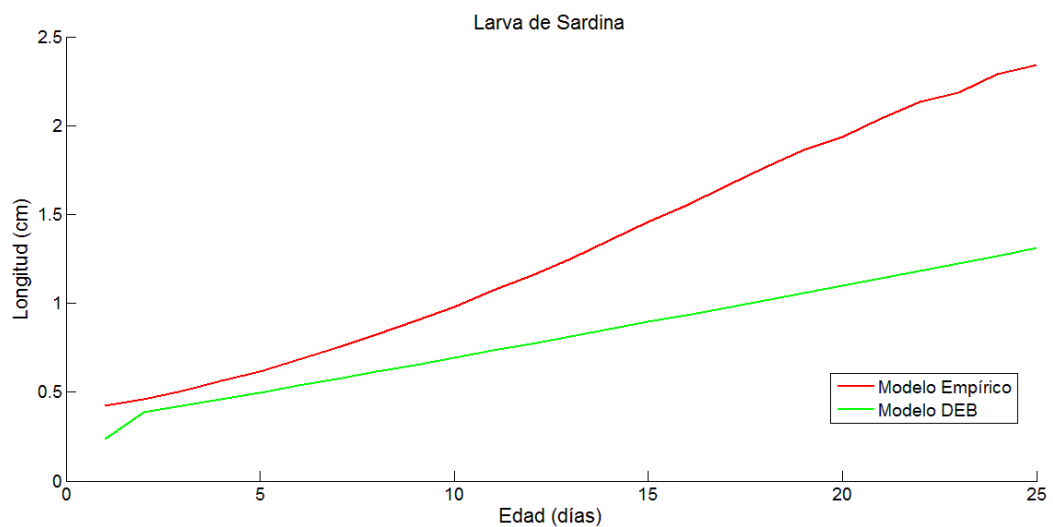


Figura 17. Crecimiento de larvas de sardina con un modelo empírico (línea roja) y con el modelo DEB (línea verde)

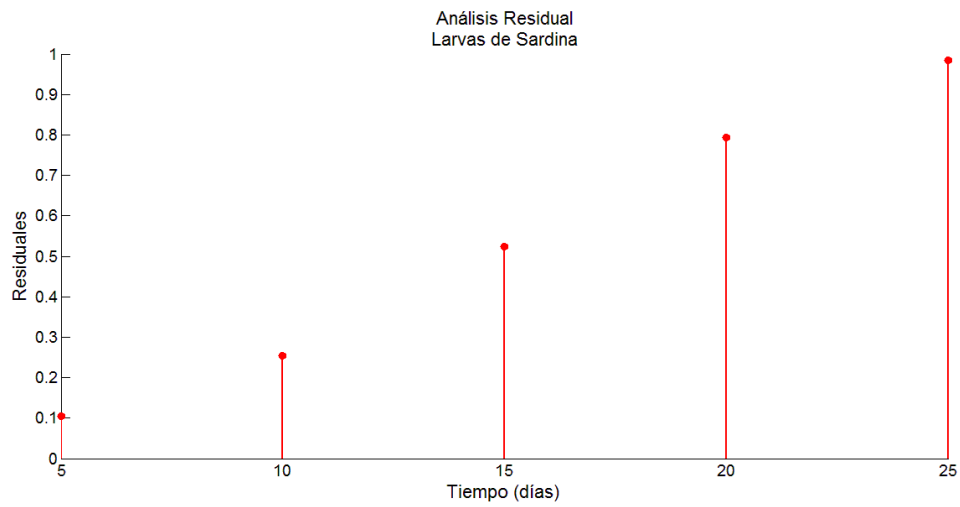


Figura 18. Análisis residual del crecimiento de larvas de sardina.

Los modelos de crecimiento para larvas de peces se encuentran más asociados con modelo de crecimiento tipo Gompertz, exponenciales o logarítmicos, siendo el modelo von Bertalanffy muy poco empleado para larvas de peces (82) (83) (12). En nuestro caso uno de los factores de la diferenciación entre nuestro modelo DEB y el modelo empírico de Ware (73) puede deberse al empleo del modelo von Bertalanffy.

3.7. MODELO ESTÁNDAR DEB PARA ANCHOVETA Y SARDINA

Para el presente experimento se mantuvo condiciones estables de temperatura (19 °C) y alimento ($f \approx 1$) para anchoveta y sardina. Las condiciones asignadas permitieron estudiar el modelo DEB estándar para ambas especies, sin analizar el impacto de las variaciones ambientales.

Anchoveta

Las variables observables del modelo DEB para anchoveta ([Figura 15](#)) muestran un crecimiento ([Figura 15a](#)) de tipo von Bertalanffy alcanzando una longitud asintótica de ≈ 22.5 cm. Respecto a la relación longitud-peso ([Figura 15b](#)) se apreció una tendencia positiva con descensos abruptos al finalizar el primer, segundo, tercer y cuarto año, lo que correspondió con los periodos de desove fijados dentro del modelo (un desove por año). La densidad energética ([Figura 15c](#)) mostró el contenido energético por cada gramo de peso, se apreció un decrecimiento coincidente con el nacimiento del individuo, cuando la anchoveta cruza el umbral de la pubertad, la densidad energética empezó a aumentar hasta el momento del primer desove donde regresa a valores estables producidos antes de la pubertad (6218 J/g) para empezar una nueva curva ascendente hasta el siguiente desove (6404 J/g), en el último desove se apreció que la curva describió los mismos patrones antes descritos. Respecto a la fecundidad ([Figura 15d](#)) se mostró que la fecundidad diaria (# huevos / día) fue de 613 para el primer año, para el segundo año el valor fue de 1090 #/d, para el tercer año fue de 1492 #/d y para el cuarto año fue de 1630 #/d.

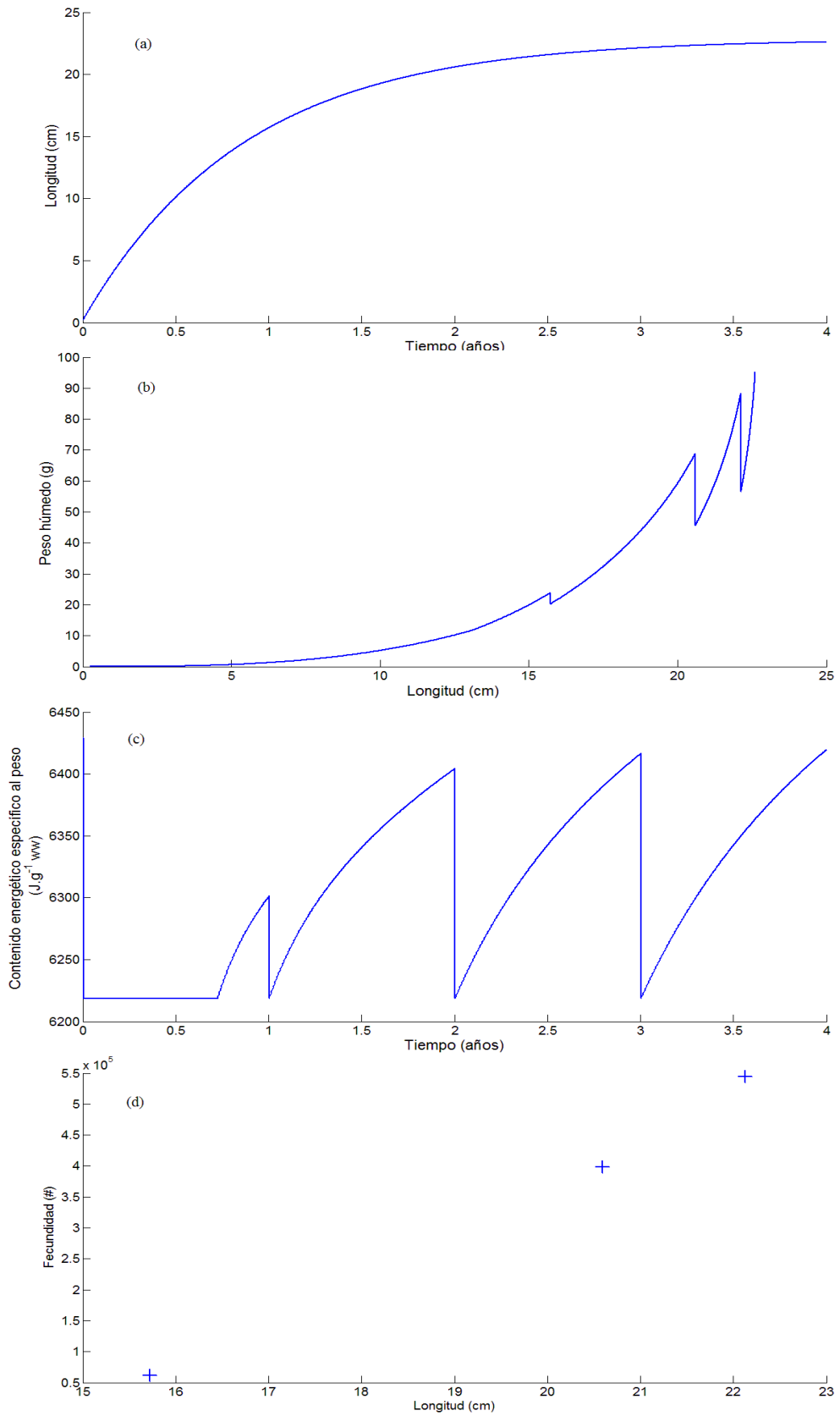


Figura 19. Variables observables del modelo DEB para anchoveta. Crecimiento (a), relación longitud-peso (b), densidad energética (c) y fecundidad (d).

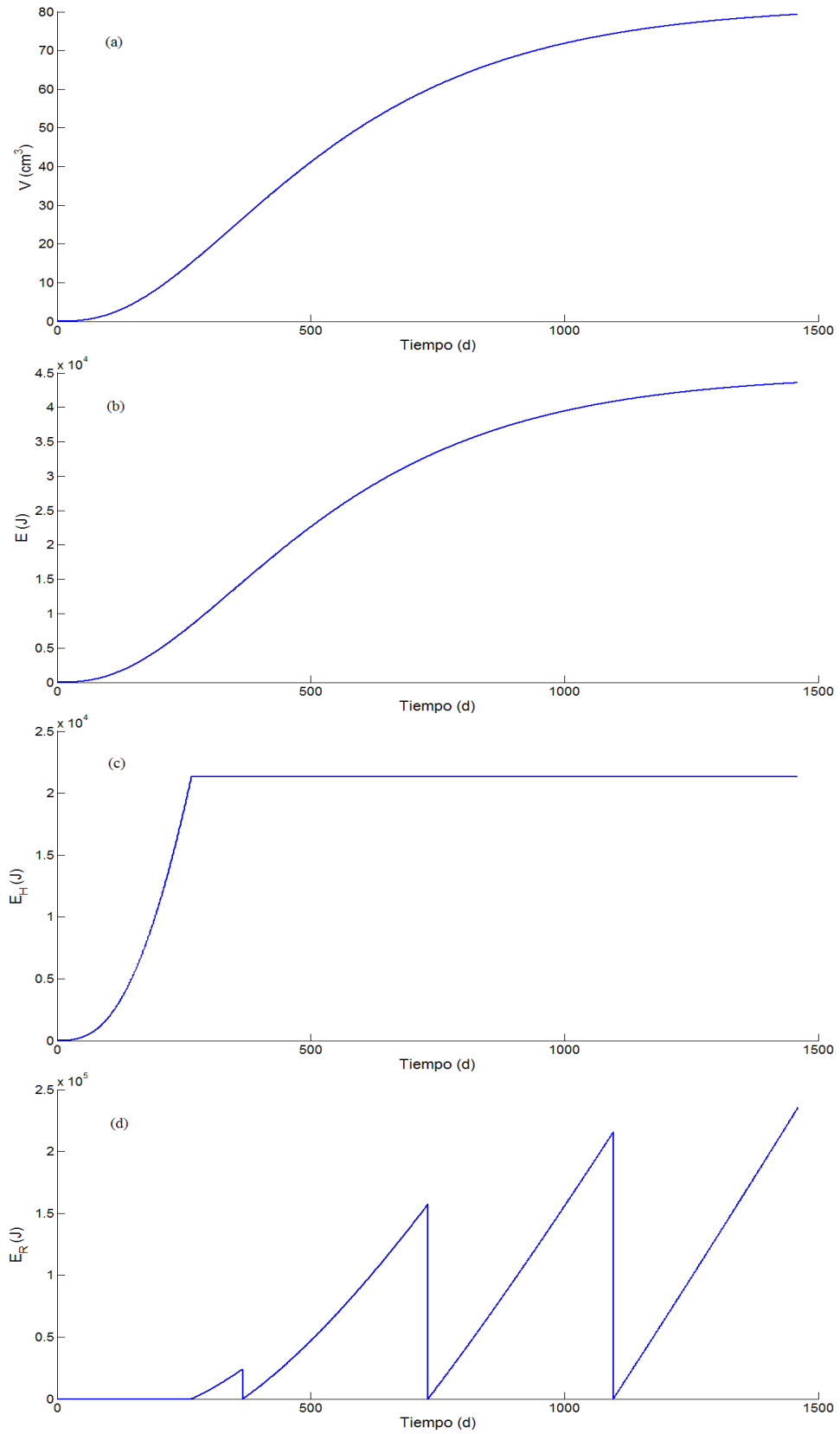


Figura 20. Variables de estado del modelo DEB para anchoveta. Volumen estructural del individuo (a), energía asignada a la reserva (b), energía asignada al desarrollo de la madurez (c) y la energía asignada a la reproducción (d).

Las variables de estado del modelo DEB (V , E , E_H , E_R) ([Figura 16](#)) para anchoveta muestran que las curvas del volumen estructural (cm^3) del individuo ([Figura 16a](#)) y la energía asignada a la reserva (J) ([Figura 16b](#)) describen tendencias similares a lo largo del tiempo, una ralentización inicial en los primeros 50 días, para pasar a un incremento exponencial hasta llegar a los 3 años, para terminar con un incremento de volumen y energía bastante menor. La energía asignada a la madurez ([Figura 16c](#)) tiene una tendencia exponencial hasta que alcanza el umbral de la pubertad (265 días) para ser constante en lo posterior (2130 J), la energía asignada a la reproducción ([Figura 16d](#)) es cero hasta que el E_H cruzó el umbral de la pubertad y se asignó energía para la reproducción. Los picos de E_R antes del desove variaron desde $2.43e+04$ J al final del primer año, hasta $2.35e+05$ J al final del cuarto año.

Sardina

Las variables observables del modelo DEB para sardina ([Figura 17](#)) mostró una longitud ([Figura 17a](#)) asintótica alcanzada de ≈ 38.3 cm. La relación longitud-peso ([Figura 17b](#)) mostró la misma tendencia que en anchoveta, aumentando en el tiempo, pero disminuyendo abruptamente al final de cada año debido al desove. La densidad energética ([Figura 17c](#)) muestra valores de 6223 J/g en el periodo anterior a la pubertad, alcanzando picos de 6332 J/g al finalizar el tercer año y 6376 J/g el resto de los años. En el tercer año ([Figura 17d](#)) la fecundidad diaria (# huevos / día) de sardina fue de 248 #/d

y al finalizar el periodo de vida el último año tuvo una fecundidad diaria de 866 #/d.

Al igual que en anchoveta, el volumen estructura ([Figura 18a](#)) y la energía asignada a la reserva ([Figura 18b](#)) describen curvas con tendencias positivas y similares. La sardina empezó a alcanzar la pubertad a los 2 años y 5 meses y 21.4 cm completando una energía asignada a la madurez ([Figura 18c](#)) de 2000 J. La energía asignada a la reproducción ([Figura 18d](#)) alcanza picos de 1.46×10^5 J al inicio de la reproducción y 8.73×10^5 J al final de su vida.

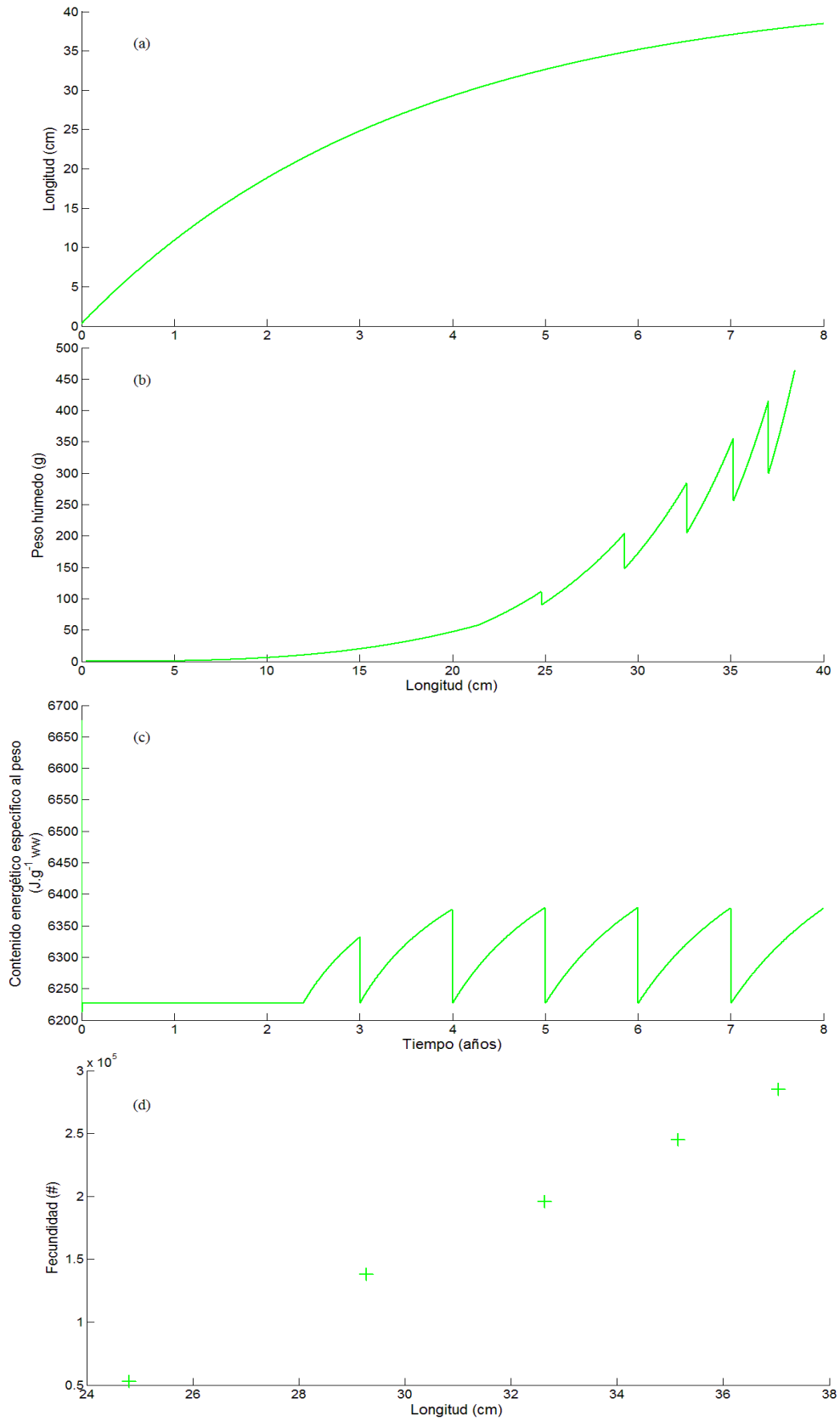


Figura 21. Variables observables del modelo DEB para sardina. Crecimiento (a), relación longitud-peso (b), densidad energética (c) y fecundidad (d).

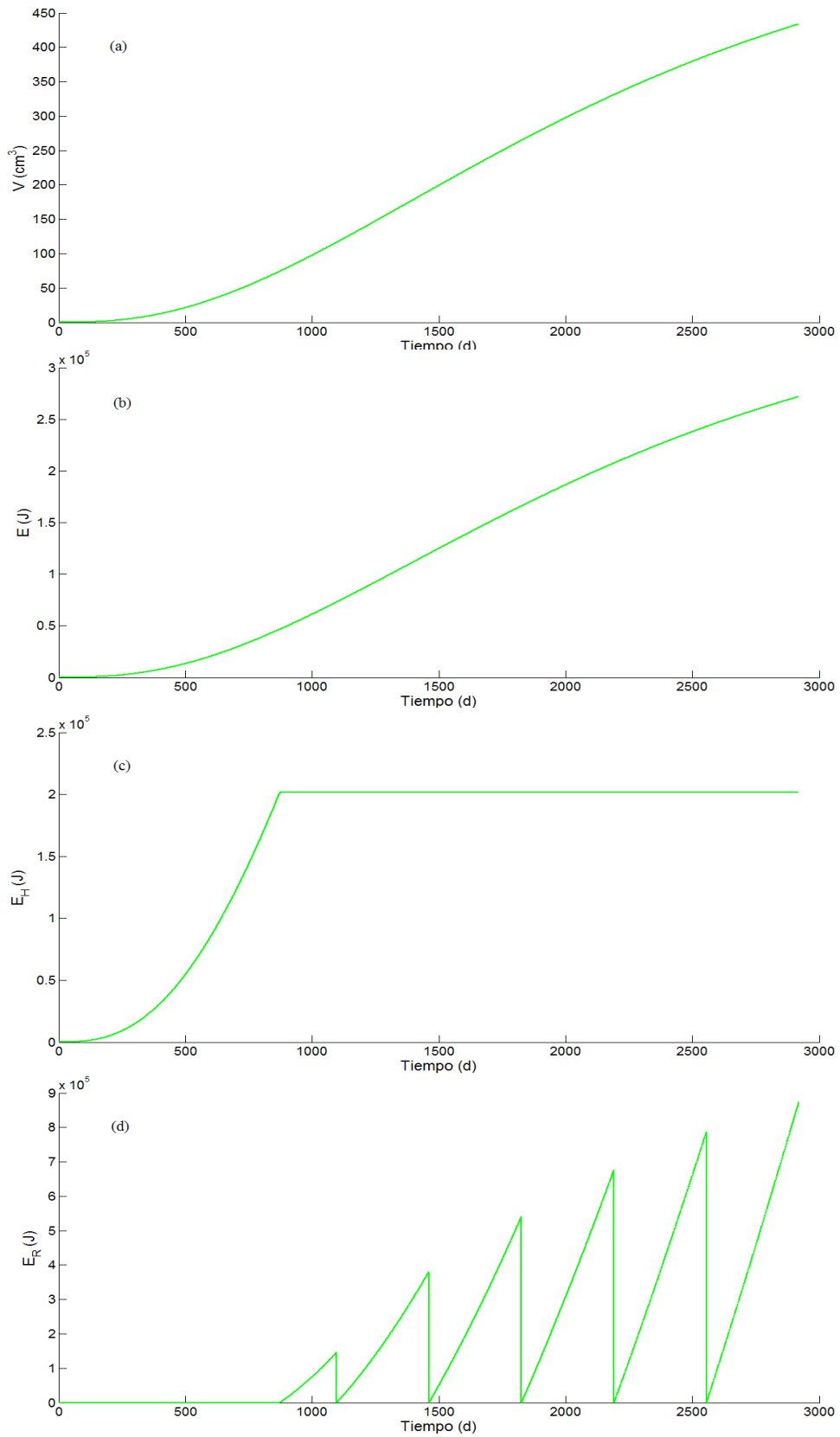


Figura 22. Variables de estado del modelo DEB para sardina. Volumen estructural del individuo (a), energía asignada a la reserva (b), energía asignada al desarrollo de la madurez (c) y la energía asignada a la reproducción (d).

3.8. ANÁLISIS DE SENSIBILIDAD DEL MODELO DEB ESTÁNDAR

Para este experimento, se evaluó el efecto de la variación de temperatura y la disponibilidad del alimento sobre el crecimiento de la anchoveta y la sardina a lo largo de todo el ciclo de vida. Las condiciones experimentadas fueron para el caso de temperatura de 15, 20 y 25 °C y para la disponibilidad del alimento, a través de la respuesta funcional, fue del orden de 0.5, 0.75 y 1 (-). Solo se tomó en consideración una variación por simulación, es decir, cuando la temperatura varió, la disponibilidad del alimento fue de 1; mientras que cuando la disponibilidad de alimento varió, la temperatura fue constante en 18°C.

Los resultados del análisis de sensibilidad ([Figura 19](#) y [20](#)) mostraron tendencias similares para ambas especies en todas las curvas. Cuando se evaluó la variación de temperatura en anchoveta ([Figura 19a](#)) y sardina ([Figura 20a](#)) se observó que la longitud de anchoveta al primer año tuvo una media de 16.3cm ± 4.01, al segundo año 20.48 cm ± 2.42, al tercer año 21.87 cm ± 1.24, y al final del cuarto año 22.42 cm ± 0.61. Para la sardina las longitudes en el primer año tuvieron una media de 12.93 cm ± 6.43, al tercer año 26.68 cm ± 9.36, al quinto año 33.26 cm ± 8.14, y al término del séptimo año 36.79 cm ± 6.35.

En el estudio del impacto de la variación en la disponibilidad de alimento, se apreció que la longitud asintótica alcanzada por anchoveta ([Figura 19b](#)) tuvo una media de 11.95 cm ± 3.79 al finalizar el primer año, para el segundo año fue de 15.58 cm ± 5.04, para el tercer año fue de 16.71 cm ± 5.45, y en el último año fue de 17.06 cm ± 5.59. Para la sardina ([Figura 20b](#)) la longitud

promedio al primer año fue de $8.39 \text{ cm} \pm 2.54$, para el tercer año $18.91 \text{ cm} \pm 5.95$, al quinto año fue de $24.79 \text{ cm} \pm 7.91$, y al séptimo año fue de $28.07 \text{ cm} \pm 9.05$.

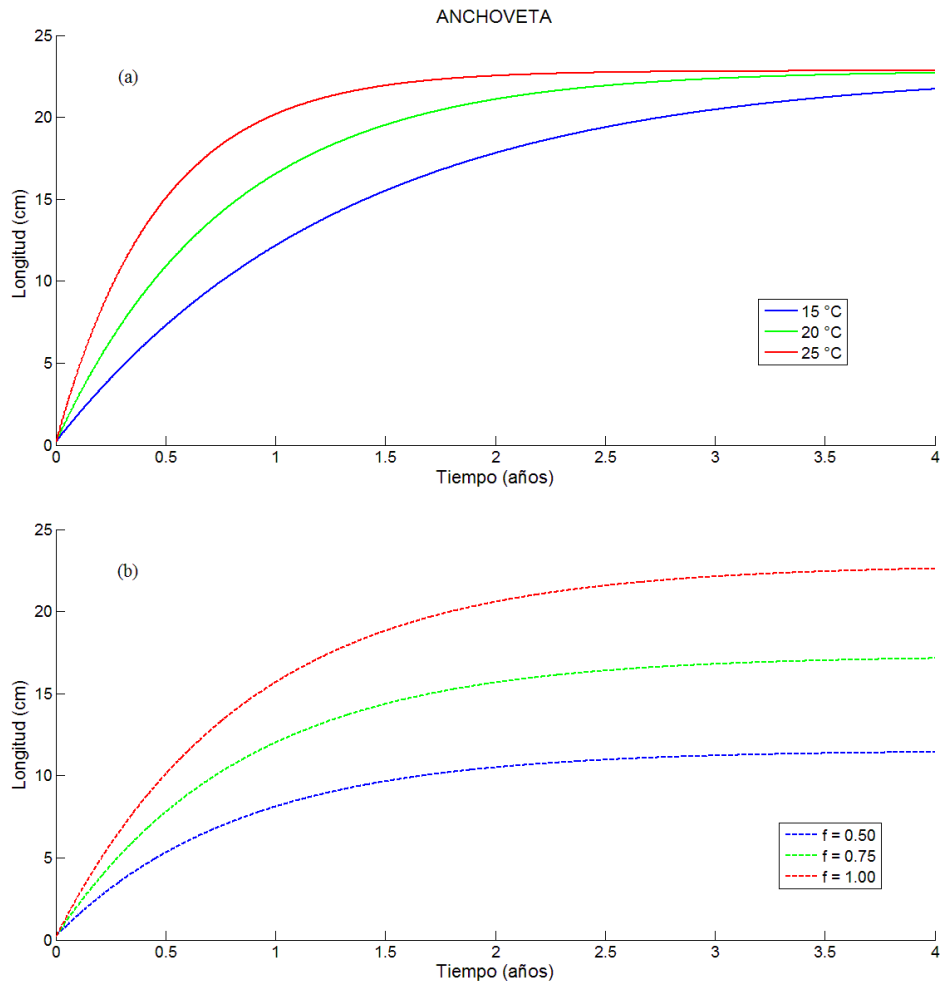


Figura 23. Efecto de la temperatura (parte superior) y el alimento (parte inferior) sobre el crecimiento de anchoveta.

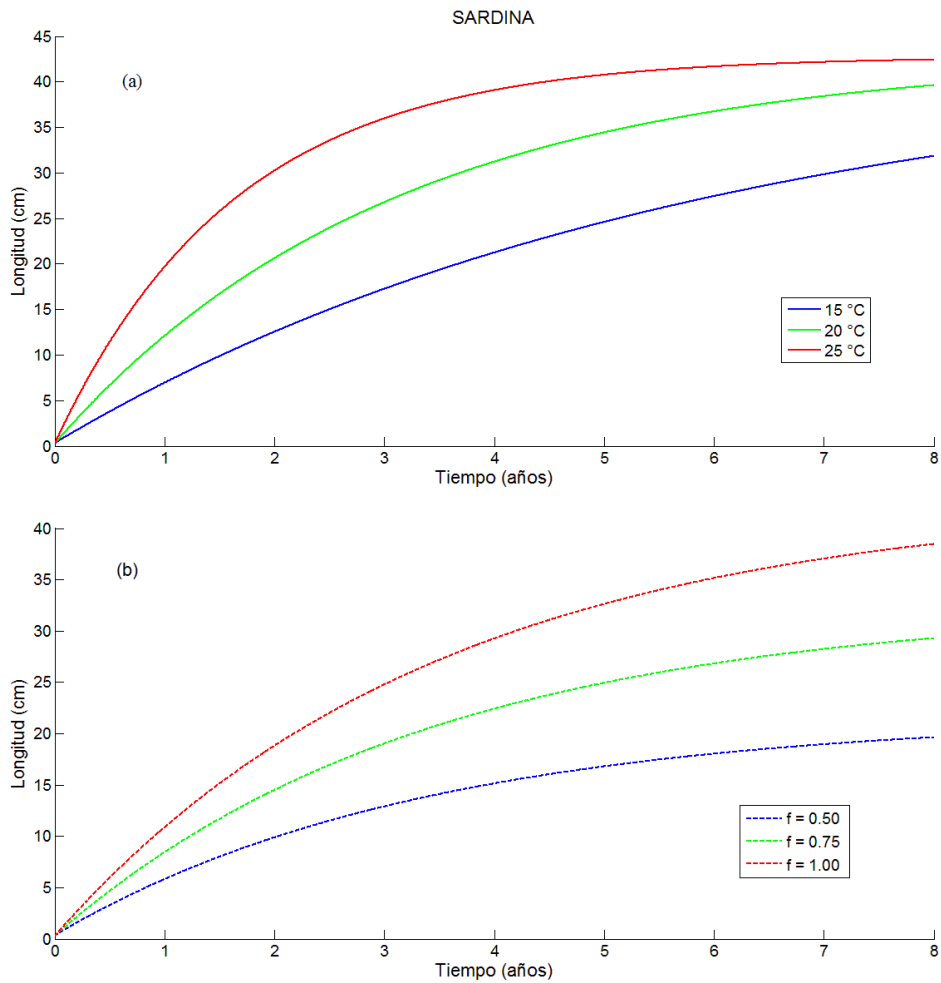


Figura 24. Efecto de la temperatura (parte superior) y el alimento (parte inferior) sobre el crecimiento de sardina.

La teoría propone que la temperatura afecta la tasa de crecimiento von Bertalanffy (eq. 17), además que la longitud estructural máxima es específica de cada especie y no se ve afectada ni por la temperatura ni por la disponibilidad de alimento (eq. 15), mientras que la longitud asintótica si es impactada de manera negativa por la disponibilidad del alimento (eq. 16).

En general se apreció que respecto al impacto de la temperatura, la anchoveta representó una variabilidad menor ($\pm 11.19\%$) en la longitud respecto de la sardina ($\pm 29.10\%$); mientras que en relación al impacto de la disponibilidad del alimento, la sardina tuvo una variabilidad similar de la longitud ($\pm 31.63\%$) respecto de la anchoveta ($\pm 32.36\%$).

3.9. SUPERVIVENCIA DE LARVAS DE ANCHOVETA Y SARDINA SOMETIDAS A INANICIÓN EN EL MODELO DEB ESTÁNDAR

En este experimento se analizó la supervivencia de las larvas de anchoveta y sardina en relación a la longitud y la temperatura. Las longitudes analizadas fueron de 0.5 cm (longitud de nacimiento dentro de la teoría DEB), 1 cm, 3 cm y 5 cm (longitud a la metamorfosis). Las temperaturas fueron de 15 °C, 20 °C, 25 °C y 30 °C; la tendencia de la temperatura en los experimentos fue relativamente (para HCS) cálido, debido al interés de probar los efectos del incremento de la temperatura del mar sobre las larvas de los pequeños pelágicos.

Las larvas fueron alimentadas *ad libitum* hasta alcanzar las longitudes previstas anteriormente, inmediatamente después se les restringió totalmente el alimento y se contabilizó los días y/u horas hasta que los individuos mueren. Se consideró la muerte de los individuos por inanición dentro de la teoría DEB, cuando estos no pueden pagar el costo del mantenimiento somático (P_S).

La supervivencia de las larvas de anchoveta ([Figura 25](#)) y sardina ([Figura 26](#)) presentan una relación indirecta entre la temperatura y el tiempo de supervivencia en todas las longitudes. Además, también, presenta una relación directa entre la longitud y el tiempo de supervivencia en todas las temperaturas evaluadas. Para larvas de 0.5 cm, la anchoveta presenta un tiempo promedio de 6 horas \pm 3.31 y la sardina un tiempo promedio de 24 horas \pm 18.43. Para larvas de 5 cm, la anchoveta presenta un tiempo promedio de 52 horas \pm 32.97, y para la sardina un tiempo promedio de 167

horas \pm 128.66. En relación a la temperatura; para 15 °C, las larvas de anchoveta presentan un tiempo de supervivencia de 48 horas \pm 35.66 y las larvas de sardina un tiempo de 190 horas \pm 132.47 para todas las longitudes. Para los 30 °C, las larvas de anchoveta presentan un tiempo de 12 horas \pm 8.14 y las larvas de sardina un tiempo de 29 horas \pm 19.98 para todas las longitudes.

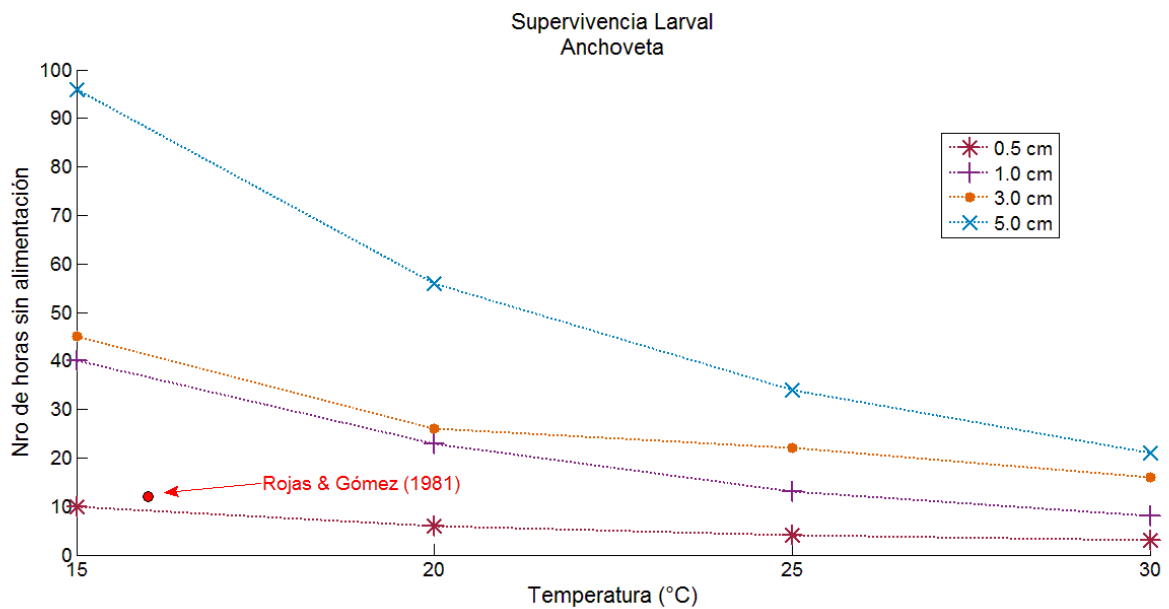


Figura 25. Supervivencia de larvas de anchoveta sometidas a inanición en relación a la temperatura y longitud.

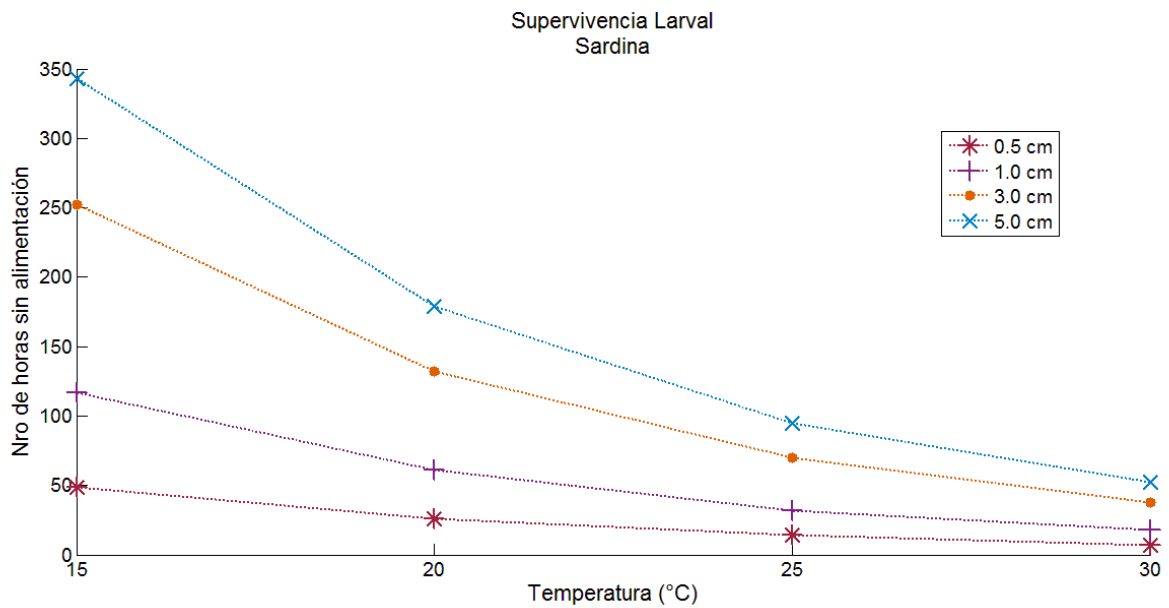


Figura 26. Supervivencia de larvas de sardina sometidas a inanición en relación a la temperatura y longitud.

Se apreció que las larvas de sardina presentaron un mayor tiempo de supervivencia frente a las larvas de anchoveta. Esto puede ser explicado en relación a que el mantenimiento somático (P_S) de anchoveta es mayor que el de sardina, debido a que el mantenimiento somático específico al volumen (P_M) de anchoveta es mayor (71.22 J/d.cm^3) que el de sardina (15.37 J/d.cm^3), a esto se relaciona también (eq. 11) que el mantenimiento somático es directamente proporcional al volumen y este a su vez de la longitud física del individuo.

3.10. IMPACTO DEL MOMENTO DE DESOVE BAJO CONDICIONES AMBIENTALES CLIMATOLÓGICAS SOBRE LAS VARIABLES OBSERVABLES DE ANCHOVETA Y SARDINA EN EL MODELO DEB ESTÁNDAR

En este experimento se buscó evaluar el impacto que tiene el momento de desove (=nacimient) sobre las variables observables longitud (cm) y la relación longitud-peso (cm/g), y sobre las variables de estado del modelo DEB de reserva energética (J) y el volumen estructural (cm³). Las condiciones ambientales fueron obtenidas a partir de la climatología de la serie de tiempo de temperatura superficial del mar y clorofila-a superficial del mar en el periodo 2003-2014 ([Figura 8](#)).

Para medir los impactos del momento de desove sobre la longitud, peso, reserva energética y volumen estructural, se emplearon los dos picos de desove en anchoveta (30) y sardina (31) que corresponde a las temporadas australes de verano e invierno-primavera. Los resultados se especifican en la [Tabla 15](#).

El crecimiento ([Figura 27a](#)) de anchoveta mostró que pese a que se tienen dos cohortes de anchoveta en diferentes temporadas de desove, en el tiempo éstas coinciden sus valores hacia el final del cuarto año. Respecto a la relación longitud-peso ([Figura 27b](#)) se apreció que esta no varió en ninguna de las circunstancias planteadas en el presente experimento. La disminución de dicha relación fue directamente proporcional con los desoves registrados.

Tabla 15. Descripción de los patrones de crecimiento (cm), peso húmedo (g), reserva energética (J) y volumen estructural (cm³) para anchovetas y sardinas de 1 año de edad en diferentes temporadas de desove.

Especie	Nacimiento	Edad (años)	Longitud (cm)	Peso húmedo (g)	Reserva energética (J)	Volumen estructural (cm ³)
anchoveta	verano	1	14.21 ± 0.04	16.51 ± 0.15	10112.7 ± 85	19.69 ± 0.18
anchoveta	invierno/primavera	1	14.12 ± 0.05	16.21 ± 0.13	9149.4 ± 243	19.31 ± 0.19
sardina	verano	1	10.25 ± 0.01	6.31 ± 0.01	4979 ± 11	8.198 ± 0.01
sardina	invierno/primavera	1	10.27 ± 0.01	6.32 ± 0.01	4777 ± 85	8.25 ± 0.02

Respecto a la reserva energética ([Figura 28a](#)) durante el primer año, en ambas temporadas de desove, la reserva energética de anchoveta mostró una tendencia ascendente, pero en lo sucesivo la tendencia decae en relación a la disminución considerable de la clorofila-a presente en el ambiente. Siendo esta disminución más considerable cuando la anchoveta era más grande y por consiguiente los requerimientos energéticos fueron mayores. Para el volumen estructural ([Figura 28b](#)) describe una curva similar a la del crecimiento ya que ambos se encuentran directamente relacionados.

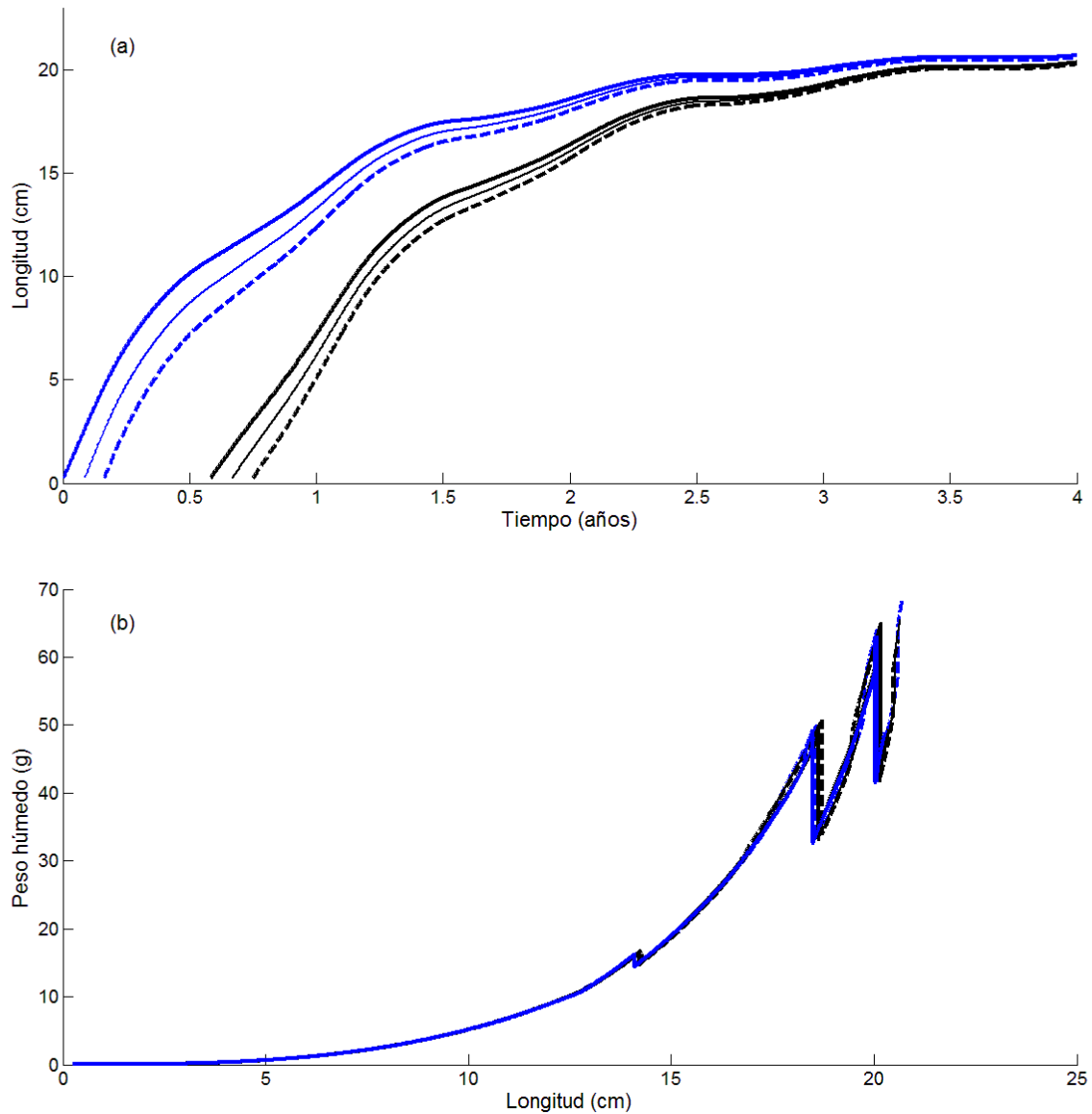


Figura 27. Impacto del momento de desove sobre el (a) crecimiento y la (b) relación longitud-peso en anchoveta al inicio (línea gruesa), medio (línea delgada) y fin (línea punteada) de la temporada de desove (verano: azul, invierno: negro).

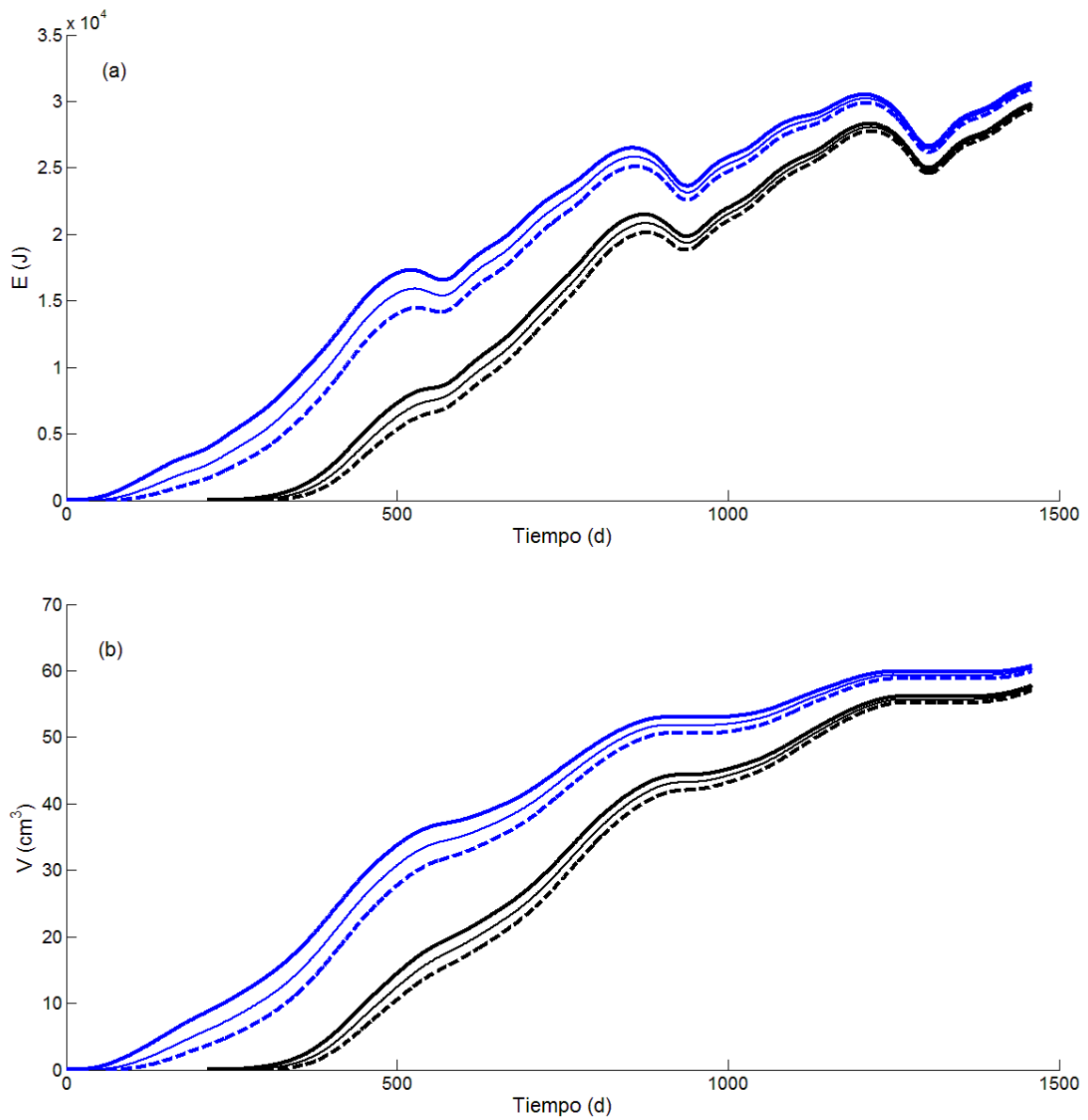


Figura 28. Impacto del momento de desove sobre (a) la reserva energética y (b) el volumen estructural en anchoveta al inicio (línea gruesa), medio (línea delgada) y fin (línea punteada) de la temporada de desove (verano: azul, invierno: negro).

En caso de sardina ([Figura 29](#)), al igual que en anchoveta, el crecimiento en ambas temporadas se ve igualado cuando estas trayectorias coinciden al final del periodo de vida, debido a la ralentización del crecimiento por haber alcanzado la longitud asintótica. En relación a la longitud y el peso ([Figura 29b](#)), las curvas descritas por la sardina muestran una superposición que indica que los valores no se han visto alterados por el momento de nacimiento. Las disminuciones de esta relación están directamente relacionadas con la reproducción y el desove.

En el caso de la reserva energética ([Figura 30a](#)) de la sardina se apreció un aumento positivo durante el primer año, posteriormente a ello se apreció descensos considerables durante la época de menos disponibilidad de alimento en la NHCS. Respecto al volumen estructural ([Figura 30b](#)) está relacionado con la longitud y se apreció una ralentización en el aumento del volumen, los cuales también estuvieron relacionados con el periodo de disminución de la disponibilidad de alimento.

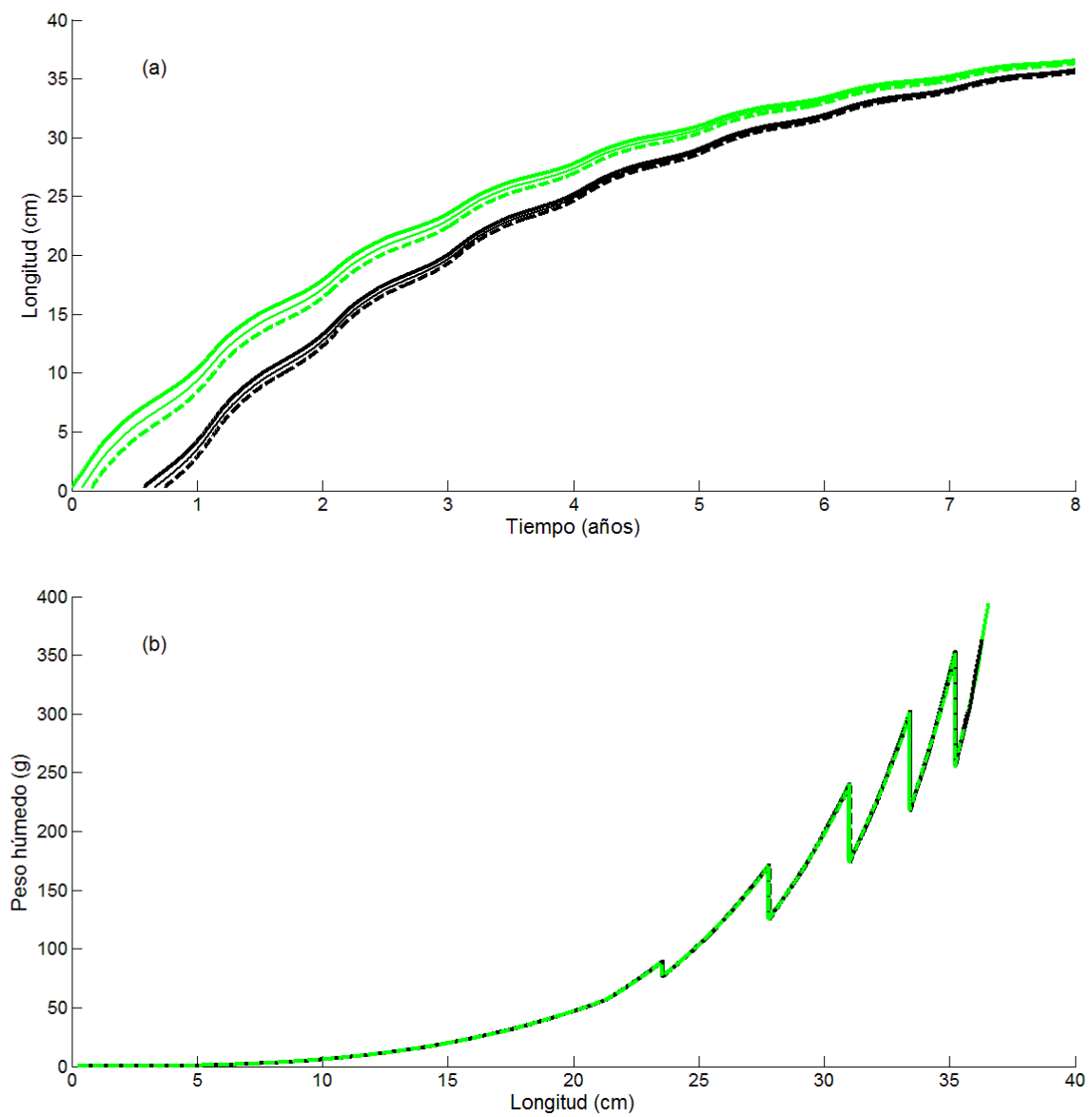


Figura 29. Impacto del momento de desove sobre el (a) crecimiento y la (b) relación longitud-peso en anchoveta al inicio (línea gruesa), medio (línea delgada) y fin (línea punteada) de la temporada de desove (verano: verde, invierno: negro).

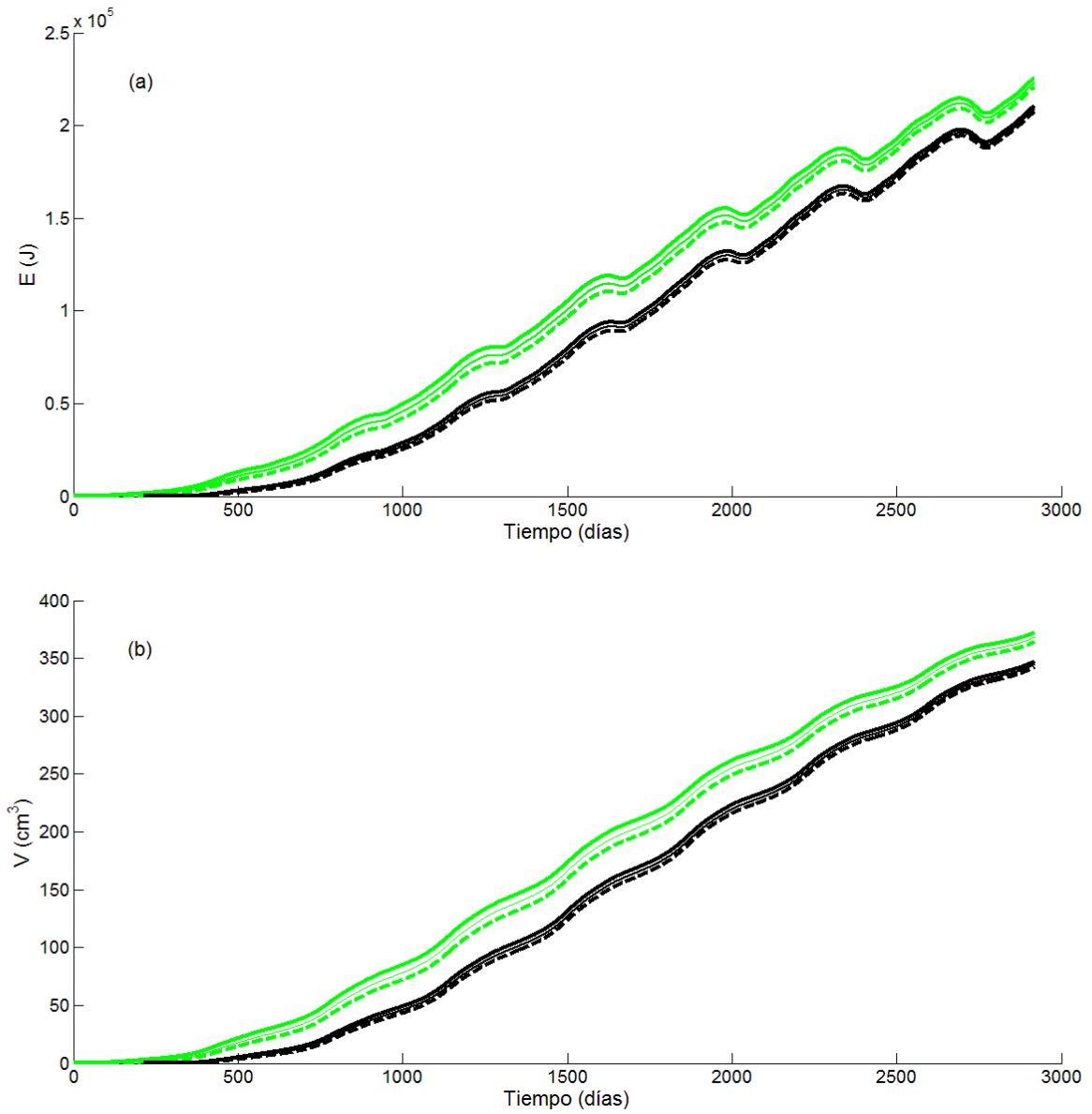


Figura 30. Impacto del momento de desove sobre (a) la reserva energética y (b) el volumen estructural en anchoveta al inicio (línea gruesa), medio (línea delgada) y fin (línea punteada) de la temporada de desove (verano: verde, invierno: negro)..

Se evaluó si existía diferencia significativa entre los resultados obtenidos en la [Tabla 15](#). Se examinó si la longitud, peso húmedo, reserva energética y volumen estructural de anchoveta y sardina, al primer año, describían una distribución normal, para lo cual se empleó la prueba de *Shapiro-Wilk* ($n = 6$). Los resultados mostraron que todas las variables estudiadas provenían de una población distribuida normalmente ($p > 0.05$).

Se empleó la prueba *t-student* ($n = 6$) para probar si las poblaciones de anchoveta y sardina, entre la primera y segunda temporada de desove, eran idénticas. Se encontró que si existe diferencia significativa ($p < 0.05$), tanto en anchoveta como en sardina, en relación al impacto de la temporada de desove sobre la longitud, la reserva energética y el volumen estructural; mientras que para el peso húmedo solo hubo diferencia significativa ($p < 0.05$) para anchoveta, pues no existe diferencia significativa ($p > 0.05$) para el peso húmedo en sardina entre la primera y segunda temporada de desove.

Para evaluar el impacto de la temporada de desove sobre la edad a la metamorfosis de anchoveta y sardina y probar la hipótesis principal del presente trabajo, se simuló 6 nacimientos por temporada de desove (verano e invierno-primavera) y se estudió el tiempo que le toma a las larvas alcanzar la metamorfosis, esto se da cuando la energía asignada a la madurez (E_H) supere el umbral de metamorfosis (E_H^j). Los resultados se aprecian en la [Tabla 16](#).

Tabla 16. Descripción de la edad a la metamorfosis en relación a la temporada de desove para larvas de anchoveta y sardina.

Especie	Nacimiento	Edad a la Metamorfosis (d)
anchoveta	verano	15.65 ± 0.61
anchoveta	invierno/primavera	25.61 ± 0.75
sardina	verano	17.32 ± 0.77
sardina	invierno/primavera	32.63 ± 1.48

Se examinó si la edad a la metamorfosis, de anchoveta y sardina, describía una distribución normal, para lo cual se empleó la prueba de *Shapiro-Wilk* ($n = 6$). Los resultados mostraron que la distribución de la edad a la metamorfosis para anchoveta y sardina provenían de una población distribuida normalmente ($p > 0.05$).

Por lo cual se procedió a emplear el test paramétrico de *t – Student* ($n=6$) para probar a un nivel significativo si existen diferencias entre las poblaciones. Se probaron las relaciones entre la edad a la metamorfosis y la temporada de desove para ambas especies. La edad a la metamorfosis en relación a la temporada de desove para anchoveta y sardina provienen de poblaciones estadísticamente ($p < 0.05$) distintas.

La temporada de desove impactó de manera significativa sobre la edad a la metamorfosis siendo, tanto para anchoveta como para sardina, la temporada de desove de verano (Diciembre – Marzo) la que favoreció un desarrollo más acelerado para alcanzar la metamorfosis a una menor edad.

Para probar las relaciones entre los resultados de anchoveta y sardina se empleó la prueba paramétrica de $t - Student$ ($n = 6$), la cual concluyó que los datos de edad a la metamorfosis entre anchoveta y sardina para una temporada de desove de invierno-primavera no provienen de una población idéntica ($p < 0.05$). Por lo cual, la anchoveta presenta mejores resultados en las condiciones probadas en relación a la sardina, pese a que la sardina posee menores costos de mantenimiento ($[p'_M] = 15.37 \text{ J/d.cm}^3$) que anchoveta ($[p'_M] = 71.22 \text{ J/d.cm}^3$), presentando un menor tiempo hasta alcanzar la metamorfosis debido a su capacidad de asimilar mayor energía del medio (anchoveta = $\{p'_{Am}\} = 354.99 \text{ J/cm}^2/\text{d}$, sardina = $\{p'_{Am}\} = 188.99 \text{ J/cm}^2/\text{d}$), en la temporada de desove de invierno-primavera y durante el periodo 2003 - 2014, empleando un modelo DEB estándar. Por lo tanto se acepta la hipótesis principal de la presente investigación.

CAPÍTULO 4: DISCUSIONES

4.1. Datos de entrada

- Los parámetros del ciclo de vida de anchoveta (73) (75) (10) (76) (21) (32) (77) y de sardina (78) (75) (10) (79) (76) (80) (32) (20) han sido tomados de la literatura científica especializada, estos parámetros corresponden a anchovetas y sardinas en escalas temporales y espaciales diferentes. Se advierte que el empleo de estos parámetros puede generar un error de estimación debido a que no se consideran los mismos tiempos, condiciones y espacios en el cuál se hallaron estos parámetros, además se puede asumir una variación fenotípica (84) en las poblaciones de anchoveta y sardina en el tiempo. La presente investigación solo realizó simulaciones computacionales (teóricas) sobre los procesos metabólicos de anchoveta y sardina, esto no consideró los procesos estocásticos, principalmente, en la disponibilidad del alimento (85) (86).
- Los parámetros del ciclo de anchoveta peruana (AP) y sardina del Pacífico (SP) son comparados con la anchoa europea (AE) (*Engraulis encrasicolus*) (87), la sardina europea (SE) (*Sardina pilchardus*) (88), el arenque del atlántico (AA) (*Clupea harengus*) (89) y el sábalo americano (SA) (*Alosa sapidissima*) (90). Esto bajo un criterio de cercanía filogenética para *clupeiformes* según Lavoué *et al* (91). La edad a la primera alimentación a_b para AP es de 4.4 días, para AE es de 6 días, para SP es de 5 días, para SE es de 8 días, para SA es de 10.5 días y para AA es de 27 días; la mayoría de especies analizadas muestran un a_b entre los 4 y 6 días mientras que AA

tiene un a_b de casi 5 veces en relación al resto de especies. Sobre la edad a la metamorfosis a_j para AP es de 50 días, para AE es de 60 días, para SP es de 48 días y para AA es de 177 días; se mantiene la tendencia del orden de magnitud de las AP, AE y SP, mientras que AA triplica el valor de a_j del resto. La edad a la primera madurez a_p para AP es de 365 días, para AE es de 292 días, para SP es de 730 días, para SE es de 365 días, para AA es de 1460 y para SA es de 1460 días; las anchovetas y la sardina europea maduran en un año o menos, la SP en dos años y el AA y SA en cuatro años. Para el tiempo de vida a_m de AP es de 4 años, para AE es de 5 años, para SP es de 8 años, para SE es de 8 años, SA es de 13 años y para AA es de 22 años; mientras que AA y AE tienen un periodo de vida relativamente corto, SP y SE poseen también el mismo a_m , SA y AA son especies con una esperanza de vida significativamente mayor que AE, AP, SP y SE. Respecto a la tasa máxima de reproducción R_i , AP tiene un valor de 1285 (#huevos/día) y AE es de 900 (#huevos/día), SP es de 787 (#huevos/día), SE es de 2300 (#huevos/día), para SA es de 1644 (#huevos/día) y para AA es de 54.79 (#huevos/día); si se relativiza el R_i entre el peso máximo w_{wi} se obtiene que AP, AE y SE muestran valores cercanos a 20 (#huevos/día/gramo), mientras que SP tiene un valor de 1.2 (#huevos/día/gramo), SA es de 0.5 (#huevos/día/gramo) y el de AA es de 0.05 (#huevos/día/gramo); lo cual indica que AP, AE y SE tienen una estrategia evolutiva de alta producción de huevo para compensar la alta mortalidad, mientras que SP, SA y AA tienen tasas menores.

4.2. Estimación de parámetros

- El error relativo medio (MRE) del modelo de estimación de parámetros DEB para anchoveta y sardina fue comparado con los MRE del repositorio *add_my_pet* (60). El MRE de AP fue de 0.146, el de AE fue de 0.256, el de SP fue de 0.129, el de SE fue de 0.146, el de SA fue de 0.214 y el de AA fue de 0.132; todas las estimaciones, excepto AE y SA, tuvieron un MRE relativamente bajo (<15%). En AP el Error Relativo ER más alto fue en la longitud a la metamorfosis, en AE el ER mayor estuvo en la longitud al nacimiento y a la metamorfosis, en SP estuvo también en la longitud a la metamorfosis, en SE fue la longitud a la pubertad, en SA fue la edad a la pubertad y en AA estuvo en la longitud a la pubertad; para las estimaciones de todo el ciclo de vida, es especial la metamorfosis, que hacen AP, AE, SP y SE se apreció que el mayor error estuvo en la estimación de la longitud a la metamorfosis, mientras que SA y AA el mayor error estuvo relacionado a la pubertad.
- El modelo DEB estándar fue calibrado con información proveniente de modelos von Bertalanffy (32) y experimentos de respiración (10) para anchoveta y sardina, empleándose información para todo el ciclo de vida. No se realizó una calibración en función de datos relacionados al periodo larval, por lo que se requiere realizar experimentos de crecimiento de estadios tempranos de ambas especies, para obtener parámetros más precisos durante ese periodo. . En el caso de anchoveta, cuando se realiza la calibración de la respiración, se aprecia una reducción (salto) considerable

en la tasa de respiración de anchoveta (Figura 12) en todas las temperaturas; esto está relacionado a la longitud al término del primer año, donde la anchoveta desova (se hipotetizó un desove por año al final de cada año) y por ende en la reducción de la energía alojada en el buffer de reproducción. Kooijman (12) considera que la respiración aumenta con la densidad de las reservas, por lo tanto una reducción en la tasa de respiración está asociada con periodos de inanición. Es así que una primera aproximación a nuestro resultante de respiración de anchoveta estaría relacionado a que a esas edad, longitud y con las características ambientales especificadas, la anchoveta atravesó un periodo crítico de inanición. Esta aproximación debe ser desarrollada con mayor experimentación.

- La temperatura de Arrhenius, que representa el impacto de la variación de temperatura en los procesos metabólicos, de AP fue de 9000 K y para sardina fue de 11890K, para AE y SE fue de 9800, los valores de AA fueron de 6114 k y el del SA fue el menor con 4546 K. Los valores altos de la T_A para SP mostraron que la sardina vive en condiciones ambientales de poca o baja variabilidad; la AE, SE y AP viven en condiciones ambientales de relativa variabilidad; mientras que AA y SA viven en condiciones de alta variabilidad ambiental. La regla kappa para la asignación de energía al soma, se aprecia valores extremadamente altos en AE (0.99), AA (0.91) y AP (0.88), valores intermedios para SA (0.67) y SP (0.69) y valores relativamente bajos para SE (0.34). Tanto AE, AA y AP asignan gran cantidad de energía al mantenimiento somático y al crecimiento, mientras

que SA y SP distribuyen la energía según la regla kappa de manera casi equilibrada; para SE los valores son tan bajos que denotan que se asigna una gran cantidad de energía a la madurez y la reproducción. Para la variación del T_A en relación al tiempo para anchoveta y sardina se encontró que (58) la respuesta a condiciones de temperatura es frecuentemente caracterizada en términos de sensibilidad a la temperatura y rango de tolerancia de temperatura. Kooijman (12) considera que especies con un amplio rango de tolerancia de temperatura tendrán un bajo valor de Arrhenius, pero para Freitas *et al.* (58) la experimentación no es tan concluyente en ese aspecto, sus datos mostraron a lo mucho diferenciaciones entre especies pelágicas y demersales. En ese sentido, se puede anotar que la energía de activación de Arrhenius y los parámetros k son determinados de manera experimental y representan parámetros macroscópicos específicos y no están relacionados al éxito de las colisiones individuales a nivel molecular (92). Para concluir, el mismo Kooijman (12) considera que la temperatura de Arrhenius puede cambiar con la etapa de cada especie. Es por ello que se debe continuar con la investigación experimental sobre los procesos asociados a la Temperatura de Arrhenius.

4.3. Validación

- En relación a la validación, las simulaciones sobre larvas ([Capítulo 3.6](#)) mostraron diferencias entre las curvas de crecimiento obtenidas de modelos empíricos (73) (74) y las salidas del modelo DEB. Los factores que pudieron motivar estas diferencias pueden deberse al empleo de un Modelo DEB

estándar que no incluye un proceso de aceleración en el crecimiento de larvas (86) (85) (56), y no fue calibrado con datos observacionales de larvas, por lo cual no reproduce adecuadamente las curvas de crecimiento asociadas a larvas de peces (82) (83); de la misma forma, Ware *et al* (73) emplea el modelo von Bertalanffy para describir el crecimiento de larvas. Se sugiere el desarrollo de experimentos de laboratorio de crecimiento de larvas de anchoveta y sardina desde la eclosión hasta la metamorfosis.

4.4. Efecto de la inanición

- Como larvas, los pequeños peces pelágicos son extremadamente vulnerables a la inanición (9). Es así que en nuestro experimento de inanición se apreció una diferencia significativa entre anchoveta y sardina en todas las temperaturas y a diferentes longitudes. Para el caso de anchoa del norte (*Engraulis mordax*), Lasker (93) encontró que las larvas de anchoa del norte sobrevivieron 1.5 días a la inanición, mientras que para el caso de la anchoveta peruana Rojas & Gómez (94) el 50% de la mortalidad en larvas se produce a los 0.5 días desde el retiro de la alimentación. Nuestro modelo predice que las larvas de anchoveta (5 mm) a 15 °C resisten 10 horas a la inanición. Esto se debió a los valores de los parámetros DEB asociados a cada especie, el costo de mantenimiento somático de sardina ($[p_M] = 15.37$ J/d.cm³) es menor que los de anchoveta ($[p_M] = 71.22$ J/d.cm³) por cada unidad de volumen, asumiendo características similares de forma para la etapa larval (Tabla 7 y 8). Al necesitar menos energía para el mantenimiento, la sardina puede sobrevivir un mayor tiempo sin

alimentación en relación a las larvas de anchoveta; esto coincide con los resultados de Villavicencio *et al.* (24) cuando considera que las larvas de sardina tiene una mayor potencia ecológica respecto de las larvas de anchoveta debido a que en una variación de 6°C (10) las larvas de anchoveta requerirán de dos veces más energía que las larvas de sardina para el mantenimiento a la misma longitud. Los resultados de inanición para anchoveta son aproximados al de Rojas y Gómez (94), pero difiere del de Lasker *et al* (93). Esto puede deberse a que el modelo no predice una reducción en la actividad de las larvas como mecanismo de ‘ahorro’ de energía. Lo que se aprecia además es que las larvas de sardina tuvieron una mayor supervivencia a la inanición, esto debido a que los costos metabólicos del mantenimiento somático de la sardina son menores que los de anchoveta. Para el caso de anchoa europea (*Engraulis encrasicolus*), Pecquerie (95) estudió el número de días sin alimento que sobrevive la anchoa europea desde la apertura de su boca (= nacimiento dentro de la teoría DEB), encontrando que a 15 °C esta sobrevive casi dos días, en nuestros experimentos a las mismas condiciones las larvas de anchoveta sobreviven 10 horas, mientras que las de sardina 49 horas; siendo el caso de sardina más aproximado a lo encontrado en anchoa europea.

4.5. Efecto del momento de desove

- El éxito en el reclutamiento está relacionado con las primeras etapas de vida de los peces (8), es así que sobre las causas de la variabilidad del reclutamiento deduce que la supervivencia de pre-reclutas está directamente

relacionado con las tasas de crecimiento (43). La relación entre anchoveta y sardina en relación a las condiciones ambientales ha sido ampliamente discutida (17) (19) (14) (13) (96). Nuestro primer análisis se enfocó sobre el impacto de la temporada de desove sobre la edad a la metamorfosis de anchoveta y sardina, en ambos casos se encontró que la temporada de desove de verano producía cohortes que alcanzaban la metamorfosis en menor tiempo, esto no coincide con los picos de desove de anchoveta (30) y sardina (31). Posteriormente, hemos forzado a distintos cohortes de anchoveta y sardina en la temporada de desove de invierno-primavera, coincidiendo con los picos de desove de anchoveta y sardina. Se encontró que la anchoveta alcanza la metamorfosis en menor tiempo que la sardina debido a la capacidad de la anchoveta de asimilar mayor energía del medio. La potencia ecológica de juveniles y adultos de anchovetas y sardina (24) difiere respecto a las larvas de las mismas especies, en el sentido que los requerimientos energéticos de adultos de anchoveta representan así el 60% de la energía requerido por adultos de sardina a la misma longitud y peso, esto puede entenderse de la interacción del flujo máximo de asimilación ($\{P_{Am}\}$) y el mantenimiento somático específico al volumen ($[P_M]$) que en el primer término la anchoveta ($\{\dot{p}_{Am}\} = 354.99 \text{ J/cm}^2/\text{d}$) puede adquirir mayor energía del medio en relación a la sardina ($\{\dot{p}_{Am}\} = 188.99 \text{ J/cm}^2/\text{d}$); y por otro lado la sardina ($[p_M] = 15.37 \text{ J/d.cm}^3$) posee un costo de mantenimiento menor que el de anchoveta ($[p_M] = 71.22 \text{ J/d.cm}^3$).

4.6. Implicancias para el manejo pesquero

- Los hallazgos encontrados en la presente investigación permitirán estudiar con una más alta resolución los procesos metabólicos que afectan el crecimiento y la mortalidad en las larvas de anchoveta y sardina; lo que posibilitará la inclusión del modelo DEB de anchoveta y sardina dentro de modelos de evaluación de stock (97) y modelos de estimación de captura (98) para aumentar la resolución en los procesos (tiempo, longitud, mortalidad) de pre-reclutamiento y reclutamiento de los de anchoveta y sardina.
- El modelo DEB estándar para anchoveta y sardina puede ser incorporado en modelos predictivos que permitan determinar zonas de protección marina. Ensayando a través de la bioenergética en qué zonas con sus propias variaciones ambientales pueda considerarse como óptima para la reproducción y, principalmente, para el reclutamiento (99) y de esa manera poder delimitar las zonas críticas donde se producen la reproducción y el reclutamiento. Aunque la complejidad resulte mayor, la herramienta del modelamiento y su comparación con datos obtenidos experimentalmente podrían contribuir al diseño de áreas dinámicas de protección marina. Un ejemplo de menor escala es aplicado en la pesquería de anchoveta con las autovedas impuestas por empresas pesqueras responsables (Ej. TASA).
- Además podría considerarse, a través de un acoplamiento con un modelo Ecosistémico, la evaluación de las políticas sobre preservación del recurso,

principalmente lo relacionado a la modificación de la distancia mínima para la pesca industrial (de 10 mn a 5 mn) y cómo esto afecta la sostenibilidad del stock.

- Los modelos DEB estándar para anchoveta y sardina puede ser acoplados a modelos ecosistémicos que permitan analizar los escenarios del Cambio Climático y su impacto en los sistemas socio-ecológicos marinos costeros (100). Además de permitir hipotetizar cómo la pesquería se verá afectada por las condiciones de alta variabilidad ambiental relacionadas al Cambio Climático (101) (102) (103) (104)

CAPÍTULO 5: CONCLUSIONES

- Los parámetros del modelo DEB estándar para anchoveta y sardina mostraron que los costos de mantenimiento somático de sardina ($[p_M] = 15.37 \text{ J/d.cm}^3$) son menores que los de anchoveta ($[p_M] = 71.22 \text{ J/d.cm}^3$), pero a su vez la capacidad de captar energía del medio es mayor en anchoveta ($\{p_{Am}\} = 354.99 \text{ J/cm}^2/\text{d}$) que en sardina ($\{p_{Am}\} = 188.99 \text{ J/cm}^2/\text{d}$); lo cual compensa los elevados costos de mantenimiento.
- Se encontró que debido a los menores costos de mantenimiento, las larvas de sardina soportaron un mayor tiempo (180 horas, 5 cm, a 20 °C) sometido a inanición en comparación de las larvas de anchoveta (60 horas, 5 cm, a 20 °C). El modelo no predijo una reducción en la actividad motora de las larvas que pudo disminuir los requerimientos energéticos.
- El modelo mostró que la temporada de desove sí impacta en el crecimiento, reserva energética y volumen estructural de anchovetas y sardinas de 1 año, mientras que el peso húmedo es afectado significativamente por la temporada de desove para anchoveta, más no para sardina.
- Caso similar se presentó respecto a la edad a la metamorfosis, la temporada de desove sí afectó de manera significativa el tiempo hasta la metamorfosis de anchoveta y sardina, siendo la temporada de verano la que produjo una edad a la metamorfosis menor tanto en anchoveta como en sardina.

- Usando el modelo DEB estándar, se encontró que, en una temporada de desove de invierno-primavera, la anchoveta alcanzó la metamorfosis en un tiempo menor en relación a la sardina debido a su mayor capacidad de asimilar energía del medio (anchoveta = $\{p_{Am}\} = 354.99 \text{ J/cm}^2/\text{d}$, sardina = $\{p_{Am}\} = 188.99 \text{ J/cm}^2/\text{d}$). Por lo cual se acepta la hipótesis principal del presente trabajo.
- Sin embargo, se debe mejorar el modelo incluyendo procesos más realistas (*e.g.* aceleración del crecimiento en la metamorfosis, estocasticidad en la disponibilidad de alimento, relaciones no lineales termo-dependientes, composición del fitoplancton, distribución vertical de larvas, temperatura y disponibilidad de alimento en relación a la profundidad, etc.).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Checkley D, Ayon P, Baumgartner T, Bernal M, Coetzee J, Emmett R, et al. Habitats of small pelagic fish. In Checkley D, Alheit J, Oozeki Y, Roy C. Climate Change and Small Pelagic Fish. Cambridge: Cambridge University Press; 2009.
2. Pikitch E, Boersma P, Boyd I, Conover D, Cury P, Essington T, et al. Little Fish, Big Impact: Managing a Crucial Link in Ocean Food Webs. Washington: Lenfest Ocean Program; 2012.
3. Bouchón M, Ayón P, Mori J, Peña C, Espinoza P, Hutchings L, et al. Biología de la anchoveta peruana (*Engraulis ringens*). Boletín del Instituto del Mar del Perú. 2010; 25(23-30).
4. Cury P, Roy C, Faure V. Environmental constraints and pelagic fisheries in upwelling areas: the Peruvian puzzle. South African Journal of Marine Science. 1998; 19(159 - 167).
5. Taylor MH, Wolff M. Trophic modeling of Eastern Boundary Current systems: a review and prospectus for solving the "Peruvian Puzzle". Revista Peruana de Biología. 2007; 14(87 - 100).
6. FAO. The State of World Fisheries and Aquaculture 2016: Contributing to food security and nutrition for all. Roma: FAO; 2016.

7. Cárdenas G, Franco M, Salcedo J, Ulloa D, Pellón J. La sardina peruana, *Sardinops sagax*: Análisis histórico de la pesquería (1978-2005). *Ciencias Marinas*. 2015; 41(3).
8. Sissenwine M. *Why do fish population vary?* Berlin: Springer; 1984.
9. Garrido S, van der Lingen C. Feeding Biology and Ecology. In Ganas K, editor. *Biology and Ecology of Sardines and Anchovies*. Boca Raton: CRC Press; 2014. p. 382.
- 10 Villavicencio Z, Muck P. Costos metabólicos de *Engraulis ringens* y *Sardinops sagax* en relación al peso, temperatura y nivel de actividad. *Boletín del Instituto del Mar del Perú*. 1983; 7(1 - 68).
- 11 Nisbet R, Muller E, Lika K, Kooijman S. From molecules to ecosystems . through dynamic energy budget models. *Journal of Animal Ecology*. 2000; 69.
- 12 Kooijman SA. *Dynamic Energy Budget theory for metabolic organisation*. Tercera ed. Cambridge: Cambridge University Press; 2009.
- 13 Lluch-Belda D, Schwartzlose R, Serra R, Parrish R, Kawasaki T, Hedgecock . D, et al. Sardine and anchovy regime fluctuations of abundance in four regions of the world oceans: a workshop report. *Fisheries Oceanography*. 1992; 1(339 - 347).

- 14 Kawasaki T. Why do some pelagic fishes have wide fluctuation in their numbers? Biological basis of fluctuation from the viewpoint of evolutionary ecology. *FAO Fisheries Report*. 1983; 291(1065 - 1080).
- 15 Chavez F, Ryan J, Lluch-Cota E, Ñiquen M. From anchovies to sardines and back: Multidecadal Change in the Pacific Ocean. *Science*. 2003; 299(217 - 221).
- 16 Valdés J, Ortlieb L, Gutiérrez D, Marinovic L, Vargas G, Sifeddine A. 250 years of sardine and anchovy scale deposition record in Mejillones Bay, northern Chile. *Progress in Oceanography*. 2008; 79(198 - 207).
- 17 Gutiérrez M, Swartzman G, Bertrand A, Bertrand S. Anchovy (*Engraulis ringens*) and sardine (*Sardinops sagax*) spatial dynamic and aggregation patterns in the Humboldt Current Ecosystem, Perú, from 1983 - 2003. *Fisheries Oceanography*. 2007; 16(155 - 168).
- 18 Alheit J, Ñiquen M. Regime shifts in the Humboldt Current Ecosystem. *Progress in Oceanography*. 2004; 60(201 - 222).
- 19 Bertrand A, Segura M, Gutiérrez M, Vásquez L. From small-scale habitat loopholes to decadal cycles: a habitat-based hypothesis explaining fluctuation in pelagic fish population off Peru. *Fish and Fisheries*. 2004; 5(296 - 316).
- 20 Cardenas G. Efecto de la variabilidad ambiental sobre el crecimiento de la sardina, *Sardinops sagax sagax* (Jenyns, 1842) Lima: Universidad Nacional Mayor de San Marcos; 2001.

- 21 Einarsson H, Rojas de Mendiola B. Descripción de huevos y larvas de . anchoveta peruana (*Engraulis ringens* J). Boletín del Instituto de Recursos Marinos. 1963; 1(1): p. 1 - 23.
- 22 Santander H, Sandoval O. Variaciones en la intensidad del desove de la sardina . *Sardinops sagax sagax* (J) en la costa peruana en los años 1966-1973. Boletín del Instituto del Mar del Perú. 1977; 3(3).
- 23 Villavicencio Z, Muck P. La importancia del cambio de la temperatura y de la . biomasa planctónica para la producción y mortalidad de anchoveta (*Engraulis ringens*) y sardina (*Sardinops sagax*). Boletín Extra El Niño del Instituto del Mar del Perú. 1983; 1(119 - 128).
- 24 Villavicencio Z, Muck P. La ración de mantenimiento, la densidad de . mantenimiento y la eficiencia de crecimiento de *Engraulis ringens* y *Sardinops sagax* como una medida de su Potencia Ecológica. Boletín del Instituto del Mar del Perú. 1983; 7(69 - 108).
- 25 Villavicencio Z, Lazo F, Contreras G. Estudio del metabolismo estándar, . requerimiento total de energía y actividad en juveniles de sardina (*Sardinops sagax*). Boletín del Instituto del Mar del Perú. 1981.
- 26 Tsukayama I, Sánchez G. Estimado de consumo de alimento en anchovetas . adultas. Boletín Extraordinario del Instituto del Mar del Perú. 1981; 1(254 - 257).

- 27 Guzmán S, Ayón P. Larvas de peces del área norte del mar peruano. Callao: Instituto del Mar del Perú; 1995.
- 28 Integrated Taxonomic Information System. [Online].; 2016 [cited 2016 4 20]. Available from: http://www.itis.gov/servlet/SingleRpt/SingleRpt?search_topic=TSN&search_value=551340.
- 29 Integrated Taxonomic Information System. [Online].; 2016 [cited 2016 4 20]. Available from: http://www.itis.gov/servlet/SingleRpt/SingleRpt?search_topic=TSN&search_value=161729.
- 30 IMARPE. Anchoveta. [Online].; 2015 [cited 2016 Enero 20]. Available from: http://www.imarpe.pe/imarpe/archivos/articulos/imarpe/recursos_pesqueras/adj_pelagi_adj_pelagi_anch_mar07.pdf.
- 31 IMARPE. Sardina. [Online].; 2015 [cited 2016 Enero 20]. Available from: http://www.imarpe.pe/imarpe/archivos/articulos/imarpe/recursos_pesqueras/adj_pelagi_adj_pelagi_sardi_mar07.pdf.
- 32 Marzloff M, Shin Y, Tam J, Travers M, Bertrand A. Trophic structure of the Peruvian marine ecosystem in 2000 - 2006: Insights on the effects of management scenarios for the hake fishery using the IBM trophic model Osmose. Journal of Marine Systems. 2008; 75(290 - 304).

- 33 Barange M, Merino G, Blanchard JL, Scholtens J, Harle J, Allison EH, et al.
. Impacts of climate change on marine ecosystem production in societies dependent on fisheries. *Nature Climate Change*. 2014; 4(211 - 216).
- 34 Sumaila R, Cheung W, Lam V, Pauly D, Herrick S. Climate change impacts
. on the biophysics and economics of world fisheries. *Nature Climate Change*. 2011; 1(449 - 456).
- 35 Pauly D, Tsukayama I. The Peruvian anchoveta and its upwelling ecosystem:
. three decades of change Callao: Instituto del Mar del Perú; 1987.
- 36 Arntz W, Fahrbach E. El Niño Experimento climático de la naturaleza: causas
. físicas y efectos biológicos México DF: Fondo de Cultura Económica; 1996.
- 37 Myers R. Recruitment: understanding density-dependence in fish populations.
. *Handbook of Fish Biology and Fisheries*. 2002; 1.
- 38 Myers R, Bridson J, Barrowman N. Summary of worldwide spawner and
. recruitment data. Canada Northwest Atlantic Fisheries Centre, Fisheries and Oceans; 1995.
- 39 Cahuin S, Cubillos L, Ñiquen M, Escribano R. Climatic regimes and the
. recruitment rate of anchoveta *Engraulis ringens* off Peru. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 2009; 84.
- 40 Katara I. Recruitment Variability. In Ganas K. *Biology and Ecology of Sardines and Anchovies*. Boca Raton: CRC Press; 2014. p. 382.

- 41 Hjort J. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. ICES. 1914; 20.
- 42 Houde E, Hoyt R. Fish early life dynamics and recruitment variability. In Hoyt R. 10th Annual Larval Fish Conference. Bethesda: American Fisheries Society Symposium 2; 1987.
- 43 Anderson J. A review of size dependent survival during pre-recruit stages of fishes in relation to recruitment. Journal of Northwest Atlantic Fishery Science. 1988; 8.
- 44 Bakun A. Mechanisms for density dependent growth in Peruvian anchoveta: Alternatives to impact on the regional scale food supply. In Pauly D, Muck P, Mendo J, Tsukayama I. The Peruvian Upwelling Ecosystem: Dynamics and Interactions. Callao: Instituto del Mar del Perú; 1989.
- 45 Lo N, Smith P, Butler J. Population growth on northern anchovy and Pacific sardine using stage-specific matrix models. Marine Ecology Progress Series. 1995; 127.
- 46 Watanabe Y, Kuroki T. Asymptotic growth trajectories of larval sardine (*Sardinops melamostictus*) in the coastal waters off western Japan. Marine Biology. 1997; 127.
- 47 Takahashi M, Watanabe Y. Developmental and growth rates of Japanese anchovy *Engraulis japonicus* during metamorphosis in the Kuroshio-Oyashio transitional waters. Marine Ecology Progress Series. 2004; 282.

- 48 Chipps S, Wahl D. Bioenergetics Modeling in the 21st Century: Reviewing . New Insights and Revisiting Old Constraints. Transaction of the American Fisheries Society. 2008; 137.
- 49 Nisbet R, Jusup M, Klajscek T, Pecquerie L. Integrating dynamic energy . budget (DEB) theory with traditional bioenergetic models. The Journal of Experimental Biology. 2012; 215.
- 50 Winberg G. Rate of metabolism and food requirements of fishes. Fisheries . Research Board of Canada Translation Series. 1956; 194.
- 51 Kooijman S. Quantitative aspects of metabolic organization: a discussion of . concepts. Phylosophical Transaction of the Royal Society of Biological Science. 2001; 356.
- 52 van der Meer J. An introduction to Dynamic Energy Budget (DEB) models . with special emphasis on parameter estimation. Journal of Sea Research. 2006; 56.
- 53 van der Meer J. Metabolic theories in ecology. Trends in Ecology and . Evolution. 2006; 21.
- 54 Bacher C, Gangnery A. Use of dynamic energy budget and individual based . models to simulate the dynamics of cultivated oyster populations. Journal of Sea Research. 2006; 56(2).

- 55 Sousa T, Domingos T, Poggiale JC. Dynamic energy budget theory resotres . coherence in biology. *Philosophical Transactions of the Roya Society Biology*. 2010; 365.
- 56 Pecquerie L. Bioenergetic Modelling of the growth, development and . reproduction of a small pelagic fish: The Bay of Biscay anchovy. PhD Thesis. Ámsterdam: Vrije Universiteit; 2007.
- 57 Bodiguel X, Maury O, Mellon-Duvan C, Roupsard F, Le Guelle AM, Loizeau . V. A dynamic and mechanistic model of PCB bioaccumulation in the european hake (*Merluccius merluccius*). *Journal of Sea Research*. 2009; 62(124 - 134).
- 58 Freitas V, Cardoso J, Lika K, Peck M, Campos J, Kooijman S, et al. . Temperature tolerance and energetics: a dynamic energy budget-based comparison of North Atlantic marine species. *Philosophical Transactions of the Royal Society Biological Science*. 2010; 365(3553 - 3565).
- 59 Jusup M, Klanjscek T, Matsuda H, Kooijman S. A full lifecycle bioenergetic . model for bluefin tuna. *PLoS ONE*. 2011; 6(1 - 17).
- 60 DEBlab. Add my pet: species list. [Online].; 2015 [cited 2016 Enero 20]. . Available from: http://www.bio.vu.nl/thb/deb/deblab/add_my_pet/index_species.html.
- 61 Pecquerie L, Petitgas P, Kooijman S. Modeling fish growth and reproduction . in the context of the Dynamic Energy Budget theory to predict environmental

- impacto on anchovy spawning duration. *Journal of Sea Research*. 2009; 62(93 - 105).
- 62 Kooijman S, Lika K. Comparative energetics of the 5 fish classes on the basis of dynamic energy budget. *Journal of Sea Research*. 2014; 94(4).
- 63 Lika K, Kooijman S, Papandroulakis N. Metabolic acceleration in Mediterranean Perciformes. *Journal of Sea Research*. 2014; 94(4).
- 64 Rijnsdorp A, Peck M, Engelhard G, Mollmann C, Pinnegar J. Resolving the effect of climate change on fish population. *ICES Journal of Marine Science*. 2009; 66.
- 65 Giannoulaki M, Schismenou E, Pyrounaki M, Tsagarakis K. Habitat Characterization and Migrations. In Ganias K. *Biology and Ecology of Sardines and Anchovies*. Boca Raton: CRC Press; 2014.
- 66 Kooijman S. *Dynamic Energy Budgets in Biological Systems* Cambridge: Cambridge University Press; 1993.
- 67 Kooijman S. *Dynamic Energy and Mass Budgets in Biological Systems* Cambridge: Cambridge University Press; 2000.
- 68 Reynolds RW, Smith TM, Liu C, Chelton DB, Casey KS, Schlax MG. Daily high-resolution-blended analyses for sea surface temperature. *Journal of Climate*. 2007; 20(5473 - 5496).

- 69 Lika K, Kearney MR, Freitas V, van der Veer HW, van der Meer J, Wijsman JW, et al. The 'covariation method' for estimating the parameters of the standard Dynamic Energy Budget model I: philosophy and approach. *Journal of Sea Research*. 2011; 66(270 - 277).
- 70 Lika K, Kearney MR, Kooijman S. The “covariation method” for estimating the parameters of the standard Dynamic Energy Budget model II: properties and preliminary patterns. *Journal of Sea Research*. 2011; 66(278 - 288).
- 71 Nelder JA, Mead R. A simplex method for function minimization. *The Computer Journal*. 1965; 7(308 - 313).
- 72 Sousa T, Domingos T, Kooijman SALM . From empirical patterns to theory: a formal metabolic theory of life. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. 2008; 363(1502).
- 73 Ware DM, Rojas de Mendiola B, Newhouse DS. Behaviour of first-feeding peruavian anchoveta larvae, *Engraulis ringens*. *Boletín Extraordinario del Instituto del Mar del Perú*. 1981; 1(270 - 277).
- 74 Butler J, Rojas de Mendiola B. Growth of larval sardine off Peru. *CalCOFI Report*. 1985; 26(104 - 113).
- 75 Muck P, Rojas de Mendiola B, Antonietti E. Comparative studies on feeding in larval anchoveta (*Engraulis ringens*) and sardine (*Sardinops sagax*). *Book of Abstracts: Early life history of larval fish*. 1984.

- 76 Universidad Arturo Pratt. Desarrollo de un sistema de cultivo masivo de post
. larvas de anchoveta. [Online].; 1999 [cited 2015. Available from:
<http://repositoriodigital.corfo.cl/bitstream/handle/11373/4318/IF.pdf?sequence=5>.
- 77 Buitron B, Perea A. Aspectos reproductivos de la anchoveta peruana durante
. el periodo 1992 - 2000. Boletín del Instituto del Mar del Perú. 2000; 19(1-2):
p. 45 - 53.
- 78 Zweifel JR, Lasker R. Prehatch and posthatch growth of fishes-a general
. model. Fishery Bulletin. 1976; 74(3): p. 609 - 621.
- 79 Logerwell EA, Smith PE. Mesoscale eddies and survival of late stage Pacific
. sardine (*Sardinops sagax*) larvae. Fisheries Oceanography. 2008; 10(1): p. 13
- 25.
- 80 Serra R, Tsukayama I. Sinopsis de datos biológicos y pesqueros de la sardina
. *Sardinops sagax* (Jenyns, 1842) en el Pacífico Suroriental Roma: FAO; 1988.
- 81 Zamorano M. Análisis de Señales mediante STFT y Wavelet. Aplicación a
. defectología en rodamientos Lérganes: Universidad Carlos III de Madrid; 2010.
- 82 Winsor C. The Gompertz curve as a growth curve. Proceedings of the National
. Academy of Science. 1932; 18(1).
- 83 Hunter J. Culture and growth of northern anchovy, *Engraulis mordax*, larvae.
. Fishery Bulletin. 1976; 74(1).

- 84 Law R. Fishing, selection, and phenotypic evolution. ICEN Journal of Marine Science. 2000; 57.
- 85 Kooijman S. Social interactions can affect feeding behaviour of fish in tanks. Journal of Sea Research. 2009; 62.
- 86 Augustine S, Litvak M, Kooijman S. Stochastic feeding of fish larvae and their metabolic handling of starvation. Journal of Sea Research. 2011; 66.
- 87 Pecquerie L. *Engraulis encrasicolus*. [Online].; 2015 [cited 2016 1 15]. Available from: http://www.bio.vu.nl/thb/deb/deblab/add_my_pet/entries_web/i_results_Engraulis_encrasicolus.html.
- 88 Nunes C. *Sardina pilchardus*. [Online].; 2015 [cited 2016 1 15]. Available from: http://www.bio.vu.nl/thb/deb/deblab/add_my_pet/entries_web/i_results_Sardina_pilchardus.html.
- 89 Teal L. *Clupea harengus*. [Online].; 2016 [cited 2016 1 15]. Available from: http://www.bio.vu.nl/thb/deb/deblab/add_my_pet/entries_web/i_results_Clupea_harengus.html.
- 90 Kooijman B. *Alosa sapidissima*. [Online].; 2016 [cited 2016 1 15]. Available from: http://www.bio.vu.nl/thb/deb/deblab/add_my_pet/entries_web/i_results_Alosa_sapidissima.html.

- 91 Lavoué S, Konstantinidis P, Chen W. Progress in Clupeiform Systematics. In . Gantias K, editor. *Biology and Ecology of Sardines and Anchovies*. Boca Raton: CRC Press; 2014. p. 382.
- 92 Levine R. *Molecular Reaction Dynamic* Cambridge: Cambridge University . Press; 2005.
- 93 Lasker R, Feder H, Theilacker G, May R. Feeding, growth, and survival of . *Engraulis mordax* larvae reared in the laboratory. *Marine biology*. 1970; 5.
- 94 Rojas B, Gómez O. Primera Alimentación, Supervivencia y Tiempo de . Actividad de las Larvas de Anchoqueta (*Engraulis ringens* J). *Boletín del Instituto del Mar del Perú*. 1981; Extraordinario.
- 95 Pecquerie L. *Bioenergetic Modelling of the Growth, Development and . Reproduction of a small pelagic fish: The Bay of Biscay Anchovy* Ámsterdam: Vrije Universiteit Amsterdam; 2009.
- 96 Gantias K. *Biology and Ecology of Sardines and Anchovies* Boca Raton: CRC . PRes; 2014.
- 97 Oliveros-Ramos R, Guevara-Carrasco R, Simmonds J, Csirke J, Gerlotto F, . Peña C, et al. Modelo de evaluación integrada del stock norte-centro de la anchoveta peruana *Engraulis ringens* Jenyns. *Boletín Instituto del Mar del Perú*. 2010; 25(1-2).

- 98 Oliveros-Ramos R, Díaz E. Estimación de la Captura Total Permissible del stock Norte-Centro de la anchoveta peruana. Callao: Instituto del Mar del Perú, Dirección General de Investigaciones de Recursos Pelágicos; 2015.
- 99 Hastings A, Bosford L. Equivalence in yield from marine reserves and traditional fisheries management. *Science*. 1999; 284(5419).
- 10 Tam J. Impacto de los Cambios Climáticos en los ecosistemas marinos frente al Perú: vulnerabilidad, riesgo ecológico, modelado y adaptación. [Online].; 2016 [cited 2016 5 12. Available from: http://www.imarpe.pe/imarpe/imagenes/portal/imarpe/P3_CambioClimatico.pdf.
- 10 Cheung W, Lam V, Sarmiento J, Kearney K, Watson R, Zeller D, et al. Large-scale redistribution of maximum fisheries catch potential in the global ocean under climate change. *Global Change Biology*. 2010; 16(1).
- 10 Lindegren M, Checkley D, Rouyer T, MacCall A, Stenseth N. Climate, fishing, and fluctuations of sardine and anchovy in the California Current. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2013; 110(33).
- 10 Lluch-Cota S. Modeling sardine and anchovy low-frequency variability. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2013; 110(33).
- 10 Checkley D, Asch R, Rykaczewski R. Climate, Anchovy, and Sardine. *Annual Review of Marine Science*. 2017; 9(1).

ANEXOS

APÉNDICE A: Códigos de Estimación de Parámetros DEB

A.1. pars_init_Engraulis_ringens

```
function [par, metaPar, txtPar] =
pars_init_Engraulis_ringens(metaData)

metaPar.model = 'abj';

% reference parameter (not to be changed)
par.T_ref = C2K(20); free.T_ref = 0; units.T_ref = 'K';
label.T_ref = 'Reference temperature';

%% core primary parameters
par.z = 0.8; free.z = 1; units.z = '-';
label.z = 'zoom factor';
par.F_m = 6.5; free.F_m = 0; units.F_m =
'1/d.cm^2'; label.F_m = '{F_m}, max spec searching rate';
par.kap_X = 0.79; free.kap_X = 0; units.kap_X = '-';
label.kap_X = 'digestion efficiency of food to reserve';
par.kap_P = 0.1; free.kap_P = 0; units.kap_P = '-';
label.kap_P = 'faecation efficiency of food to faeces';
par.v = 0.079; free.v = 1; units.v = 'cm/d';
label.v = 'energy conductance';
par.kap = 0.5; free.kap = 1; units.kap = '-';
label.kap = 'allocation fraction to soma';
par.kap_R = 0.95; free.kap_R = 0; units.kap_R = '-';
label.kap_R = 'reproduction efficiency';
par.p_M = 55; free.p_M = 1; units.p_M =
'J/d.cm^3'; label.p_M = '[p_M], vol-spec somatic maint';
par.p_T = 0; free.p_T = 0; units.p_T =
'J/d.cm^2'; label.p_T = '{p_T}, surf-spec somatic maint';
par.k_J = 0.002; free.k_J = 0; units.k_J = '1/d';
label.k_J = 'maturity maint rate coefficient';
par.E_G = 5100; free.E_G = 1; units.E_G = 'J/cm^3';
label.E_G = '[E_G], spec cost for structure';
par.E_Hb = 0.65; free.E_Hb = 1; units.E_Hb = 'J';
label.E_Hb = 'maturity at birth';
par.E_Hj = 84; free.E_Hj = 1; units.E_Hj = 'J';
label.E_Hj = 'maturity at metamorphosis';
par.E_Hp = 8.962e+04; free.E_Hp = 1; units.E_Hp =
'J'; label.E_Hp = 'maturity at puberty';
par.h_a = 4.9e-08; free.h_a = 1; units.h_a =
'1/d^2'; label.h_a = 'Weibull aging acceleration';
par.s_G = 1e-4; free.s_G = 0; units.s_G = '-';
label.s_G = 'Gompertz stress coefficient';

%% auxiliary parameters
par.T_A = 9000; free.T_A = 0; units.T_A = 'K';
label.T_A = 'Arrhenius temperature';
```

```

par.del_M = 0.19;   free.del_M = 1;   units.del_M = '-';
label.del_M = 'shape coefficient';
par.del_Mb = 0.17; free.del_Mb = 1;   units.del_Mb = '-';
label.del_Mb = 'shape coefficient larval phase';
% par.del_W = 3.34; free.del_W = 0;   units.del_W = '-';
label.del_W = 'dry - ash free dry weight ratio';

%% environmental parameters (temperatures are in auxData)
par.f = 1.0;       free.f = 0;       units.f = '-';
label.f = 'scaled functional response for 0-var data';
par.f_tL = 0.86;   free.f_tL = 1;     units.f_tL = '-';
label.f_tL = 'scaled functional response for 1-var data';
par.f_LR = 1.0;    free.f_LR = 0;     units.f_LR = '-';
label.f_LR = 'scaled functional response for 1-var data';

%% set chemical parameters from Kooy2010
[par, units, label, free] = addchem(par, units, label, free,
metaData.phylum, metaData.class);

%% Pack output:
txtPar.units = units; txtPar.label = label; par.free = free;

```


A.2. pars_init_Sardinops_sagax

```
function [par, metaPar, txtPar] =
pars_init_Sardinops_sagax(metaData)

metaPar.model = 'abj';

% reference parameter (not to be changed)
par.T_ref = C2K(20); free.T_ref = 0; units.T_ref = 'K';
label.T_ref = 'Reference temperature';

%% core primary parameters
par.z = 2.323; free.z = 1; units.z = '-';
label.z = 'zoom factor';
par.F_m = 6.5; free.F_m = 0; units.F_m =
'1/d.cm^2'; label.F_m = '{F_m}, max spec searching rate';
par.kap_X = 0.8; free.kap_X = 0; units.kap_X = '-';
label.kap_X = 'digestion efficiency of food to reserve';
par.kap_P = 0.1; free.kap_P = 0; units.kap_P = '-';
label.kap_P = 'faecation efficiency of food to faeces';
par.v = 0.09598; free.v = 1; units.v =
'cm/d'; label.v = 'energy conductance';
par.kap = 0.7453; free.kap = 1; units.kap = '-';
label.kap = 'allocation fraction to soma';
par.kap_R = 0.95; free.kap_R = 0; units.kap_R = '-';
label.kap_R = 'reproduction efficiency';
par.p_M = 20.3; free.p_M = 1; units.p_M =
'J/d.cm^3'; label.p_M = '{p_M}, vol-spec somatic maint';
par.p_T = 0; free.p_T = 0; units.p_T =
'J/d.cm^2'; label.p_T = '{p_T}, surf-spec somatic maint';
par.k_J = 0.002; free.k_J = 0; units.k_J = '1/d';
label.k_J = 'maturity maint rate coefficient';
par.E_G = 5227; free.E_G = 1; units.E_G = 'J/cm^3';
label.E_G = '[E_G], spec cost for structure';
par.E_Hb = 0.5728; free.E_Hb = 1; units.E_Hb = 'J';
label.E_Hb = 'maturity at birth';
par.E_Hj = 25.32; free.E_Hj = 1; units.E_Hj = 'J';
label.E_Hj = 'maturity at metamorphosis';
par.E_Hp = 1.824e+05; free.E_Hp = 1; units.E_Hp =
'J'; label.E_Hp = 'maturity at puberty';
par.h_a = 4.139e-09; free.h_a = 1; units.h_a =
'1/d^2'; label.h_a = 'Weibull aging acceleration';
par.s_G = 1e-4; free.s_G = 0; units.s_G = '-';
label.s_G = 'Gompertz stress coefficient';

%% auxiliary parameters
par.T_A = 11000; free.T_A = 0; units.T_A = 'K';
label.T_A = 'Arrhenius temperature';
par.del_M = 0.1957; free.del_M = 1; units.del_M = '-';
label.del_M = 'shape coefficient';
par.del_Mb = 0.1769; free.del_Mb = 1; units.del_Mb = '-';
label.del_Mb = 'shape coefficient larval phase';
% par.del_W = 3.34; free.del_W = 0; units.del_W = '-';
label.del_W = 'dry - ash free dry weight ratio';

%% environmental parameters (temperatures are in auxData)
```

```
par.f = 1.0;          free.f      = 0;    units.f = '-';
label.f      = 'scaled functional response for 0-var data';
par.f_tL = 0.89;     free.f_tL = 1;    units.f_tL = '-';
label.f_tL = 'scaled functional response for 1-var data';
par.f_LR = 1.0;     free.f_LR = 0;    units.f_LR = '-';
label.f_LR = 'scaled functional response for 1-var data';

%% set chemical parameters from Kooy2010
[par, units, label, free] = addchem(par, units, label, free,
metaData.phylum, metaData.class);

%% Pack output:
txtPar.units = units; txtPar.label = label; par.free = free;
```

A.3. mydata_Engraulis_ringens

```
function [data, auxData, metaData, txtData, weights] =
mydata_Engraulis_ringens

%% set metaData
metaData.phylum      = 'Chordata';
metaData.class        = 'Actinopterygii';
metaData.order        = 'Clupeiformes';
metaData.family       = 'Engraulidae';
metaData.species      = 'Engraulis_ringens';
metaData.species_en   = 'Peruvian anchoveta';
metaData.T_typical    = C2K(18); % K, body temp
metaData.data_0       = {'ab'; 'aj'; 'ap'; 'am'; 'Lb'; 'Lj';
'lp'; 'Li'; 'Wwb'; 'Wwj'; 'Wwp'; 'Wwi'; 'Ri'};
metaData.data_1       = {'t-L'; 'L-W'};

metaData.COMPLETE = 3; % using criteria of LikaKear2011

metaData.author       = {'Edgar Meza'; 'Laure Pecquerie'};
metaData.date_subm    = [];
metaData.email        = {'meza.f.edgar@gmail.com';
'laure.pecquerie@ird.fr'};
metaData.address      = {'IMARPE, Peru', 'IRD/LEMAR, France'};

%% set data
% zero-variate data

data.ab = 4.4 ;      units.ab = 'd';      label.ab = 'age at
birth';             bibkey.ab = 'WareRojal981';
temp.ab = C2K(18);  units.temp.ab = 'K'; label.temp.ab =
'temperature';
data.aj = 50;       units.aj = 'd';       label.aj = 'age at
metamorphosis';    bibkey.aj = 'Univ1999';
temp.aj = C2K(16); units.temp.aj = 'K'; label.temp.aj =
'temperature';
data.ap = 365 ;     units.ap = 'd';       label.ap = 'age at
puberty';          bibkey.ap = 'MarzShin2009';
temp.ap = C2K(16); units.temp.ap = 'K'; label.temp.ap =
'temperature';
data.am = 4 * 365;  units.am = 'd';       label.am = 'life
span';             bibkey.am = 'MarzShin2009';
temp.am = C2K(16); units.temp.am = 'K'; label.temp.am =
'temperature';

data.Lb = 0.302 ;   units.Lb = 'cm'; label.Lb = 'total
length at birth';  bibkey.Lb = 'MuckRojal1984';
data.Lj = 4.6;     units.Lj = 'cm'; label.Lj = 'standard
length at metamorphosis'; bibkey.Lj = 'EinaRojal1963';
data.Lp = 12;      units.Lp = 'cm'; label.Lp = 'standard
length at puberty'; bibkey.Lp = 'IMAR2014';
data.Li = 20.5;    units.Li = 'cm'; label.Li = 'ultimate
total length';     bibkey.Li = 'MarzShin2009';

data.Wwb = 0.00015 ; units.Wwb = 'g'; label.Wwb = 'wet
weight at birth';  bibkey.Wwb = 'VillaMuck1983';
```

```

data.Wwj = 1.4;    units.Wwj = 'g';    label.Wwj = 'wet weight
at metamorphosis';    bibkey.Wwj = 'VillaMuck1983';
data.Wwp = 15.18;    units.Wwp = 'g';    label.Wwp = 'wet
weight at puberty';    bibkey.Wwp = 'VillaMuck1983';
data.Wwi = 67.69;    units.Wwi = 'g';    label.Wwi = 'ultimate
wet weight';    bibkey.Wwi = 'MarzShin2009';

data.Ri = 1285;    units.Ri = '#/d'; label.Ri = 'maximum
reprod rate';    bibkey.Ri = 'BuitPere2000';
temp.Ri = C2K(16);    units.temp.Ri = 'K'; label.temp.Ri =
'temperature';
comment.Ri = '11 batches of eggs (spawning frequency = 0.07-
0.16) between Feb - Mar & Aug - Sept ... Relativity
fecundity = 540 - 720 egg/g % Wwi * FR * N° batches / 365 --
> 67.69*630*11/365 = 1285';

% uni-variate data
% t-L data obtained from a von Bertalnavffy model
% % adult growth at 16 C (on average)
% Research of Marzloff (2009)
tL = [ ... % t age in years, L total length (cm)
1    11.828;
2    16.83;
3    18.947;
4    19.843];
tL(:,1) = tL(:,1)*365 ; % time in days
data.tL = tL;
units.tL = {'d', 'cm'}; label.tL = {'time since birth',
'total length'};
temp.tL = C2K(18);    units.temp.tL = 'K'; label.temp.tL =
'temperature';
bibkey.tL = 'MarzShin2009';

% L-W data
LW = [tL(:,2)  0.0029 .*tL(:,2).^ 3.3300 ];
data.LW = LW; % total length (cm), wet weight (g)
units.LW = {'cm', 'g'};    label.LW = {'total length', 'wet
weight'};
bibkey.LW = 'MarzShin2009';

% Length - respiration data at different temperatures for
standard
% metabolism
data.RL_14 = [ ... length, cm dioxygen consumptioin, mg O2/d
1    0.07;
5    3.35;
10   16.03;
15   42.66;
20   77.40];
units.RL_14 = {'cm', 'mg O2/d'}; label.RL_14 = {'length',
'O_2 consumption'};
temp.RL_14 = C2K(14);    units.temp.RL_14 = 'K';
label.temp.RL_14 = 'temperature';
bibkey.RL_14 = 'VillaMuck1983';
% ---
data.RL_17 = [ ... length, cm dioxygen consumptioin, mg O2/d
1    0.10;
5    4.49;

```

```

10  22.14;
15  59.88;
20  120.21];
units.RL_17 = {'cm', 'mg O2/d'}; label.RL_17 = {'length',
'O_2 consumption'};
temp.RL_17 = C2K(17); units.temp.RL_17 = 'K';
label.temp.RL_17 = 'temperature';
bibkey.RL_17 = 'VillaMuck1983';
% ---
data.RL_20 = [ ... length, cm dioxygen consumptioin, mg O2/d
1  0.13;
5  5.95;
10 30.54;
15 83.83;
20 159.73];
units.RL_20 = {'cm', 'mg O2/d'}; label.RL_20 = {'length',
'O_2 consumption'};
temp.RL_20 = C2K(20); units.temp.RL_20 = 'K';
label.temp.RL_20 = 'temperature';
bibkey.RL_20 = 'VillaMuck1983';

%% set weights for all real data
weights = setweights(data, []);
weights.Wwj = 0 * weights.Wwj;
weights.tL = 200 * weights.tL;
weights.LW = 200 * weights.LW;
weights.RL_14 = 200 * weights.RL_14;
weights.RL_17 = 200 * weights.RL_17;
weights.RL_20 = 200 * weights.RL_20;

%% set pseudodata and respective weights
[data, units, label, weights] = addpseudodata(data, units,
label, weights);

%% pack auxData and txtData for output
auxData.temp = temp;
txtData.units = units;
txtData.label = label;
txtData.bibkey = bibkey;
txtData.comment = comment;

%% Groups plot
% set1 = {'RL_14', 'RL_17', 'RL_20'}; comment1 = {'Data at
14, 17, 20 C'};
% metaData.grp.sets = {set1};
% metaData.grp.comment = {comment1};

%% Discussion points
D1 = '';
D2 = '';
metaData.discussion = struct('D1', D1, 'D2', D2);

%% Facts
F1 = '';
metaData.bibkey.F1 = '';
metaData.facts = struct('F1', F1);

```

```

%% References
bibkey = 'Wiki'; type = 'Misc'; bib = ...
'howpublished =
{\url{https://en.wikipedia.org/wiki/Peruvian_anchoveta}}';
metaData.biblist.(bibkey) = ['"@', type, '{', bibkey, ', '
bib, '}''];];
%
bibkey = 'Kooy2010'; type = 'Book'; bib = [ ... % used in
setting of chemical parameters and pseudodata
'author = {Kooijman, S.A.L.M.}, ' ...
'year = {2010}, ' ...
'title = {Dynamic Energy Budget theory for metabolic
organisation}, ' ...
'publisher = {Cambridge Univ. Press, Cambridge}, ' ...
'pages = {Table 4.2 (page 150), 8.1 (page 300)}, ' ...
'howpublished =
{\url{http://www.bio.vu.nl/thb/research/bib/Kooy2010.html}}'
];
metaData.biblist.(bibkey) = ['"@', type, '{', bibkey, ', '
bib, '}''];];
%
bibkey = 'LikaKear2011'; type = 'Article'; bib = [ ... %
used in metadata
'author = {Lika, K. and M. R. Kearney and V. Freitas H. W.
van der Veer and J. van der Meer and J. W. M. Wijsman and L.
Pecquerie and S. A. L. M.Kooijman}, ' ...
'year = {2011}, ' ...
'title = {The covariation method for estimating the
parameters of the standard Dynamic Energy Budget model {I}:
philosophy and approach}, ' ...
'journal = {Journal of Sea Research}, ' ...
'volume = {66}, '...
'pages = {270--277}, '...
'howpublished =
{\url{http://www.bio.vu.nl/thb/research/bib/LikaKear2011a.pdf}}'];
metaData.biblist.(bibkey) = ['"@', type, '{', bibkey, ', '
bib, '}''];];
%
bibkey = 'WareRojas1981'; type = 'Article'; bib = [ ...
'author = {Ware, D. M. and B. Rojas de Mendiola and D. S.
Newhouse}, ' ...
'year = {1981}, ' ...
'title = {Behaviour of first-feeding peruavian anchoveta
larvae, Engraulis ringens}, ' ...
'journal = {Boletín Extraordinario del Instituto del Mar del
Perú}, ' ...
'volume = {1}, '...
'pages = {80--87}, ' ...
'howpublished =
{\url{http://biblioimarpe.imarpe.gob.pe:8080/bitstream/handle/123456789/1296/BOL%20EXTR.%20Investigaci%C3%B3n%20....-15.pdf?sequence=1}}'];
metaData.biblist.(bibkey) = ['"@', type, '{', bibkey, ', '
bib, '}''];];
%
bibkey = 'Univ1999'; type = 'Web'; bib = [...
'author = {Universidad Arturo Pratt}, ' ...
'year = {1999}, ' ...

```

```

'title = {Desarrollo de un sistema de cultivo masivo de
post larvas de anchoveta}, ' ...
'howpublished =
{\url{http://repositoriodigital.corfo.cl/bitstream/handle/11
373/4318/IF.pdf?sequence=5}}'];
metaData.biblist.(bibkey) = ['"@', type, '{', bibkey, ', '
bib, '}'';'];
%
bibkey = 'MarzShin2009'; type = 'Article'; bib = [ ...
'author = {Marzloff M. and Y-J. Shin and J. Tam and M.
Travers and A. Bertrand}, ' ...
'year = {2009}, ' ...
'title = {Trophic structure of the Peruvian marine
ecosystem in 2000-2006: Insights on the effects of
management scenarios for the hake fishery using the IBM
trophic model Osmose}, ' ...
'journal = {Journal of Marine Systems}, ' ...
'volume = {75(1--2)}, '...
'pages = {270--277}, '];
metaData.biblist.(bibkey) = ['"@', type, '{', bibkey, ', '
bib, '}'';'];
%
bibkey = 'MuckRoja1984'; type = 'Article'; bib = [ ...
'author = {Muck, P. and B. Rojas de Mendiola and E.
Antonietti}, ' ...
'year = {1984}, ' ...
'title = {Comparative studies on feeding in larval
anchoveta (Engraulis ringens) and sardine (Sardinops
sagax)}, ' ...
'journal = {Book of Abstracts: Early life history of larval
fish}, '];
metaData.biblist.(bibkey) = ['"@', type, '{', bibkey, ', '
bib, '}'';'];
%
bibkey = 'EinaRoja1963'; type = 'Article'; bib = [ ...
'author = {Einarsson, H. and B. Rojsa de Mendiola}, ' ...
'year = {1963}, ' ...
'title = {Descripción de huevos y larvas de anchoveta
peruana (Engraulis ringens J)}, ' ...
'journal = {Boletín del Instituto de Recursos Marinos}, '
...
'volume = {1(1)}, '...
'pages = {1--23}, ' ...
'howpublished =
{\url{http://biblioimarpe.imarpe.gob.pe:8080/bitstream/handl
e/123456789/64/BOL%20IREMAR%201%281%29.pdf?sequence=1}}'];
metaData.biblist.(bibkey) = ['"@', type, '{', bibkey, ', '
bib, '}'';'];
%
bibkey = 'IMAR2014'; type = 'Web'; bib = [...
'author = {Instituto del Mar del Perú}, ' ...
'year = {2014}, ' ...
'title = {Anchoveta}, ' ...
'howpublished =
{\url{http://www.imarpe.pe/imarpe/archivos/articulos/imarpe/
recursos_pesquerias/adj_pelagi_adj_pelagi_anch_mar07.pdf}}']
;
metaData.biblist.(bibkey) = ['"@', type, '{', bibkey, ', '
bib, '}'';'];

```

```

%
bibkey = 'VillaMuck1983'; type = 'Article'; bib = [ ...
'author = {Villavicencio, Z. and P. Muck}, ' ...
'year = {1983}, ' ...
'title = {Costos Metabólicos de Engraulis ringens y
Sardinops sagax en Relación al Peso, Temperatura y Nivel de
Actividad}, ' ...
'journal = {Boletín del Instituto del Mar del Perú}, ' ...
'volume = {7(3)}, '...
'pages = {49--68}, ' ...
'howpublished =
{\url{http://biblioimarpe.imarpe.gob.pe:8080/bitstream/handl
e/123456789/1034/BOL%207%283%29.pdf?sequence=1}}'];
metaData.biblist.(bibkey) = [''@', type, '{', bibkey, ', '
bib, '}''];];
%
bibkey = 'BuitPere2000'; type = 'Article'; bib = [ ...
'author = {Buitron, B and A. Perea}, ' ...
'year = {2000}, ' ...
'title = {Aspectos reproductivos de la anchoveta peruana
durante el periodo 1992 - 2000}, ' ...
'journal = {Boletín del Instituto del Mar del Perú}, ' ...
'volume = {19(1--2)}, '...
'pages = {45--53}, ' ...
'howpublished =
{\url{http://biblioimarpe.imarpe.gob.pe:8080/bitstream/handl
e/123456789/996/BOL%2019%281-2%29-6.pdf?sequence=1}}'];
metaData.biblist.(bibkey) = [''@', type, '{', bibkey, ', '
bib, '}''];];

```


A.4. mydata_Sardinops_sagax

```
function [data, auxData, metaData, txtData, weights] =
mydata_Sardinops_sagax

%% set metaData
metaData.phylum      = 'Chordata';
metaData.class        = 'Actinopterygii';
metaData.order        = 'Clupeiformes';
metaData.family       = 'Cupleidae';
metaData.species      = 'Sardinops_sagax';
metaData.species_en   = 'Sardine';
metaData.T_typical    = C2K(16); % K, body temp
metaData.data_0       = {'ab'; 'aj'; 'ap'; 'am'; 'Lb'; 'Lj';
'lp'; 'Li'; 'Wwb'; 'Wwj'; 'Wwp'; 'Wwi'; 'Ri'};
metaData.data_1       = {'t-L'; 'L-W'};

metaData.COMPLETE = 3; % using criteria of LikaKear2011

metaData.author       = {'Edgar Meza'; 'Laure Pecquerie'};
metaData.date_subm    = [];
metaData.email        = {'meza.f.edgar@gmail.com';
'laure.pecquerie@ird.fr'};
metaData.address      = {'IMARPE, Peru', 'IRD/LEMAR, France'};

%% set data
% zero-variate data

data.ab = 5 ;      units.ab = 'd';      label.ab = 'age at
birth';           bibkey.ab = 'ZweiLask1976';
temp.ab = C2K(17); units.temp.ab = 'K'; label.temp.ab =
'temperature';
data.aj = 48;     units.aj = 'd';      label.aj = 'age at
metamorphosis';  bibkey.aj = 'LogeSmit2008';
temp.aj = C2K(17); units.temp.aj = 'K'; label.temp.aj =
'temperature';
data.ap = 2 * 365 ; units.ap = 'd';      label.ap = 'age at
puberty';        bibkey.ap = 'SerraTsuk1988';
temp.ap = C2K(20); units.temp.ap = 'K'; label.temp.ap =
'temperature';
data.am = 8 * 365; units.am = 'd';      label.am = 'life
span';           bibkey.am = 'SerraTsuk1988';
temp.am = C2K(20); units.temp.am = 'K'; label.temp.am =
'temperature';

data.Lb = 0.407;  units.Lb = 'cm'; label.Lb = 'total
length at birth'; bibkey.Lb = 'MuckRojal984';
data.Lj = 4.5;   units.Lj = 'cm'; label.Lj = 'standard
length at metamorphosis'; bibkey.Lj = 'Univ1999';
data.Lp = 20.4;  units.Lp = 'cm'; label.Lp = 'standard
length at puberty'; bibkey.Lp = 'MarzShin2009';
data.Li = 38.71; units.Li = 'cm'; label.Li = 'ultimate
total length';  bibkey.Li = 'Card2001';

data.Wwb = 0.00015 ; units.Wwb = 'g'; label.Wwb = 'wet
weight at birth'; bibkey.Wwb = 'VillaMuck1983';
```

```

data.Wwj = 2.1;  units.Wwj = 'g';  label.Wwj = 'wet weight
at metamorphosis';  bibkey.Wwj = 'VillaMuck1983';
data.Wwp = 88.9;  units.Wwp = 'g';  label.Wwp = 'wet
weight at puberty';  bibkey.Wwp = 'VillaMuck1983';
data.Wwi = 651.27;  units.Wwi = 'g';  label.Wwi =
'ultimate wet weight';  bibkey.Wwi = 'VillaMuck1983';

data.Ri = 787;  units.Ri = '#/d'; label.Ri = 'maximum
reprod rate';  bibkey.Ri = 'SerraTsuk1988';
temp.Ri = C2K(16);  units.temp.Ri = 'K'; label.temp.Ri =
'temperature';
comment.Ri = '287300 egg/female/year (35.4 - 37.5 cm)';

% uni-variate data
% t-L data obtained from a von Bertalnanffy model
% % adult growth at 16 C (on average)
% Research of Marzloff (2009)
tL = [ ... % t age in years, L total length (cm)
1 8.337;
2 14.880;
3 20.026;
4 24.075;
5 27.259;
6 29.765;
7 31.735;
8 33.285];
tL(:,1) = tL(:,1)*365 ; % time in days
data.tL = tL;
units.tL = {'d', 'cm'}; label.tL = {'time since birth',
'total length'};
temp.tL = C2K(16);  units.temp.tL = 'K'; label.temp.tL =
'temperature';
bibkey.tL = 'MarzShin2009';

% L-W data
LW = [tL(:,2) 0.0089 .*tL(:,2).^ 2.9920 ];
data.LW = LW; % total length (cm), wet weight (g)
units.LW = {'cm', 'g'}; label.LW = {'total length', 'wet
weight'};
bibkey.LW = 'MarzShin2009';

% Length - respiration data at different temperatures for
standard
% metabolism
data.RL_14 = [ ... length, cm dioxygen consumptioin, mg O2/d
1 0.03;
5 1.26;
10 6.87;
15 17.22;
20 32.93];
units.RL_14 = {'cm', 'mg O2/d'}; label.RL_14 = {'length',
'O_2 consumption'};
temp.RL_14 = C2K(14);  units.temp.RL_14 = 'K';
label.temp.RL_14 = 'temperature';
bibkey.RL_14 = 'VillaMuck1983';
% ---
data.RL_17 = [ ... length, cm dioxygen consumptioin, mg O2/d
1 0.04;

```

```

5  2.10;
10 10.69;
15 27.69;
20 49.40];
units.RL_17 = {'cm', 'mg O2/d'}; label.RL_17 = {'length',
'O_2 consumption'};
temp.RL_17 = C2K(17); units.temp.RL_17 = 'K';
label.temp.RL_17 = 'temperature';
bibkey.RL_17 = 'VillaMuck1983';
% ---
data.RL_20 = [ ... length, cm dioxygen consumptioin, mg O2/d
1  0.06;
5  2.93;
10 15.27;
15 39.67;
20 82.34];
units.RL_20 = {'cm', 'mg O2/d'}; label.RL_20 = {'length',
'O_2 consumption'};
temp.RL_20 = C2K(20); units.temp.RL_20 = 'K';
label.temp.RL_20 = 'temperature';
bibkey.RL_20 = 'VillaMuck1983';

%% set weights for all real data
weights = setweights(data, []);
weights.Wwj = 0 * weights.Wwj;
% weights.tL = 200 * weights.tL;
weights.LW = 200 * weights.LW;
weights.RL_14 = 200 * weights.RL_14;
weights.RL_17 = 200 * weights.RL_17;
weights.RL_20 = 200 * weights.RL_20;

%% set pseudodata and respective weights
[data, units, label, weights] = addpseudodata(data, units,
label, weights);

%% pack auxData and txtData for output
auxData.temp = temp;
txtData.units = units;
txtData.label = label;
txtData.bibkey = bibkey;
txtData.comment = comment;

%% Groups plot
% set1 = {'RL_14', 'RL_17', 'RL_20'}; comment1 = {'Data at
14, 17, 20 C'};
% metaData.grp.sets = {set1};
% metaData.grp.comment = {comment1};

%% Discussion points
D1 = '';
D2 = '';
metaData.discussion = struct('D1', D1, 'D2', D2);

%% Facts
F1 = '';
metaData.bibkey.F1 = '';
metaData.facts = struct('F1', F1);

```

```

%% References
bibkey = 'Wiki'; type = 'Misc'; bib = ...
'howpublished =
{\url{https://en.wikipedia.org/wiki/Peruvian_anchoveta}}';
metaData.biblist.(bibkey) = ['@', type, '{', bibkey, ', ', '
bib, '};'];
%
bibkey = 'Kooy2010'; type = 'Book'; bib = [ ... % used in
setting of chemical parameters and pseudodata
'author = {Kooijman, S.A.L.M.}, ' ...
'year = {2010}, ' ...
'title = {Dynamic Energy Budget theory for metabolic
organisation}, ' ...
'publisher = {Cambridge Univ. Press, Cambridge}, ' ...
'pages = {Table 4.2 (page 150), 8.1 (page 300)}, ' ...
'howpublished =
{\url{http://www.bio.vu.nl/thb/research/bib/Kooy2010.html}}'
];
metaData.biblist.(bibkey) = ['@', type, '{', bibkey, ', ', '
bib, '};'];
%
bibkey = 'LikaKear2011'; type = 'Article'; bib = [ ... %
used in metadata
'author = {Lika, K. and M. R. Kearney and V. Freitas H. W.
van der Veer and J. van der Meer and J. W. M. Wijsman and L.
Pecquerie and S. A. L. M.Kooijman}, ' ...
'year = {2011}, ' ...
'title = {The covariation method for estimating the
parameters of the standard Dynamic Energy Budget {I}:
philosophy and approach}, ' ...
'journal = {Journal of Sea Research}, ' ...
'volume = {66}, '...
'pages = {270--277}, '...
'howpublished =
{\url{http://www.bio.vu.nl/thb/research/bib/LikaKear2011a.pdf}}';
metaData.biblist.(bibkey) = ['@', type, '{', bibkey, ', ', '
bib, '};'];
%
bibkey = 'ZweiLask1976'; type = 'Article'; bib = [ ...
'author = {Zweifel, J. R. and R. Lasker}, ' ...
'year = {1976}, ' ...
'title = {Prehatch and posthatch growth of fishes-a general
model}, ' ...
'journal = {Fishery Bulletin}, ' ...
'volume = {74(3)}, '...
'pages = {609--621}, ' ...
'howpublished =
{\url{https://swfsc.noaa.gov/publications/CR/1976/7646.PDF}}
'];
metaData.biblist.(bibkey) = ['@', type, '{', bibkey, ', ', '
bib, '};'];
%
bibkey = 'LogeSmit2008'; type = 'Article'; bib = [ ...
'author = {Logerwell, E. A. and P. E. Smith}, ' ...
'year = {2008}, ' ...
'title = {Mesoscale eddies and survival of late stage
Pacific sardine (Sardinops sagax) larvae}, ' ...

```

```

'journal = {Fisheries Oceanography}, ' ...
'volume = {10(1)}, '...
'pages = {13--25},'];
metaData.biblist.(bibkey) = ['"@', type, '{', bibkey, ', '
bib, '}'';'];
%
bibkey = 'SerraTsuk1988'; type = 'Book'; bib = [ ...
'author = {Serra R. and I. tsukayama}, ' ...
'year = {1988}, ' ...
'title = {Sinopsis de datos biológicos y pesqueros de la
sardina Sardinops sagax (Jenyns, 1842) en el Pacífico
Suroriental}, ' ...
'publisher = {FAO}, ' ...
'pages = {60}, ' ...
'howpublished =
{\url{http://www.fao.org/docrep/017/s8134s/s8134s.pdf}}'];
metaData.biblist.(bibkey) = ['"@', type, '{', bibkey, ', '
bib, '}'';'];
%
bibkey = 'MuckRojal984'; type = 'Article'; bib = [ ...
'author = {Muck, P. and B. Rojas de Mendiola and E.
Antonietti}, ' ...
'year = {1984}, ' ...
'title = {Comparative studies on feeding in larval
anchoveta (Engraulis ringens) and sardine (Sardinops
sagax)}, ' ...
'journal = {Book of Abstracts: Early life history of larval
fish}, '];
metaData.biblist.(bibkey) = ['"@', type, '{', bibkey, ', '
bib, '}'';'];
%
bibkey = 'Univ1999'; type = 'Web'; bib = [...
'author = {Universidad Arturo Pratt}, ' ...
'year = {1999}, ' ...
'title = {Desarrollo de un sistema de cultivo masivo de
post larvas de anchoveta}, ' ...
'howpublished =
{\url{http://repositoriodigital.corfo.cl/bitstream/handle/11
373/4318/IF.pdf?sequence=5}}'];
metaData.biblist.(bibkey) = ['"@', type, '{', bibkey, ', '
bib, '}'';'];
%
bibkey = 'MarzShin2009'; type = 'Article'; bib = [ ...
'author = {Marzloff M. and Y-J. Shin and J. Tam and M.
Travers and A. Bertrand}, ' ...
'year = {2009}, ' ...
'title = {Trophic structure of the Peruvian marine
ecosystem in 2000-2006: Insights on the effects of
management scenarios for the hake fishery using the IBM
trophic model Osmose}, ' ...
'journal = {Journal of Marine Systems}, ' ...
'volume = {75(1--2)}, '...
'pages = {270--277}, '];
metaData.biblist.(bibkey) = ['"@', type, '{', bibkey, ', '
bib, '}'';'];
%
bibkey = 'Card2001'; type = 'MScThesis'; bib = [ ...
'author = {Cardenas G.}, ' ...
'year = {2001}, ' ...

```

```

'title = {Efecto de la variabilidad ambiental sobre el
crecimiento de la sardina, Sardinops sagax sagax (Jenyns,
1842)}, ' ...
'school = {Universidad Nacional Mayor de San Marcos}, ' ...
'howpublished =
{\url{http://biblioimarpe.imarpe.gob.pe:8080/bitstream/handl
e/123456789/2092/Cardenas%20Quintana%2c%20Gladys%20%28maestr
ia%29.pdf?sequence=1}}'];
metaData.biblist.(bibkey) = ['"@', type, '{', bibkey, ', '
bib, '}''];'];
%
bibkey = 'VillaMuck1983'; type = 'Article'; bib = [ ...
'author = {Villavicencio, Z. and P. Muck}, ' ...
'year = {1983}, ' ...
'title = {Costos Metabólicos de Engraulis ringens y
Sardinops sagax en Relación al Peso, Temperatura y Nivel de
Actividad}, ' ...
'journal = {Boletín del Instituto del Mar del Perú}, ' ...
'volume = {7(3)}, '...
'pages = {49--68}, ' ...
'howpublished =
{\url{http://biblioimarpe.imarpe.gob.pe:8080/bitstream/handl
e/123456789/1034/BOL%207%283%29.pdf?sequence=1}}'];
metaData.biblist.(bibkey) = ['"@', type, '{', bibkey, ', '
bib, '}''];'];

```

A.5. predict_Engraulis_ringens

```

function [prdData, info] = predict_Engraulis_ringens(par,
data, auxData)

% unpack par, data, auxData
cPar = parscomp_st(par); vars_pull(par);
vars_pull(cPar); vars_pull(data); vars_pull(auxData);

if f_tL >= 1.2
    info = 0; prdData = {}; return
end

% compute temperature correction factors
TC_ab = tempcorr(temp.ab, T_ref, T_A);
TC_aj = tempcorr(temp.aj, T_ref, T_A);
TC_ap = tempcorr(temp.ap, T_ref, T_A);
TC_am = tempcorr(temp.am, T_ref, T_A);
TC_Ri = tempcorr(temp.Ri, T_ref, T_A);
TC_tL = tempcorr(temp.tL, T_ref, T_A);
TC_14 = tempcorr(temp.RL_14, T_ref, T_A);
TC_17 = tempcorr(temp.RL_17, T_ref, T_A);
TC_20 = tempcorr(temp.RL_20, T_ref, T_A);

% zero-variate data

% life cycle
pars_lj = [g; k; l_T; v_Hb; v_Hj; v_Hp];
[t_j t_p t_b l_j l_p l_b l_i rho_j rho_B info] =
get_tj(pars_lj, f);
if info ~= 1 % numerical procedure failed
    fprintf('warning: invalid parameter value combination
for get_tj \n')
end

% birth
L_b = l_b * L_m; % cm,
structural length at birth at f
Lw_b = L_b/ del_Mb; % cm, standard
length at birth at f
Ww_Vb = L_b^3; % g, wet
weight of structure at f
Ww_Eb = w_E / mu_E / d_E * f * E_m * L_b^3; % g, wet
weight of reserve at f
Ww_b = Ww_Vb + Ww_Eb; % g, wet
weight at birth at f
a_b = t_b/ k_M; aT_b = a_b/ TC_ab; % d, age at
birth at f, temp corrected

% metamorphosis
L_j = l_j * L_m; % cm, length
at metamorphosis
a_j = t_j/ k_M; aT_j = a_j/ TC_aj; % d, age at
metam at f and T_ref
Lw_j = L_j/ del_M; % cm, standard
length at metamorphosis at f

```

```

Ww_Vj = L_j^3; % g, wet
weight of structure at f
Ww_Ej = w_E / mu_E / d_E * f * E_m * L_j^3; % g, wet
weight of reserve at f
Ww_j = Ww_Vj + Ww_Ej; % g, wet
weight at puberty at f

% puberty
L_p = l_p * L_m; % cm,
structural length at puberty
Lw_p = L_p / del_M; % cm, physical
length at puberty
Ww_Vp = L_p^3; % g, wet
weight of structure at f
Ww_Ep = w_E / mu_E / d_E * f * E_m * L_p^3; % g, wet
weight of reserve at f
Ww_p = Ww_Vp + Ww_Ep; % g, wet
weight at puberty at f
aT_p = t_p / k_M / TC_ap; % d, age at
puberty

% ultimate
L_i = L_m * l_i; % cm, ultimate
structural length
Lw_i = L_i / del_M; % cm, ultimate
physical length
Ww_Vi = L_i^3; % g, wet
weight of structure at f
Ww_Ei = w_E / mu_E / d_E * f * E_m * L_i^3; % g, wet
weight of reserve at f
Ww_i = Ww_Vi + Ww_Ei; % g, wet
weight at puberty at f

% reproduction
pars_R = [kap, kap_R, g, k_J, k_M, L_T, v, U_Hb, U_Hj,
U_Hp];
[R_i, UE0, Lb, Lj, Lp, info] = reprod_rate_j(L_i, f,
pars_R); % ultimate reproduction rate
RT_i = TC_Ri * R_i;

% life span
pars_tm = [g; l_T; h_a / k_M^2; s_G]; % compose parameter
vector
t_m = get_tm_s(pars_tm, f, l_b, l_p); % -, scaled mean
life span
a_m = t_m / k_M; aT_m = a_m / TC_am; % d, mean life
span

% pack to output
prdData.ab = aT_b;
prdData.ap = aT_p;
prdData.aj = aT_j;
prdData.am = aT_m;
prdData.Lb = Lw_b;
prdData.Lj = Lw_j;
prdData.Lp = Lw_p;
prdData.Li = Lw_i;

```



```

prdData.Wwb = Ww_b;
prdData.Wwj = Ww_j;
prdData.Wwp = Ww_p;
prdData.Wwi = Ww_i;
prdData.Ri = RT_i;

% uni-variate data

% time-length
[t_j t_p t_b l_j l_p l_b l_i rho_j rho_B info] =
get_tj(pars_lj, f_tL);
rT_B = TC_tL * rho_B * k_M; rT_j = TC_tL * rho_j * k_M;
% 1/d, von Bert, exponential growth rate
aT_b = t_b/ k_M/ TC_tL; aT_j = t_j/ k_M/ TC_tL;
t_j = aT_j - aT_b; % time since birth at metamorphosis
t_bj = tL(tL(:,1) < t_j,1); % select times between birth &
metamorphosis
Lw_b = l_b * L_m/ del_Mb;
Lw_j = l_j * L_m/ del_M;
Lw_i = l_i * L_m/ del_M;
EL_bj = Lw_b * exp(t_bj * rT_j/3); % exponential growth as
V1-morph
t_ji = tL(tL(:,1) >= t_j,1); % selects times after
metamorphosis
EL_ji = Lw_i - (Lw_i - Lw_j) * exp(- rT_B * (t_ji -
t_j)); % cm, expected length at time
ELw = [EL_bj; EL_ji]; % catenate lengths

EWw = (LW(:,1) .* del_M).^3 * (1 + f * w); % g, wet weight
of V + E (E_R missing)

% length-respiration
f = f_LR;
pars_p = [kap; kap_R; g; k_J; k_M; L_T; v; U_Hb; U_Hj;
U_Hp]; % compose pars
p_ref = p_Am * L_m^2; % J/d, max assimilation power at max
size
pACSJGRD = p_ref * scaled_power_j(RL_14(:,1) * del_M, f,
pars_p, l_b, l_j, l_p); % J/d, powers
J_M = - (n_M\n_O) * eta_O * pACSJGRD(:, [1 7 5])'; %
mol/d: J_C, J_H, J_O, J_N in rows
EJT_O14 = - J_M(3,:) * TC_14 * 16e3; % mg O2/d,
O2 consumption
%
pACSJGRD = p_ref * scaled_power_j(RL_17(:,1) * del_M, f,
pars_p, l_b, l_j, l_p); % J/d, powers
J_M = - (n_M\n_O) * eta_O * pACSJGRD(:, [1 7 5])'; %
mol/d: J_C, J_H, J_O, J_N in rows
EJT_O17 = - J_M(3,:) * TC_17 * 16e3; % mg O2/d,
O2 consumption
%
pACSJGRD = p_ref * scaled_power_j(RL_20(:,1) * del_M, f,
pars_p, l_b, l_j, l_p); % J/d, powers
J_M = - (n_M\n_O) * eta_O * pACSJGRD(:, [1 7 5])'; %
mol/d: J_C, J_H, J_O, J_N in rows
EJT_O20 = - J_M(3,:) * TC_20 * 16e3; % mg O2/d,
O2 consumption

```

```
% pack to output
prdData.tL = ELw;
prdData.LW = EWw;
prdData.RL_14 = EJT_O14;
prdData.RL_17 = EJT_O17;
prdData.RL_20 = EJT_O20;
```

A.6. predict_Sardinops_sagax

```

function [prdData, info] = predict_Sardinops_sagax(par,
data, auxData)

% unpack par, data, auxData
cPar = parscomp_st(par); vars_pull(par);
vars_pull(cPar); vars_pull(data); vars_pull(auxData);

if f_tL >= 1.2
    info = 0; prdData = {}; return
end

% compute temperature correction factors
TC_ab = tempcorr(temp.ab, T_ref, T_A);
TC_aj = tempcorr(temp.aj, T_ref, T_A);
TC_ap = tempcorr(temp.ap, T_ref, T_A);
TC_am = tempcorr(temp.am, T_ref, T_A);
TC_Ri = tempcorr(temp.Ri, T_ref, T_A);
TC_tL = tempcorr(temp.tL, T_ref, T_A);
TC_14 = tempcorr(temp.RL_14, T_ref, T_A);
TC_17 = tempcorr(temp.RL_17, T_ref, T_A);
TC_20 = tempcorr(temp.RL_20, T_ref, T_A);

% zero-variate data

% life cycle
pars_lj = [g; k; l_T; v_Hb; v_Hj; v_Hp];
[t_j t_p t_b l_j l_p l_b l_i rho_j rho_B info] =
get_tj(pars_lj, f);
if info ~= 1 % numerical procedure failed
    fprintf('warning: invalid parameter value combination
for get_tj \n')
end

% birth
L_b = l_b * L_m; % cm,
structural length at birth at f
Lw_b = L_b/ del_Mb; % cm, standard
length at birth at f
Ww_Vb = L_b^3; % g, wet
weight of structure at f
Ww_Eb = w_E / mu_E / d_E * f * E_m * L_b^3; % g, wet
weight of reserve at f
Ww_b = Ww_Vb + Ww_Eb; % g, wet
weight at birth at f
a_b = t_b/ k_M; aT_b = a_b/ TC_ab; % d, age at
birth at f, temp corrected

% metamorphosis
L_j = l_j * L_m; % cm, length
at metamorphosis
a_j = t_j/ k_M; aT_j = a_j/ TC_aj; % d, age at
metam at f and T_ref
Lw_j = L_j/ del_M; % cm, standard
length at metamorphosis at f

```

```

Ww_Vj = L_j^3; % g, wet
weight of structure at f
Ww_Ej = w_E / mu_E / d_E * f * E_m * L_j^3; % g, wet
weight of reserve at f
Ww_j = Ww_Vj + Ww_Ej; % g, wet
weight at puberty at f

% puberty
L_p = l_p * L_m; % cm,
structural length at puberty
Lw_p = L_p / del_M; % cm, physical
length at puberty
Ww_Vp = L_p^3; % g, wet
weight of structure at f
Ww_Ep = w_E / mu_E / d_E * f * E_m * L_p^3; % g, wet
weight of reserve at f
Ww_p = Ww_Vp + Ww_Ep; % g, wet
weight at puberty at f
aT_p = t_p / k_M / TC_ap; % d, age at
puberty

% ultimate
L_i = L_m * l_i; % cm, ultimate
structural length
Lw_i = L_i / del_M; % cm, ultimate
physical length
Ww_Vi = L_i^3; % g, wet
weight of structure at f
Ww_Ei = w_E / mu_E / d_E * f * E_m * L_i^3; % g, wet
weight of reserve at f
Ww_i = Ww_Vi + Ww_Ei; % g, wet
weight at puberty at f

% reproduction
pars_R = [kap, kap_R, g, k_J, k_M, L_T, v, U_Hb, U_Hj,
U_Hp];
[R_i, UE0, Lb, Lj, Lp, info] = reprod_rate_j(L_i, f,
pars_R); % ultimate reproduction rate
RT_i = TC_Ri * R_i;

% life span
pars_tm = [g; l_T; h_a / k_M^2; s_G]; % compose parameter
vector
t_m = get_tm_s(pars_tm, f, l_b, l_p); % -, scaled mean
life span
a_m = t_m / k_M; aT_m = a_m / TC_am; % d, mean life
span

% pack to output
prdData.ab = aT_b;
prdData.ap = aT_p;
prdData.aj = aT_j;
prdData.am = aT_m;
prdData.Lb = Lw_b;
prdData.Lj = Lw_j;
prdData.Lp = Lw_p;
prdData.Li = Lw_i;

```

```

prdData.Wwb = Ww_b;
prdData.Wwj = Ww_j;
prdData.Wwp = Ww_p;
prdData.Wwi = Ww_i;
prdData.Ri = RT_i;

% uni-variate data

% time-length
[t_j t_p t_b l_j l_p l_b l_i rho_j rho_B info] =
get_tj(pars_lj, f_tL);
rT_B = TC_tL * rho_B * k_M; rT_j = TC_tL * rho_j * k_M;
% 1/d, von Bert, exponential growth rate
aT_b = t_b/ k_M/ TC_tL; aT_j = t_j/ k_M/ TC_tL;
t_j = aT_j - aT_b; % time since birth at metamorphosis
t_bj = tL(tL(:,1) < t_j,1); % select times between birth &
metamorphosis
Lw_b = l_b * L_m/ del_Mb;
Lw_j = l_j * L_m/ del_M;
Lw_i = l_i * L_m/ del_M;
EL_bj = Lw_b * exp(t_bj * rT_j/3); % exponential growth as
V1-morph
t_ji = tL(tL(:,1) >= t_j,1); % selects times after
metamorphosis
EL_ji = Lw_i - (Lw_i - Lw_j) * exp( - rT_B * (t_ji -
t_j)); % cm, expected length at time
ELw = [EL_bj; EL_ji]; % catenate lengths

EWw = (LW(:,1) .* del_M).^3 * (1 + f * w); % g, wet weight
of V + E (E_R missing)

% length-respiration
f = f_LR;
pars_p = [kap; kap_R; g; k_J; k_M; L_T; v; U_Hb; U_Hj;
U_Hp]; % compose pars
p_ref = p_Am * L_m^2; % J/d, max assimilation power at max
size
pACSJGRD = p_ref * scaled_power_j(RL_14(:,1) * del_M, f,
pars_p, l_b, l_j, l_p); % J/d, powers
J_M = - (n_M\n_O) * eta_O * pACSJGRD(:, [1 7 5])'; %
mol/d: J_C, J_H, J_O, J_N in rows
EJT_O14 = - J_M(3,:) * TC_14 * 16e3; % mg O2/d,
O2 consumption
%
pACSJGRD = p_ref * scaled_power_j(RL_17(:,1) * del_M, f,
pars_p, l_b, l_j, l_p); % J/d, powers
J_M = - (n_M\n_O) * eta_O * pACSJGRD(:, [1 7 5])'; %
mol/d: J_C, J_H, J_O, J_N in rows
EJT_O17 = - J_M(3,:) * TC_17 * 16e3; % mg O2/d,
O2 consumption
%
pACSJGRD = p_ref * scaled_power_j(RL_20(:,1) * del_M, f,
pars_p, l_b, l_j, l_p); % J/d, powers
J_M = - (n_M\n_O) * eta_O * pACSJGRD(:, [1 7 5])'; %
mol/d: J_C, J_H, J_O, J_N in rows
EJT_O20 = - J_M(3,:) * TC_20 * 16e3; % mg O2/d,
O2 consumption

```

```
% pack to output
prdData.tL = ELw;
prdData.LW = EWw;
prdData.RL_14 = EJT_O14;
prdData.RL_17 = EJT_O17;
prdData.RL_20 = EJT_O20;
```

A.7. run_Engraulis_ringens

```
close all;
global pets

pets = {'Engraulis_ringens'};
check_my_pet(pets);

estim_options('default');
estim_options('max_step_number',5e3);
estim_options('max_fun_evals',5e3);

estim_options('pars_init_method',1);
estim_options('results_output', 1);
estim_options('method', 'nm');

estim_pars;
```

A.8. run_Sardinops_sagax

```
close all;
global pets

pets = {'Sardinops_sagax'};
check_my_pet(pets);

estim_options('default');
estim_options('max_step_number',5e3);
estim_options('max_fun_evals',5e3);

estim_options('pars_init_method',1);
estim_options('results_output', 1);
estim_options('method', 'nm');

estim_pars;
```


A.9. pars_Engraulis_ringens

```
species = 'Engraulis_ringens'; species_en = 'Peruvian
anchoveta'; foetus = 0;
phylum = 'Chordata'; class = 'Actinopterygii'; order =
'Clupeiformes'; family = 'Engraulidae';
author = {'Edgar Meza'; 'Laure Pecquerie'}; date = [2016 03
17];
author_mod = {'Bas Kooijman'}; dat_mod = [2013 08 26];

COMPLETE = 3.0;
data_0 = {'ab'; 'ap'; 'am'; 'Lb'; 'Lp'; 'Li'; 'Wwb'; 'Wwp';
'Wwi'; 'Ri'};
data_1 = {'t-L'};
data_2 = {'LR'};
FIT = 8.54;

%% global variables for plotting routines of DEBtool/animal

global T T_ref pars_T TC pT_Am pT_M k
global n_O n_M w_O d_O mu_T mu_M mu_O mu_E eta_O M_Vb M_Vp
M_Vm M_E0 M_Em m_Em p_ref M_V
global f K eb_min ep_min y_E_X y_X_E y_V_E y_E_V y_P_X y_X_P
kap kap_R
global jT_X_Am jT_E_Am JT_X_Am JT_E_Am jT_E_M jT_E_J
global vT g kT_M kT_J E_G R_m hT_a s_G a_m
global L_d L_b L_p L_m L_T l_b l_p l_T V_Hb v_Hb v_Hp u_Hb
u_Hp U_Hb U_Hp

%% temperature parameters (in Kelvin)
% these pars are not relevant if T = T_ref
T = 293.1; % K, actual body temperature
T_ref = 293; % K, temp for which rate pars are given

T_A = 9000; % K, Arrhenius temp
T_L = 273; % K, lower boundary tolerance range
T_H = 400; % K, upper boundary tolerance range
T_AL = 50000; % K, Arrhenius temp for lower boundary
T_AH = 190000; % K, Arrhenius temp for upper boundary
pars_T = [T_A T_L T_H T_AL T_AH];

%% food abundance
% values computed in routine statistics depend on this

f = 1.0; % scaled functional response
% this is the food intake relative to the max for
individuals of that size

%% chemical indices (relative elemental frequencies)

% organic compounds
% columns: food, structure, reserve, faeces
% X V E P
n_O = [1.00, 1.00, 1.00, 1.00; % C/C, equals 1 by
definition
1.80, 1.80, 2.00, 1.80; % H/C
0.50, 0.50, 0.75, 0.50; % O/C
```

```

    0.20, 0.15, 0.20, 0.15]; % N/C

% minerals
%   rows: elements carbon, hydrogen, oxygen, nitrogen
%   columns: carbon dioxide (C), water (H), dioxygen (O),
ammonia (N)
%       CO2 H2O O2 NH3
n_M = [1, 0, 0, 0; % C
       0, 2, 0, 3; % H
       2, 1, 2, 0; % O
       0, 0, 0, 1]; % N

%% parameters that link moles to grams (wet weight), volumes
and energy

%   given in vector form for food, structure, reserve,
feaces
%   these parameters do not affect the dynamics; just output
mapping
d_O = [.2; .2; .2; .2]; % g/cm^3, specific densities for
organics
% dry mass per wet volume

mu_X = 525000; % J/mol, chemical
potential of food
mu_V = 500000; % J/mol, chemical
potential of structure
mu_E = 550000; % J/mol, chemical
potential of reserve
mu_P = 480000; % J/mol, chemical
potential of faeces
mu_O = [mu_X; mu_V; mu_E; mu_P]; %J/mol, chemical
potentials of organics

% C: CO2, H: H2O, O: O2, N: NH3
mu_M = [0; 0; 0; 0]; % kJ/mol, chemical potentials
of minerals

% molar volume of gas at 1 bar and 20 C is 24.4 L/mol
X_gas = T_ref/ T/ 24.4; % M, mol of gas per litre at 20
C and 1 bar

%% conversion parameters

z = 0.5614; % -, zoom factor: z = L_m/ L_ref with
L_ref = 1 cm and L_m = max structural length
% z specifies max specific assimilation {p_Am} via L_m =
kap * {p_Am}/ [p_M]
del_M = 0.19; % -, shape coefficient to convert vol-length
to total length

%% primary parameters of the standard DEB model in energy

% feeding & assimilation
F_m = 6.5; % l/d.cm^2, {F_m}, max spec searching rate

```

```

kap_X = 0.79;      % -, digestion efficiency of food to
reserve
kap_X_P = 0.1;    % -, faecation efficiency of food to faeces

% mobilisation, maintenance, growth & reproduction
v = 0.0828;      % cm/d, energy conductance
kap = 0.8793 ;   % -, allocation fraction to soma = growth
+ somatic maintenance
kap_R = 0.95;    % -, reproduction efficiency
p_M = 71.22;     % J/d.cm^3, [p_M], vol-specific somatic
maintenance
p_T = 0;         % J/d.cm^2, {p_T}, surface-specific som
maintenance
k_J = 0.002;    % 1/d, maturity maint rate coefficient
E_G = 6211;     % J/cm^3, [E_G], spec cost for structure

% life stages: E_H is the cumulated energy from reserve
invested in maturation
E_Hb = 0.04203;  % J, E_H^b, maturity at birth
E_Hj = 20.38;   % J, E_H^j, maturity at metamorphosis
E_Hp = 2.131e+04; % J, E_H^p, maturity at puberty

% aging
h_a = 3.315e-8;  % 1/d^2, Weibull aging acceleration
s_G = 1e-4;     % -, Gompertz stress coefficient

%% run DEBtool/animal routines to get implied properties

parscomp;      % compound parameters
statistics;    % food-dependend quantities
report_animal; % print result to screen
% report_xls;  % write result to xls

```

A.10. pars_Sardinops_sagax

```
species = 'Sardinops_sagax'; species_en = 'Peruvian
sardine'; foetus = 0;
phylum = 'Chordata'; class = 'Actinopterygii'; order =
'Clupeiformes'; family = 'Clupeidae';
author = {'Edgar Meza'; 'Laure Pecquerie'}; date = [2016 03
17];
author_mod = {'Bas Kooijman'}; dat_mod = [2013 08 26];

COMPLETE = 3.0;
data_0 = {'ab'; 'ap'; 'am'; 'Lb'; 'Lp'; 'Li'; 'Wwb'; 'Wwp';
'Wwi'; 'Ri'};
data_1 = {'t-L'};
data_2 = {'LR'};
FIT = 8.71;

%% global variables for plotting routines of DEBtool/animal

global T T_ref pars_T TC pT_Am pT_M k
global n_O n_M w_O d_O mu_T mu_M mu_O mu_E eta_O M_Vb M_Vp
M_Vm M_E0 M_Em m_Em p_ref M_V
global f K eb_min ep_min y_E_X y_X_E y_V_E y_E_V y_P_X y_X_P
kap kap_R
global jT_X_Am jT_E_Am JT_X_Am JT_E_Am jT_E_M jT_E_J
global vT g kT_M kT_J E_G R_m hT_a s_G a_m
global L_d L_b L_p L_m L_T l_b l_p l_T V_Hb v_Hb v_Hp u_Hb
u_Hp U_Hb U_Hp

%% temperature parameters (in Kelvin)
% these pars are not relevant if T = T_ref
T = 293.1; % K, actual body temperature
T_ref = 293; % K, temp for which rate pars are given

T_A = 11000; % K, Arrhenius temp
T_L = 273; % K, lower boundary tolerance range
T_H = 400; % K, upper boundary tolerance range
T_AL = 50000; % K, Arrhenius temp for lower boundary
T_AH = 190000; % K, Arrhenius temp for upper boundary
pars_T = [T_A T_L T_H T_AL T_AH];

%% food abundance
% values computed in routine statistics depend on this

f = 1.0; % scaled functional response
% this is the food intake relative to the max for
individuals of that size

%% chemical indices (relative elemental frequencies)

% organic compounds
% columns: food, structure, reserve, faeces
% X V E P
n_O = [1.00, 1.00, 1.00, 1.00; % C/C, equals 1 by
definition
1.80, 1.80, 2.00, 1.80; % H/C
0.50, 0.50, 0.75, 0.50; % O/C
```

```

    0.20, 0.15, 0.20, 0.15]; % N/C

% minerals
%   rows: elements carbon, hydrogen, oxygen, nitrogen
%   columns: carbon dioxide (C), water (H), dioxygen (O),
ammonia (N)
%       CO2 H2O O2 NH3
n_M = [1, 0, 0, 0; % C
       0, 2, 0, 3; % H
       2, 1, 2, 0; % O
       0, 0, 0, 1]; % N

%% parameters that link moles to grams (wet weight), volumes
and energy

%   given in vector form for food, structure, reserve,
feaces
%   these parameters do not affect the dynamics; just output
mapping
d_O = [.2; .2; .2; .2]; % g/cm^3, specific densities for
organics
% dry mass per wet volume

mu_X = 525000; % J/mol, chemical
potential of food
mu_V = 500000; % J/mol, chemical
potential of structure
mu_E = 550000; % J/mol, chemical
potential of reserve
mu_P = 480000; % J/mol, chemical
potential of faeces
mu_O = [mu_X; mu_V; mu_E; mu_P]; %J/mol, chemical
potentials of organics

% C: CO2, H: H2O, O: O2, N: NH3
mu_M = [0; 0; 0; 0]; % kJ/mol, chemical potentials
of minerals

% molar volume of gas at 1 bar and 20 C is 24.4 L/mol
X_gas = T_ref/ T/ 24.4; % M, mol of gas per litre at 20
C and 1 bar

%% conversion parameters

z = 2.741; % -, zoom factor: z = L_m/ L_ref with L_ref
= 1 cm and L_m = max structural length
% z specifies max specific assimilation {p_Am} via L_m =
kap * {p_Am}/ [p_M]
del_M = 0.1968; % -, shape coefficient to convert vol-
length to total length

%% primary parameters of the standard DEB model in energy

% feeding & assimilation
F_m = 6.5; % 1/d.cm^2, {F_m}, max spec searching rate

```

```

kap_X = 0.79;      % -, digestion efficiency of food to
reserve
kap_X_P = 0.1;    % -, faecation efficiency of food to faeces

% mobilisation, maintenance, growth & reproduction
v = 0.09747;      % cm/d, energy conductance
kap = 0.6912 ;    % -, allocation fraction to soma = growth
+ somatic maintenance
kap_R = 0.95;     % -, reproduction efficiency
p_M = 15.37;      % J/d.cm^3, [p_M], vol-specific somatic
maintenance
p_T = 0;          % J/d.cm^2, {p_T}, surface-specific som
maintenance
k_J = 0.002;      % 1/d, maturity maint rate coefficient
E_G = 5236;       % J/cm^3, [E_G], spec cost for structure

% life stages: E_H is the cumulated energy from reserve
invested in maturation
E_Hb = 0.7467;    % J, E_H^b, maturity at birth
E_Hj = 21.59;     % J, E_H^j, maturity at metamorphosis
E_Hp = 2.016e+05; % J, E_H^p, maturity at puberty

% aging
h_a = 4.811e-9;   % 1/d^2, Weibull aging acceleration
s_G = 1e-4;       % -, Gompertz stress coefficient

%% run DEBtool/animal routines to get implied properties

parscomp;        % compound parameters
statistics;       % food-dependend quantities
report_animal;   % print result to screen
% report_xls;     % write result to xls

```

APÉNDICE B: Códigos del Modelo DEB estándar

B.1. Procesos del modelo estándar

1. Inicialización

- variables forzantes = temp.m food.m
- variables de estado – condiciones iniciales = init.m
- parámetros primarios y auxiliares = set_par.m

2. Integración numérica

- ecuaciones diferenciales = flux.m
- integración numérica = indiv.m

3. Calculo de variables observables

- variables observables = get_obs.m

4. Gráficos

- gráficos = get_plots.m

B.2. Variable forzante: temperatura

```
function T = temp(t)
%-----
%-----
% Determine temperature at time t,
% Here we compute it with a fourier transform of Sea
Surface Temperature
% (K) time series from 80 km off Peru between 5°S - 19°S
(Reynolds et al.
% 2007)
%
% t : scalar or n-vector of time points
%
% T : scalar or n-vector with temperature
%
% called by : main.m
% calls : fnfourier.m (from DEBtool)
%
% 2016/01/20 - Edgar Meza & Laure Pecquerie
%-----
%-----
%% Experimentos
% Experimentos sobre la temperatura superficial del mar
% Exp = 1; Climatología (2003 - 2014)
% Exp = 2; Año cálido 2006
% Exp = 3; Año frío 2007
Exp = 1;

if Exp == 1;
% Climatología (2003 - 2014)
parT4 = [365.0000 291.7654;
-1.2252 -1.8943;
0.2946 0.4658;
0.1328 -0.1849;
-0.0403 -0.0551];
T = fnfourier(t, parT4);
elseif Exp == 2
% Año cálido 2006
parT4 = [365.0000 292.3271;
-1.5002 -1.3426;
0.1694 0.6487;
0.2506 -0.1929;
-0.0918 0.0367];
T = fnfourier(t, parT4);
elseif Exp == 3
% Año frío 2007
parT4 = [365.0000 291.2566;
-1.6719 -2.4340;
0.2456 1.0094;
0.0667 -0.2229;
0.1592 0.3511];
T = fnfourier(t, parT4);
end
```


B.3. Variable forzante: alimento

```
function X = food(t, V, simu)
%-----
%-----
% Determine food density at time t,
% Here we compute it with a fourier transform of a surface
Chlorophyll-a time
% series (mg/m^3) from 100 km off Peru between 4°S - 16°S
(MODIS)
%
% t : scalar or n-vector of time points
%
% X : scalar or n-vector with food density (proxy =
primary production)
%
% called by : main.m
% calls : fnfourier.m (from DEBtool)
%
% 2016/01/20 - Edgar Meza & Laure Pecquerie
%-----
%-----
%% Experimentos
% Experimentos para la disponibilidad de alimentos
% Exp = 1; Climatología (2003 - 2014)
% Exp = 2; Año cálido 2006
% Exp = 3; Año frío 2007
% Exp = 4; Inanición
Exp = 1;

if Exp == 1;
% Climatología (2003 -2014)
parX4 = [365.0000 4.3846;
-1.6295 -1.0941;
-0.3557 -0.3766;
-0.2993 0.2561;
0.0796 -0.1604];
X = fnfourier(t, parX4);

elseif Exp == 2;
% Año cálido 2006
parX4 = [365.0000 4.7136;
-2.0091 -0.4232;
0.5029 -1.0239;
-0.8113 0.0201;
-0.0817 -0.0234];
X = fnfourier(t, parX4);

elseif Exp == 3;
% Año frío 2007
parX4 = [365.0000 3.9456;
-1.2348 -2.0155;
-0.6706 0.2796;
-0.1173 -0.2942;
-0.4425 0.2275];
X = fnfourier(t, parX4);

elseif Exp == 4;
```

```
% Experimento para inanición
par = simu.par;
del_M = par(16);
L_w = V.^(1/3) / del_M;
if L_w <= 5; % longitud en la cual empieza la inanición,
cm
    X = 45.5;
else
    X = 0;
end
end
```

B.4. Variables iniciales: anchoveta

```
function simu = init
%-----
%-----
% Define simulation and individual features
%
% simu: structure with individual features (parameters,
env...)
%       (simu(i).par = parameters of individual i)
%
% called by : main.m
% calls : set_par.m
%
% 2016/01/20 - Edgar Meza & Laure Pecquerie
%-----
%-----

t0 = 1;% initial time % August 1st
tm = 4*365;% final time
ts = t0 ; % spawning time

% choose if environment is constant or variable
envT = 1;% 1 = T constant, 2 = T variable
envX = 1;% 1 = constant food, 2 = variable food

% color for plots
if envT == 1 && envX == 1
    col = 'k';
elseif envT ==2 && envX == 1
    col = 'b';
elseif envT == 1 && envX == 2
    col = 'g';
else
    col = 'r';
end

% initial forcing variable
T = 19 + 273;

f = 0.99;

% initial state variable values
E_0 = 0.3758; % J, initial reserve energy from E.
encrasicolus
V_0 = 0.0001; % cm^3, initial structural volume from E.
encrasicolus
E_H0 = 0; % J, initial cum. energy invested into
maturation
E_R0 = 0; % J, reproduction buffer

simu.par = set_par;
simu.t0 = t0;
simu.tm = tm;
simu.ts = ts;
simu.envT = envT;
```

```
simu.envX = envX;  
simu.Tinit = T;  
simu.Xinit = f.* simu.par(23) ./ (1 - f);  
simu.EVHR_init = [E_0 ; V_0 ; E_H0; E_R0];  
simu.col = col;
```

B.5. Variables iniciales: sardina

```
function simu = init
%-----
-----
% Define simulation and individual features
%
% simu: structure with individual features (parameters,
env...)
%      (simu(i).par = parameters of individual i)
%
% called by : main.m
% calls : set_par.m
%
% 2016/01/20 - Edgar Meza & Laure Pecquerie
%-----
-----

t0 = 1;% initial time % August 1st
tm = 8*365;% final time
ts = t0 ; % spawning time

% choose if environment is constant or variable
envT = 1;% 1 = T constant, 2 = T variable
envX = 1;% 1 = constant food, 2 = variable food

% color for plots
if envT == 1 && envX == 1
    col = 'g';
elseif envT ==2 && envX == 1
    col = 'b';
elseif envT == 1 && envX == 2
    col = 'g';
else
    col = 'r';
end

% initial forcing variable
T = 19 + 273;

f = 0.99;

% initial state variable values
E_0 = 2.625; % J, initial reserve energy from E.
encrasicolus
V_0 = 0.0001; % cm^3, initial structural volume from E.
encrasicolus
E_H0 = 0; % J, initial cum. energy invested into
maturation
E_R0 = 0; % J, reproduction buffer

simu.par = set_par;
simu.t0 = t0;
simu.tm = tm;
simu.ts = ts;
simu.envT = envT;
```

```
simu.envX = envX;  
simu.Tinit = T;  
simu.Xinit = f.* simu.par(23) ./ (1 - f);  
simu.EVHR_init = [E_0 ; V_0 ; E_H0; E_R0];  
simu.col = col;
```

B.6. Parámetros DEB: anchoveta

```
function pars = set_par
%-----
% Parameters (values, unit and description)
% pars: n-vector of parameters
%
% called by : init.m
%
% 2016/01/20 - Edgar Meza & Laure Pecquerie
% Engraulis ringens (Jenyms, 1842)
% notation corresponds to the add_my_pet routines
% Reference:
<http://www.bio.vu.nl/thb/deb/deblab/add\_my\_pet/add\_my\_pet.p
df *add_my_pet manual*>
%-----

% temperature correction
T1 = 293.1; % 1, K, Reference temperature ;
TA = 9000; % 2, K, Arrhenius temperature ;

% feeding & assimilation
F_m = 6.5; % 3, l/d.cm^2, {F_m} max spec searching
rate
kap_X = 0.79; % 4, -, digestion efficiency of food to
reserve
p_Am = 45.95 * (0.2823/0.03654); % 5, J/cm^2/d, maximum
surface-specific assimilation rate

% mobilisation, maintenance, growth & reproduction
v = 0.0828 * (0.2823/0.03654); % 6, cm/d, energy
conductance
kap = 0.8793; % 7, -, allocation fraction to soma =
growth + somatic maintenance
kap_R = 0.95; % 8, -, reproduction efficiency
p_M = 71.22; % 9, J/d.cm^3, [p_M], vol-specific
somatic maintenance
p_T = 0; % 10, J/d.cm^2, {p_T}, surface-specific
som maintenance
k_J = 0.002; % 11, 1/d, maturity maint rate coefficient
E_G = 6211; % 12, J/cm^3, [E_G], spec cost for
structure

% life stages: E_H is the cumulated energy from reserve
invested in maturation
E_Hb = 0.04203; % 13, J, E_H^b, maturity at birth
E_Hj = 20.38; % 14, J, E_H^b, maturity at metamorphosis
E_Hp = 2.131e+04 ; % 15, J, E_H^p, maturity at puberty

% param to compute observable quantities
del_M = 0.19; % 16, -, shape coefficient to convert vol-
length to physical length
```

```

    d_V = 0.2;          % 17, g/cm^3, specific density of
structure (dry weight)
    mu_V = 500000;     % 18, J/mol, chemical potential of
structure
    mu_E = 550000;     % 19, J/mol, chemical potential of
reserve
    w_V = 23.9;        % 20, g/mol, molecular weight of
structure
    w_E = 23.9;        % 21, g/mol, molecular weight of reserve
    w = 3.4;           % 22 wet / dry weight coefficient
(from 70.8% humidity E. ringens)
    % compounds parameters
    K = p_Am/ (kap_X * F_m) / 150; % 23, same unit as food,
half-saturation coefficient

%% pack parameters
pars = [T1; TA ; F_m ; kap_X; p_Am; v; kap; kap_R; ...
    p_M; p_T; k_J ; E_G ; E_Hb ; E_Hj ; E_Hp ; del_M ; d_V
; ...
    mu_V ; mu_E; w_V; w_E; w; K];

```


B.7. Parámetros DEB: sardina

```
function pars = set_par
%-----
% Parameters (values, unit and description)
% pars: n-vector of parameters
%
% called by : init.m
%
% 2016/01/20 - Edgar Meza & Laure Pecquerie
% Sardinops sagax (Jenyns, 1842)
% notation corresponds to the add_my_pet routines
% Reference:
<http://www.bio.vu.nl/thb/deb/deblab/add\_my\_pet/add\_my\_pet.p
df *add_my_pet manual*>
%-----

% temperature correction
T1 = 293.1; % 1, K, Reference temperature ;
TA = 11000; % 2, K, Arrhenius temperature ;

% feeding & assimilation
F_m = 6.5; % 3, l/d.cm^2, {F_m} max spec searching
rate
kap_X = 0.79; % 4, -, digestion efficiency of food to
reserve
p_Am = 61.74 * (0.2091/0.06831); % 5, J/cm^2/d, maximum
surface-specific assimilation rate

% mobilisation, maintenance, growth & reproduction
v = 0.09747 * (0.2091/0.06831); % 6, cm/d, energy
conductance
kap = 0.6912; % 7, -, allocation fraction to soma =
growth + somatic maintenance
kap_R = 0.95; % 8, -, reproduction efficiency
p_M = 15.37; % 9, J/d.cm^3, [p_M], vol-specific
somatic maintenance
p_T = 0; % 10, J/d.cm^2, {p_T}, surface-specific
som maintenance
k_J = 0.002; % 11, 1/d, maturity maint rate coefficient
E_G = 5236; % 12, J/cm^3, [E_G], spec cost for
structure

% life stages: E_H is the cumulated energy from reserve
invested in maturation
E_Hb = 0.7467; % 13, J, E_H^b, maturity at birth
E_Hj = 21.59; % 14, J, E_H^b, maturity at metamorphosis
E_Hp = 2.016e+05 ; % 15, J, E_H^p, maturity at puberty

% param to compute observable quantities
del_M = 0.1968; % 16, -, shape coefficient to convert
vol-length to physical length
```

```

    d_V = 0.2;          % 17, g/cm^3, specific density of
structure (dry weight)
    mu_V = 500000;     % 18, J/mol, chemical potential of
structure
    mu_E = 550000;     % 19, J/mol, chemical potential of
reserve
    w_V = 23.9;        % 20, g/mol, molecular weight of
structure
    w_E = 23.9;        % 21, g/mol, molecular weight of reserve
    w = 3.4;           % 22 wet / dry weight coefficient
(from 70.8% humidity E. ringens)
    % compounds parameters
    K = p_Am/ (kap_X * F_m) / 150; % 23, same unit as food,
half-saturation coefficient

%% pack parameters
pars = [T1; TA ; F_m ; kap_X; p_Am; v; kap; kap_R; ...
    p_M; p_T; k_J ; E_G ; E_Hb ; E_Hj ; E_Hp ; del_M ; d_V
; ...
    mu_V ; mu_E; w_V; w_E; w; K];

```

B.8. Ecuaciones diferenciales

```
function d = flux(t, EVHR, simu)
%-----
% Define differential equations of the state variables
%
% t: n-vector with time points
% EVHR: 4-vector with state variables
%     E , J, reserve energy
%     V , cm^3, structural volume
%     E_H , J , cumulated energy inversted into
maturity
%     E_R , J, reproduction buffer
%
% d: 4-vector with d/dt E, V, E_H, E_R
%
% called by : indiv.m,
% calls : food.m, temp.m,
%
% 2016/01/20 - Edgar Meza & Laure Pecquerie
%-----

%% unpack state vars
E = EVHR(1); % J, reserve energy
V = EVHR(2); % cm^3, structural volume
E_H = EVHR(3); % J , cumulated energy inversted into
maturity
E_R = EVHR(4); % J, reproduction buffer

%% Environmental conditions
if simu.envT == 1
    T = simu.Tinit;
else
    T = temp(t);
end

if simu.envX == 1
    X = simu.Xinit ;
else
    X = food(t, V, simu);
end

if X <= 0;
    disp(num2str(t) )
    disp('no food avaible')
end

% read parameter values
par = simu.par;
T1 = par(1); % K, Reference temperature ;
TA = par(2); % K, Arrhenius temperature ;
kap_X = par(4); % -, digestion efficiency of food to
reserve
p_Am = par(5); % J/cm^2/d, maximum surface-specific
assimilation rate
```

```

v = par(6); % cm/d, energy conductance
kap = par(7); % -, allocation fraction to soma = growth
+ somatic maintenance
p_M = par(9); % J/d.cm^3, [p_M], vol-specific somatic
maintenance
p_T = par(10); % J/d.cm^2, {p_T}, surface-specific som
maintenance
k_J = par(11); % 1/d, maturity maint rate coefficient
E_G = par(12); % J/cm^3, [E_G], spec cost for structure
E_Hb = par(13); % J, E_H^b, maturity at birth
E_Hj = par(14); % J, E_H^j, maturity at metamorphosis
E_Hp = par(15); % J, E_H^p, maturity at puberty
K = par(23); % same unit as food, half saturation
constant

% scaled functional response
f = X/ (X + K); % -, scaled functional response

% simplest temperature correction function,
% see Kooijman 2010 for more detailed formulation (e.g. p.
21)
c_T = exp(TA/ T1 - TA/ T) ;
p_AmT = c_T * p_Am ;
v_T = c_T * v; %
p_MT = c_T * p_M;
p_TT = c_T * p_T; %
k_JT = c_T * k_J;
p_XmT = p_AmT / kap_X;

% Fluxes
if E_H < E_Hb
    pX = 0;% embryo stage
else
    pX = f * p_XmT * V^(2/3);
end

pA = kap_X * pX;
pM = p_MT * V;
pT = p_TT * V^(2/3);
pS = pM + pT;
pC = (E/V) * (E_G * v_T * V^(2/3) + pS ) / (kap * E/V +
E_G ); %eq. 2.12 p.37 Kooijman 2010
pJ = k_JT * E_H;

% Differential equations
dE = pA - pC; % dE/dt

%% Condition to starvation
if (kap * pC - pS) > 0 % standard model, no starvation
condition
    dV = (kap * pC - pS) / E_G;% dV/dt
    if E_H < E_Hp
        dH = (1 - kap) * pC - pJ; % dEH/dt
        dR = 0; % dER/dt
    else

```

```

        dH = 0;
        dR = (1 - kap) * pC - pJ;
    end
else
    dV = 0; % no mobilisation of structure to pay
maintenance costs
    if E_H < E_Hp % death of juvenile
        dH = 0;
        dR = 0;
        disp(num2str(t) )
        disp('individual died from starvation')
    else
        dH = 0;
        if E_R > 0
            dR = (1 - kap) * pC - pJ + (kap * pC - pS);
        else
            dR = 0;
            disp(num2str(t) )
            disp('individual died from starvation')
        end
    end
end
end

%% Condition to metamorphosis threshold

% t0 = simu.t0;
% if E_H > E_Hj %metamorpphosis threshold
%     aj = t-t0;
%     disp(num2str(aj))
% end

d = [dE; dV; dH; dR];

```

B.9. Integración numérica

```
function tEVHR = indiv(simu)
%-----
%-----
% Compute model predictions (numerical integration)
%
% simu: 1-structure with individual features (parameters,
env...),;
%
%           see init.m
%
% tEVHR : (nt,4) matrix with time and state variables
%         t, d, time
%         E , J, reserve energy
%         V , cm^3, structural volume
%         E_H , J , cumulated energy inversted into
maturity
%         E_R , J, reproduction buffer
%
% called by : main.m
% calls : flux.m
%
% 2016/01/20 - Edgar Meza & Laure Pecquerie
%-----
%-----

par = simu.par;
tc = simu.t0; % set current time to initial time
EVHR_tc = simu.EVHR_init; % set current values of state
variables to initial values

tEVHR = zeros(0,5); % initialize outputs
i = 0; % initialize year index
while tc < simu.tm
    i = i + 1; % spawning every year
    tnext = simu.ts + 365 * i; % integrate between two
spawning dates (one spawning each year)
    if tnext > simu.tm
        tnext = simu.tm;
    end

    t = [tc:tnext]';
    [t, EVHR] = ode23s(@(t, EVHR)flux(t, EVHR, simu), t,
EVHR_tc); % integrate
    tEVHR = [tEVHR; [t, EVHR]]; % append to output
    E_Hc = EVHR(end,3);
    if E_Hc >= par(15) %; E_Hp
        EVHR(end,4) = 0;
    end

    EVHR_tc = EVHR(end,:)'; tc = t(end);

end

end
```

B.10. Cálculo de variables observables

```
function obs = get_obs(simu)
%-----
%-----
% Compute physical length, weight, fecundity, and energy
content from state variables
%
%
% obs : (n, 5) matrix with
%       t: d, time,
%       Lw: cm, physical length
%       Ww: g, total wet weight,
%       F: #, fecundity
%       Ew: J/g, energy content per unit wet weight
%
%
% called by : main.m
%
% 2016/01/20 - Edgar Meza & Laure Pecquerie
%-----
%-----

%% unpack parameters, state variables
par = simu.par;
kap_R = par(8); % -, reproduction efficiency
del_M = par(16); % -, shape coefficient to convert vol-
length to total length
d_V = par(17); % g/cm^3, specific density of structure
mu_V = par(18); %
mu_E = par(19); %
w_V = par(20); %
w_E = par(21); %
w = par(22); %

t = simu.tEVHR(:,1);
E = simu.tEVHR(:,2);
V = simu.tEVHR(:,3);
E_R = simu.tEVHR(:,5);

L_w = V.^(1/3) / del_M; % cm, physical length

W_V = d_V * V ;% dry weight of structure
W_E_and_R = w_E / mu_E * (E + E_R) ; % dry W of E and E_R
W = W_V + W_E_and_R; % total dry weight
W_w = w * W;% assume the same water content in structure and
reserves

E_V = mu_V * d_V / w_V * V ;
E_w = (E_V + E + E_R) ./ W_w ;

F = kap_R * E_R / simu.EVHR_init(1); % Fecundity = egg
number = kap_R * E_R / E_0

obs = [t , L_w , W_w, E_w, F];
```

B.11. Gráficos

```
function get_plots(simu)

    par = simu.par; % parameters
    E_Hp = par(15);
    K = par(23);
    Em = par(5) / par(6); % J/cm^3 [Em] = pAm / v

    % state variables
    E = simu.tEVHR(:,2);
    V = simu.tEVHR(:,3);
    E_H = simu.tEVHR(:,4);
    E_R = simu.tEVHR(:,5);

    % time , environmental forcing
    t = simu.tEVHR(:,1);

    if simu.envX == 1
        X = repmat(simu.Xinit, 1, length( t ) );
    else
        X = food(t, V, simu);
    end

    if simu.envT == 1
        T = repmat(simu.Tinit, 1, length( t ) ) - 273; % in
DegC
    else

        T = temp(t) - 273;
    end

    f = X ./ (X + K); %scaled functional response

    sc_res_dens = E ./ ( V * Em); % -, scaled reserve density
e

    % spawning date indices
    i_sp = find(and((E_R == 0), (E_H>=E_Hp)));
    i_sp = i_sp - 1 ; % look at the preceding line with E_R
value before spawning

    % observable quantities
    Lw = simu.obs(:,2);
    Ww = simu.obs(:,3);
    Ew = simu.obs(:,4);
    F = simu.obs(:,5);

    %% graph

    nfig = 12; % number of figures
```



```

for i = 1:nfig
    figure(i)
    set(gcf, 'PaperPositionMode', 'manual');
    set(gcf, 'PaperUnits', 'in');
    %left bottom width height
    %set(gcf, 'PaperPosition', [0 0 14 10]);
    set(gcf, 'PaperPosition', [0 0 3.5 3]);
    set(gca, 'FontSize', 14)
end

figure(1)
subplot(3, 4, 1)
hold on
plot(t, T, simu.col, 'Linewidth', 1.5)
title('Temperature')
xlabel('Time (d)')
ylabel('T (°C)')
axis([0 t(end) 0 25])

subplot(3,4, 2)
hold on
plot(t, X, simu.col, 'Linewidth', 1.5)
title('Food')
xlabel('Time (d)')
ylabel('Food density (units up to you)')

subplot(3,4,4)
hold on
plot(t, f, simu.col, 'Linewidth', 1.5)
plot(t, sc_res_dens, [simu.col ':'], 'Linewidth', 1.5)
axis([0 t(end) 0 1.7])
title('Scaled reserve density')
xlabel('Time (d)')
ylabel('e (-)')

% E Reserve energy
subplot(3, 4, 5)
hold on
plot(t, E, simu.col, 'Linewidth', 1.5)
title('Reserve energy')
xlabel('Time (d)')
ylabel('E (J)')

% V
subplot(3, 4, 6)
hold on
plot(t, V, simu.col, 'Linewidth', 1.5)
title('Structural volume')
xlabel('Time (d)')
ylabel('V (cm^3)')

% E_H
subplot(3, 4, 7)
hold on
plot(t, E_H, simu.col, 'Linewidth', 1.5)

```

```

title('Cumulated energy invested into maturation')
xlabel('Time (d)')
ylabel('E_H (J)')

% E_R
subplot(3, 4, 8)
hold on
plot(t, E_R, simu.col , 'Linewidth',1.5)
title('Reproduction buffer (J)')
xlabel('Time (d)')
ylabel('E_R (J)')

% Lw
subplot(3, 4, 9)
hold on
plot(t, Lw, simu.col , 'Linewidth',1.5)
title('Physical length (cm)')
xlabel('Time (d)')
ylabel('Lw (cm)')

% Ww
subplot(3, 4, 10)
hold on
plot(Lw, Ww, simu.col , 'Linewidth',1.5)
title('Weight-Length')
xlabel('Lw (cm)')
ylabel('Ww (g)')

% Ew
subplot(3, 4, 11)
hold on
plot(t, Ew, simu.col , 'Linewidth',1.5)
title('Weight-specific energy content (J/g)')
xlabel('Time (d)')
ylabel('<Ew> (J.g^{-1})')

% F
subplot(3, 4, 12)
hold on
plot(Lw(i_sp), F(i_sp), [simu.col '+'] , 'Linewidth',1.5)
title('Fecundity-Length')
xlabel('Lw (cm)')
ylabel('F (#)')

% saveas(gcf, 'fig_DEB_standard.tiff', 'tiff')
% other ways to save the graph
% saveas(gcf, 'fig_DEB_standard.eps', 'psc2')
% print -djpeg90 fig_DEB_standard.jpg

figure(2) % T
hold on
plot( t, T, simu.col, 'Linewidth',1.5)
title('Temperature')
xlabel('Time (years)')
ylabel('T (°C)')
% axis([0 t(end)/365 0 25])

```

```

% saveas(gcf, 'fig_T.tiff', 'tiff')
v = axis;
text((v(2)-v(1)) * 0.07 + v(1), (v(4)-v(3)) *.9 + v(3),
'(a)', 'FontSize',12)

figure(3)
hold on
plot( t, X , simu.col, 'Linewidth',1.5)
xlabel('Time (years)')
ylabel( 'Food density ')
v = axis;
text((v(2)-v(1)) * 0.07 + v(1), (v(4)-v(3)) *.9 + v(3),
'(b)', 'FontSize',12)

% Lw
figure(4)
hold on
plot(t/365, Lw, simu.col , 'Linewidth',1.5)
xlabel('Time (years)')
ylabel(' Length (cm)')
v = axis;
text((v(2)-v(1)) * 0.07 + v(1), (v(4)-v(3)) *.9 + v(3),
'(a)', 'FontSize',12)

% Ww_
figure(5)
hold on
plot(Lw, Ww, simu.col , 'Linewidth',1.5)
xlabel('Length (cm)')
ylabel('Wet weight (g)')
v = axis;
text((v(2)-v(1)) * 0.07 + v(1), (v(4)-v(3)) *.9 + v(3),
'(b)', 'FontSize',12)

% Ew
figure(6)
hold on
plot(t/365, Ew, simu.col , 'Linewidth',1.5)
xlabel('Time (years)')
ylabel('Weight-specific energy content (J.g-1 ww)')
v = axis;
text((v(2)-v(1)) * 0.07 + v(1), (v(4)-v(3)) *.9 + v(3),
'(c)', 'FontSize',12)

% F
figure(7)
hold on
plot(Lw(i_sp), F(i_sp), [simu.col '+'] , 'Linewidth',1.5)
xlabel('Length (cm)')
ylabel('Fecundity (#)')
% axis([0 max(Lw(i_sp)) 0 max(F(i_sp))])
v = axis;
text((v(2)-v(1)) * 0.07 + v(1), (v(4)-v(3)) *.9 + v(3),
'(d)', 'FontSize',12)

```

```

% E Reserve energy
figure (8)
hold on
plot(t, E, simu.col, 'Linewidth',1.5)
title('Reserve energy')
xlabel('Time (d)')
ylabel('E (J)')

% V
figure (9)
hold on
plot(t, V, simu.col, 'Linewidth',1.5)
title('Structural volume')
xlabel('Time (d)')
ylabel('V (cm^3)')

% E_H
figure (10)
hold on
plot(t, E_H, simu.col, 'Linewidth',1.5)
title('Cumulated energy invested into maturation')
xlabel('Time (d)')
ylabel('E_H (J)')

% E_R
figure (11)
hold on
plot(t, E_R, simu.col, 'Linewidth',1.5)
title('Reproduction buffer (J)')
xlabel('Time (d)')
ylabel('E_R (J)')

% Scaled reserve density
figure (12)
hold on
plot(t, f, simu.col, 'Linewidth',1.5)
plot(t, sc_res_dens, [simu.col ':'], 'Linewidth',1.5)
axis([0 t(end) 0 1.7])
title('Scaled reserve density')
xlabel('Time (d)')
ylabel('e (-)')

```

B.12. Ejecutar modelo

```
%-----  
-----  
% Compute model predictions for one individual,  
%   with standard DEB equations (Kooijman 2010)  
%  
% Parameter estimates for Engraulis ringens  
%  
% from the egg to adult stage  
% one reproduction event every year  
% (shrinking of structural volume is possible in starvation  
condition)  
%  
% simu : structure with individual features and model  
predictions  
%  
% calls :   init.m  
%          indiv.m  
%          food.m, temp.m  
%          get_obs.m, get_plots  
%  
% 2016/01/20 - Edgar Meza & Laure Pecquerie  
%-----  
-----  
    clc  
    clear all  
%   close all  
  
%% 1 - initialize time, parameters, etc  
simu = init ;  
  
%% 2 - calculate state variables  
simu.tEVHR = indiv(simu);  
  
%% 3 - calculate observable quantities  
simu.obs = get_obs(simu);  
  
%% 4 - make plots  
get_plots(simu)
```