

Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero

Nº 5 - Diciembre 1986

Director: Dr. Antonio Malaret

ECOLOGIA TROFICA DE LA ANCHOITA
(*Engraulidae, Engraulis anchoita*) DEL MAR ARGENTINO

PARTE III

REQUERIMIENTO TROFICO INDIVIDUAL EN RELACION
CON EL CRECIMIENTO, CICLO SEXUAL Y LAS MIGRACIONES
ESTACIONALES

por

VÍCTOR ANGELESCU * y ALEJANDRO ANGANUZZI **

Palabras claves: *Engraulis anchoita* - requerimientos tróficos individuales - crecimiento diferencial - migraciones estacionales - tasas instantáneas largo-peso - factor de condición - consumo de alimento - bioenergética

Key words: *Engraulis anchoita* - individual trophic requirements - differential growth - sexual cycles - seasonal migrations - instantaneous rates length and weight - condition factor - food consumption - bioenergetics

CONTENIDO

SUMMARY

INTRODUCCION

1. ANTECEDENTES TEMATICOS CON RELACION AL PLAN DE TRABAJO
2. FUENTES DE INFORMACION, METODOS DE INVESTIGACION Y TERMINOLOGIA UTILIZADAS
 - 2.1. Datos biológicos.
 - 2.2. Programación y computación de los datos.
 - 2.3. Lista de términos y parámetros utilizados.
3. CRECIMIENTO
 - 3.1. Estudio del crecimiento de la anchoíta en relación con la alimentación.
 - 3.2. Crecimiento absoluto y diferencial anual.
 - 3.3. Tasas instantáneas de crecimiento en largo y peso.
 - 3.4. Relación largo-peso del cuerpo (exponente n).
 - 3.5. Factor de condición (ponderal y calórico).
 - 3.6. Comparación interespecífica (género *Engraulis*).
4. REQUERIMIENTO TROFICO
 - 4.1. Análisis bioenergético del crecimiento en peso.
 - 4.2. Efectos del ciclo sexual en la bioenergética de los adultos.

* Investigador del CONICET e INIDEP.

** Laboratorio de Ecología Trófica del INIDEP.

- 4.3. Requerimiento trófico teórico (calórico y ponderal) por clases de edad y estaciones del año y requerimiento específico total.
- 4.4. Requerimiento trófico estimado sobre la base de determinaciones gravimétricas del contenido estomacal.

CONSIDERACIONES FINALES Y CONCLUSIONES

BIBLIOGRAFIA

FIGURAS Nos. 1 a 8.

SUMMARY

Trophic ecology of the argentine continental shelf anchovy (*Engraulidae*, *Engraulis anchoita*). Part III. Trophic individual requirement in relation to growth, sexual cycle and seasonal migrations.

The paper was developed in order to arrange the data gathered on this subject and to generate new hypotheses in connection with the trophic strategy of the northern stock of anchovy in the area between latitudes 35° - 42°S.

An analysis on the absolute and differential annual growth in length and weight was firstly performed, by calculation of instantaneous growth rates and by bioenergetics expressions (caloric-condition factor) throughout age classes 0 - VII and seasons of the annual cycle. The effects of the sexual cycle and seasonal migrations upon the bioenergetics of adults was then analyzed with comparative estimates of individual theoretical annual trophic requirements (gravimetric and caloric) by means of trophic conversions and food consumption calculations (net weight) up to age of class VII.

Such estimates were finally compared with the values of the gravimetric determinations of stomach contents—as converted to caloric values—of individuals grouped by total-length and age classes, ecological areas, and seasons of the year. The set of results as obtained conforms the initial basis for developing Part IV of the Trophic Ecology of the Argentine anchovy as related to food consumption estimates, by stock biomass and annual classes, with back-calculations to age class 0, and for applying "regional patterns" that result from the "consumer-food" relationship.

The most relevant conclusions from this paper are the following:

1. Between the second and third year of its vital cycle, anchovy grows to 86 % of its body length and attains 62 % of its total weight.
2. Throughout the seasons, the weight-growth rate periodically shows very wide variations in accordance with sexual and trophic migration cycles.
3. Comparison of the caloric-condition factor in adults—by class of total length—proves that the magnitude of seasonal fluctuations is a function of body-length growth.
4. Fluctuations in the annual cycle of lipids as analyzed through a simulation model seem to indicate that energetic reserves incorporated during the intensive nutrition period of adults (summer-autumn) are utilized for the individuals' survival throughout the cold season, whilst the energy incorporated through trophic means in springtime is transferred to gonad development.
5. The effects of the reproduction process become noticeable in the temporary and alternating decrease in daily weight-growth rates during the spring, subsequent to the first sexual maturity and up to age VII.
6. The caloric annual trophic requirement is interpreted as a negative exponential function, as age increases, that turns into an asymptotic function from age VI, with an average value that corresponds to 400 Kcal.
7. The theoretical trophic requirement as expressed in total calories for an individual with a full six-year cycle is estimated at 1975.4 Kcal., to which corresponds a total food consumption of 1661.3 g in wet weight (calanoid copepods).
8. The trophic requirement as noted for the beginning of anchovy's summer feeding falls within the limits calculated for the theoretical requirement, thus showing the existence of an acceptable correspondence between them.

INTRODUCCION

Durante el último decenio, se ha destacado por varios investigadores de conceptos modernos en las "Ciencias pesqueras", la importancia que tienen el alimento y las relaciones tróficas interespecíficas en el desarrollo de las biomásas de los efectivos de peces sometidos a la explotación comercial. Bajo este aspecto se consideran, particularmente cuando se trata del manejo racional de las pesquerías multispecíficas, el crecimiento poblacional y reclutamiento en función de la disponibilidad de alimento y la eficiencia de conversión trófica por los efectivos (Caddy, 1983; Dann, 1973; Francis, 1982; Grosslein *et al.*, 1980; Laevastu y Favorite, 1980; Majkowski y Waiwood, 1981; Mann, 1978; Staples, 1975; Ursin, 1982; Vesin *et al.*, 1981; Ware, 1980; Windell, 1978a). Como algunos ejemplos regionales relacionados con la temática mencionada, se pueden citar los programas de investigaciones de Ecología trófica de las especies de la Familia Engraulidae de las costas de California, Perú, Chile y Mar Negro, con realización de estimaciones de consumo de alimento a nivel individual y poblacional (Balbontín *et al.*, 1979; Blaxter y Hunter, 1982; Dickie y Valdivia, 1981; Sirotenko y Danilevskii, 1978; Smith y Eppley, 1982; Tsukayama y S. de Benites, 1981).

Si bien la biología, tanto general como pesquera de la anchoíta del Mar Argentino es bien conocida, debido a las contribuciones científicas realizadas en los últimos 20 años, principalmente por los investigadores del ex Instituto de Biología Marina y del actual Instituto de Investigación y Desarrollo Pesquero de Mar del Plata (INIDEP), los estudios de Ecología trófica se hallan aún en estado de desarrollo medio, sin haberse alcanzado la etapa experimental con estimaciones bioenergéticas. En lo que se refiere al desarrollo de un programa de investigaciones con alcances al área total de la distribución de la anchoíta, fueron las campañas VI y VIII del B/I "Shinkai Maru" del año 1978 que facilitaron obtener, por primera vez, un panorama sinóptico general sobre la ecología trófica de esta especie (Angelescu y Anganuzzi, 1981). Luego en los años siguientes, con la realización de campañas regulares de los BIPs del INIDEP ("Dr. E. L. Holmberg" y "Capitán Cánepa"), se profundizaron estas investigaciones mediante la exploración de "áreas a media escala" con toda la información ambiental necesaria

(condiciones oceanográficas, índices de bioproduktividad).

El desarrollo de la Parte III de la Serie "Ecología trófica de la Anchoíta del Mar Argentino", responde de manera complementaria a los programas de Investigaciones pesqueras del INIDEP, siendo bien demostrado el papel que desempeña esta especie en el ecosistema pesquero como recurso potencial y al mismo tiempo, como sostén trófico de los efectivos de peces ictiófagos y de calamares (Angelescu, 1982). Todo este tipo de investigación se efectuó en este caso, a partir de la utilización de parámetros de estructura y dinámica poblacional y de datos de las evaluaciones de la biomasa de los efectivos pesqueros complementada con datos ambientales (parámetros ecológicos).

El presente trabajo constituye la base para desarrollar la Parte IV, por los aportes logrados sobre los requerimientos tróficos teórico y observado, con estimaciones gravimétricas y calóricas a nivel individual, es decir, considerando las clases de largo y edad hasta los valores asintóticos a través de las estaciones del ciclo anual.

AGRADECIMIENTOS

Los autores quieren expresar aquí sus agradecimientos a los Doctores Haraldo Christiansen y Víctor Moreno y a los Lic. Jorge Hansen y Ramiro Sánchez del personal científico del INIDEP por los datos facilitados con relación a algunos temas tratados en el presente trabajo, como también por la lectura de los mismos. Igualmente se agradece a la Licenciada Felisa Sánchez y señora Viviana Abachian del Laboratorio de Ecología trófica (INIDEP), por la colaboración prestada durante la realización del trabajo (estudio de muestras y cálculos bioestadísticos).

1. ANTECEDENTES TEMATICOS CON RELACION AL PLAN DE TRABAJO.

El objetivo de la Ecología trófica es conocer, primeramente, las especies alimento de la dieta de una determinada especie consumidora a través de su ciclo vital (espectro trófico específico), y luego, las interrelaciones por vía trófica dentro

de la comunidad o del ecosistema compartidos (trama trófica comunitaria); la finalidad perseguida en el caso de evaluaciones de recursos pesqueros, es la de identificar las relaciones y cuantificar los efectos entre la trofodinámica y la explotación comercial de las poblaciones de la especie considerada. En los estudios de esta índole, uno de los temas básicos es la determinación del requerimiento trófico en función del crecimiento individual y poblacional y de la disponibilidad de alimento, tanto para los sistemas tróficos de ambientes naturales como para los sistemas artificiales de cultivos experimentales y en la acuicultura (Angelescu, 1980). Como un colorario a estos conceptos, debe destacarse la importancia que se le asigna actualmente a la información acerca de la Ecofisiología y del flujo de energía a través de las comunidades que integran las especies de peces con relación al proceso de bio-producción del ecosistema pesquero (Caddy, 1983; Dickie y Valdivia, 1981; Jones, 1982; Mackinnon, 1973). De acuerdo con el plan de trabajo de la Parte III de la Serie "Ecología trófica de la Anchoíta", la bibliografía consultada se refiere, por lo general, a dos tópicos principales que se detallan a continuación.

a) En primer término, se menciona la "*estimación del alimento por los efectivos de especies de peces*" en ambientes naturales a partir de los análisis de contenidos estomacales con expresiones gravimétricas y bioenergéticas en función del crecimiento individual y poblacional. Estas investigaciones se basan, fundamentalmente, en la utilización de parámetros de estructura y dinámica poblacional y de explotación pesquera, complementadas con los de la relación predador-presa y de datos de energía requerida para el crecimiento, mantenimiento y las actividades de los individuos. En este último caso, se tienen en cuenta también las tasas de consumo y digestión de alimento, las eficiencias tróficas (conversión del alimento) y ecológicas y la relación producción-biomasa del efectivo pesquero (Davis y Warren, 1970; Fischer, 1979; Lasker, 1970; Mac Kinnon, 1972 y 1973; Majkowski y Waiwood, 1981; Mann, 1967 y 1978; Staples, 1975; Weatherley, 1972; Windell, 1978a).

b) En segundo término, se señala la "*estimación del requerimiento trófico individual*" sobre la base de experimentos en acuarios y tanques de cultivo con individuos trasladados de ambientes naturales o criados artificialmente. Los ensayos tienen como fin principal el conocimiento de las

tasas de ingestión de alimento y de crecimiento en función del tiempo, de las eficiencias total y neta de crecimiento, de los procesos metabólicos, etc. De esta manera, se llega a establecer el "balance bioenergético específico" mediante el empleo de ecuaciones resultantes de los cálculos de las tasas metabólicas y de crecimiento. Los resultados de las investigaciones tienen aplicación en la fisiología de la nutrición de animales acuáticos, en la acuicultura experimental y comercial, en la "Bioenergética ecológica" y por ende, en las estimaciones de consumo de alimento por poblaciones de peces en ambientes naturales, ya destacadas en el punto anterior (Braaten, 1979; Fischer, 1979; Kerr, 1971a; Mann, 1978; Warren y Davis, 1967; Weatherley y Rogers, 1978; Winberg, 1960; Webb, 1978; Windell, 1978b).

* * *

El presente trabajo se desarrolló, siguiendo en gran parte los conceptos detallados en el punto a, debido a la imposibilidad de realizar experimentos en acuarios con individuos de anchoíta. En el caso de la necesidad de parámetros derivados de las investigaciones de tipo experimental, se recurrió a los datos proporcionados por la bibliografía de la especialidad referente a peces de los grupos engráulidos y clupéidos con hábitos tróficos similares a los de la anchoíta del Mar Argentino.

2. FUENTES DE INFORMACION, METODOS DE INVESTIGACION Y TERMINOLOGIA UTILIZADOS.

2.1 Datos biológicos

En los párrafos siguientes, se detallan de acuerdo con las finalidades propuestas en el presente trabajo, las fuentes disponibles de información, agrupadas por categoría de su origen; provienen en su mayoría de la bibliografía argentina con referencia a la especie *Engraulis anchoíta* y a las características ecológicas del habitat trófico específico.

a) Datos de evaluación del "Recurso Anchoíta" de las campañas del B/I "Cruz del Sur" (Proyecto FAO/Gobierno Argentino) correspondientes a cuatro estaciones del año 1970 que suministran información sobre la distribución de tallas, factor de condición, contenidos en lípidos y sólidos

dos por clases de Lt de las muestras y por áreas de migración con sus características ambientales (Brandhorst y Castello, 1971 y 1972; Brandhorst y Tognetti, 1972; Brandhorst *et al.*, 1971a, 1971b y 1971c).

b) Datos biológico-pesqueros de las investigaciones realizadas con respecto a determinación de parámetros de estructura y dinámica poblacional de anchoíta (Angelescu y Cousseau, 1967; Brandhorst *et al.*, 1974; Castello, 1975; Ciechomski y Weiss, 1973; Cousseau y Hansen, 1980; Cousseau *et al.*, 1982 y 1983; Hansen *et al.*, 1984 y 1985; Roa y Pérez Habiaga, 1972).

c) Datos aún no publicados sobre la fecundidad de la anchoíta obtenidos del estudio del material biológico de la Campaña del BIP "Dr. E. L. Holmberg" (H-07, Nov. 1981, INIDEP), proporcionados por el Dr. H. Christiansen del Laboratorio de Histología del INIDEP.

d) Datos publicados o inéditos en relación con la composición química proximal de muestras de anchoíta y especies alimento (copépodos calánidos, eufáusidos, anfípodos hipéridos) facilitados por el Dr. V. J. Moreno del Laboratorio de Bioquímica de organismos marinos del INIDEP (Aizpún de Moreno *et al.*, 1979; Moreno *et al.*, 1979).

e) Datos producidos por el Laboratorio de Ecología Trófica: se refieren en particular a determinaciones de peso húmedo y seco de huevos de anchoíta y de especies alimento y a cálculos calóricos y factores de conversión; además, se utilizó de manera directa la información relacionada con la alimentación de la anchoíta y las condiciones ecológicas del habitat trófico de las campañas de pesca exploratoria del INIDEP; respecto a esto, merece ser destacada la información obtenida de la exploración de las áreas a escala media durante las campañas del BIP "Dr. E. L. Holmberg" de los meses de noviembre 1981, octubre de 1982 y mayo de 1983.

f) Datos obtenidos de la bibliografía internacional acerca de la fecundidad y desoves, del metabolismo de los lípidos, consumo de alimento, requerimiento trófico, eficiencias de conversión y crecimiento somático de especies de Engraulidae de otros mares del mundo, tales como: *Engraulis mordax* (Collins, 1969; Hunter y Kimbrell, 1980; Hunter y Leong, 1981; Hunter y Macewicz, 1980; Koslow, 1981; Lasker y Smith, 1977; Spratt, 1975); *E. ringens* (Balbontin *et al.*, 1979; Inst. Mar Perú, 1970; Pauly y Tsuka-

yama, 1983; Tsukayama y S. de Benites, 1981; Valdivia, 1978; Vásquez, 1981; Villavicencio, 1981); *E. japonica* (Hayasi y Kondo, 1957 y 1962; Kondo, 1974; Takahashi y Hatanaka, 1960); *E. encrasicolus* (Cort *et al.*, 1976 y 1977; Mikhman y Tomanovich, 1978; Sirotenko y Danilevskii, 1978; Stoyanov, 1967); y *E. capensis* (Crawford, 1981; Le Clus, 1979).

2.2 Programación y computación de los datos

Para la cuantificación e interpretación de los datos biológicos y los parámetros relacionados con el crecimiento y requerimiento trófico (ponderal y calórico) de la anchoíta, se elaboraron varios programas computacionales, utilizándose a tal propósito la computadora HEWLETT-PACKARD Modelo 85, del Laboratorio de Dinámica de Poblaciones y Evaluación de Recursos Pesqueros del INIDEP. En los demás cálculos, se recurrió a los métodos estadísticos indicados para cada caso en particular, como p. ej., regresiones, correlaciones, análisis de varianza, etc. (Hunter y Leong, 1981; Ricker, 1973 y 1975; Sokal y Rohlf, 1969).

2.3 Lista de términos y parámetros utilizados

En el presente trabajo, se empleó acorde a los temas tratados, la siguiente terminología:

— Tasas instantáneas de crecimiento (G) en largo y peso (Bagenal y Tesch, 1978; Everhart *et al.*, 1976; Ricker, 1975, p. 207);

— Exponente n de la relación largo-peso ($P = cL^n$);

— Factores de condición, ponderal $C = \frac{P \cdot 100}{L^3}$
(Ricker, 1975, Weatherley y Rogers, 1978)
y calórico $C' = \frac{k \text{ cal. } 100}{L^3}$, desarrollado

como complemento del primero por uno de los autores del presente trabajo (A. Anganuzzi);

— Requerimiento trófico o nutricional, con expresiones gravimétricas y bioenergéticas (Mann, 1978; Winberg, 1960 y 1971; Windell, 1978a);

— Factores de conversión calórica con respecto a los contenidos en lípidos (9,5 Kcal/g) y sólidos (5,4 Kcal/g) (Brody, 1969, p. 35; Slobodkin y Richman, 1961);

- Eficiencia de conversión de alimento (Eficiencia trófica) (Braaten, 1979; Fischer, 1979; Takahashi y Hatanaka, 1960; Webb, 1978; Windell, 1978a);
- Tasas de consumo de alimento, que corresponden según algunos autores a la tasa de ingestión de alimento, ración trófica, ración diaria de alimento, etc. (Kerr, 1971b; Mac Kinnon, 1973; Tyler y Dunn, 1976; Webb, 1978; Winberg, 1971; Windell, 1978a);
- Equivalencias tróficas de especies alimento integrantes de la dieta de la anchoíta, principalmente individuos juveniles y adultos, mediante expresiones gravimétricas y calóricas (Angelescu, 1982, Tablas 4 y 5);
- Metabolismo total (Braaten, 1979, p. 484; Fischer, 1979; Weatherley y Rogers, 1978, pp. 55 y 68; Warren y Davis, 1967, p. 180; Webb, 1978, pp. 188 y 193).

3. CRECIMIENTO

3.1 Estudio del crecimiento de la anchoíta en relación con la alimentación

El análisis biométrico del crecimiento individual a través del ciclo vital de una especie de pez, por estaciones del año y regiones del área de distribución de sus efectivos, constituye el punto de partida para las estimaciones gravimétricas y bioenergéticas del consumo de alimento, y por ende, para la determinación del requerimiento trófico teórico, acorde a las actividades de los individuos en condiciones naturales.

Las investigaciones biológico-pesqueras sobre la anchoíta del Mar Argentino, llevadas a cabo en los últimos siete años por el INIDEP, y anteriormente por el ex Instituto de Biología Marina (período 1960-1977), suministraron una amplia información básica a este respecto, especialmente en lo referente a los parámetros de crecimiento en largo y peso, a la fecundidad y ciclo sexual y a la mortalidad natural.

El conjunto analítico de los resultados obtenidos de estas investigaciones complementado con observaciones y cálculos propios, particularmente en la determinación de las tasas instantáneas de crecimiento y del factor de condición C' , permiten en primer lugar, disponer de un cuadro cuantitativo exacto, tanto en sentido absoluto como di-

ferencial, acerca de las variaciones gravimétricas y calóricas con sus ganancias y pérdidas temporarias durante el ciclo vital de los individuos.

En segundo lugar, el examen analítico-comparativo de las tasas y curvas de crecimiento, posibilita establecer "patrones básicos" de tipo estacional, anual y regional que sean de aplicación en el estudio de la dinámica trófica de la anchoíta a nivel poblacional, o por lo menos por biomasa de cardúmenes cuantificados mediante la ecointegración durante las campañas de exploración pesquera.

A continuación, se da una síntesis, desde estos puntos de vista, para los efectivos de anchoíta de los sectores bonaerense y patagónico norte, la cual se desarrolló siguiendo los conceptos y las definiciones de Everhart *et al.* (1975), Ricker (1975), Bagenal y Tesch (1978), Weatherley y Rogers (1978) y Kaufmann (1981). El último autor destaca que es más conveniente utilizar en los estudios biométricos de esta índole el tamaño del cuerpo y no la edad como variable independiente en el análisis de la tasa de crecimiento por unidad de tiempo (variable dependiente). Esta conclusión deriva del hecho de que la relación "tamaño del cuerpo-metabolismo" al presentar variaciones estacionales, no puede considerarse dependiente únicamente de la edad como valor absoluto.

3.2 Crecimiento absoluto y diferencial anual

Los primeros datos sobre el crecimiento absoluto en largo de la anchoíta del sector bonaerense fueron dados en los trabajos de Fuster de Plaza (1965) y Castello y Cousseau (1969). En el primero, se aplicó el método de Petersen de la distribución de tallas modales, mientras que en el segundo, se recurrió a la lectura de otolitos para la determinación de la edad. En la curva de crecimiento elaborada por Fuster de Plaza (*op. cit.*, Fig. 1), se observa que, a partir de la clase de edad III, se produce en los individuos una disminución notable del crecimiento mensual; por otra parte, los datos presentados en el trabajo de Castello y Cousseau (*op. cit.*, Fig. 5, Tabla 3) muestran una tendencia paulatina en la disminución de la tasa de crecimiento por cada año hasta la edad VII. Posteriormente, Brandhorst *et al.* (1974) al utilizar los parámetros de la ecuación de von Bertalanffy de muestras procedentes de diferentes estaciones del año y regiones del mar, determinaron las tallas medias con valores tri-

TABLA 1. Crecimiento diferencial (anual) en largo (Lt) y peso (Pt) y tasas instantáneas correspondientes (G); estimaciones sobre datos teóricos de Lt y Pt.

Edad	Lt (mm) *	Pt (g) *	Lt (mm) Crec. dif.	Lt (%) Crec. rel.	Pt (g) Crec. dif.	Pt (%) Crec. rel.	GL	Ga	GP
I	7,90	2,82	4,84	61,27	10,53	370,77	0,207		0,673
II	12,74	13,37	2,15	16,88	8,80	65,82	0,067		0,220
III	14,89	22,14	1,31	8,80	6,97	31,44	0,036		0,119
IV	16,20	29,14	0,56	3,46	3,40	11,67	0,015		0,048
V	16,76	32,54	0,28	1,67	1,80	5,53	0,007		0,023
VI	17,04	34,34	0,13	0,76	0,85	2,48	0,003		0,010
VII	17,17	35,19	0,07	0,41	0,47	1,34	0,002		0,006

* Datos teóricos.

Ga = Tasa anual; GL = Tasa Lt; GP = Tasa Pt.

mestrales y anuales que mantienen características similares a los presentados en los trabajos anteriores.

Las investigaciones realizadas por el INIDEP durante el período 1978-1983 con muestras de anchoíta obtenidas de las campañas de los B/I "Shinkai Maru", "Dr. E. L. Holmberg" y "Capitán Cánepa" confirman la modalidad de crecimiento en largo definida por los autores más arriba mencionados (Cousseau *et al.*, 1982 y 1983). Además, Hansen *et al.* (1984 y 1985) y Orti y Zuleta (1981) comprobaron un dimorfismo sexual en el crecimiento absoluto a favor de las hembras para ambos efectivos del Mar Argentino (bonaerense y patagónico), con mayor diferenciación en los individuos de las clases de edad mayor (> 3 años); esta particularidad ha sido ya destacada para la especie *Engraulis mordax* de la costa de California (Collins, 1969; Hunter y Leong, 1981).

Los resultados de los cálculos efectuados con referencia al crecimiento diferencial anual y crecimiento relativo en largo y peso, por clases de edad, se hallan consignados en la Tabla 1. Del análisis comparativo de los datos presentados, se infiere que los individuos de la clase de edad I y II son los que tienen un crecimiento rápido y sostenido, tanto en largo como en peso, correspondiendo para éstos los valores más altos de las tasas calculadas. Luego, a partir de la clase de edad III, se produce una caída en ambas tasas con una disminución progresiva hasta la clase de

edad VII, la que se aproxima al largo y peso asíntóticos (Tabla 1).

De todas estas consideraciones, se infiere que la anchoíta bonaerense alcanza en los primeros 2-3 años de su ciclo vital el mayor desarrollo en el crecimiento del cuerpo por unidad de tiempo (un año); las ganancias para este tramo del ciclo vital se estiman en hasta un 86 % en largo con relación al largo infinito (= 175 mm) y un 62 % en peso con relación al peso infinito (= 40 g).

Es interesante destacar que estas edades representan más de un 54 % (límites de variación: 44,7 - 61,4 %) de las capturas comerciales desembarcadas en el puerto de Mar del Plata durante el período de los años 1968-1973 (Castello, 1975, Tabla I). Asimismo, las evaluaciones más recientes de los efectivos norteños de esta especie confirman la dominancia de las clases mencionadas (Cousseau *et al.*, 1983), que en algunos casos se extiende hasta la clase IV (Hansen *et al.*, 1985).

3.3 Tasas instantáneas de crecimiento en largo y peso

De acuerdo con los propósitos del presente trabajo, se calcularon primeramente sobre la base de la relación largo-peso obtenida por Roa y Pérez Habiaga (1975, Tabla 5) y los parámetros de la ecuación de von Bertalanffy dados por Brandhorst *et al.* (1974), los pesos teóricos por clases de edad hasta el 7º año de la anchoíta y

por cada una de las estaciones del ciclo anual (Tablas 1 y 2). El conjunto de los datos tabulados se utilizó para calcular, seguidamente, las tasas de crecimiento instantáneo (G) también por clases de edad y estaciones del año mediante las fórmulas indicadas por Ricker (1975, p. 207):

$$GL = 1n L_2 - 1n L_1$$

$$GP = 1n P_2 - 1n P_1$$

Los valores correspondientes a las clases de edad están dados tanto para el crecimiento en

largo (GL) como en peso (GP), tal como se puede observar en la Tabla 1; en lo que se refiere a las estimaciones anuales, se consideró solamente la tasa de crecimiento en peso (Tabla 2).

Mientras que las tasas anuales presentan un ritmo decreciente discontinuo con tendencia asintótica particularmente en la tasa GP de las dos últimas clases de edad (VI y VII), las tasas estacionales evidencian dentro del ciclo anual variaciones diferenciales periódicas de gran amplitud en el peso. Estas variaciones se relacionan con

TABLA 2. Crecimiento en peso (Tasa GP) por clase de edad y estaciones del año.

Edad	Peso g	Dif. en Peso g	Ln Peso	GP
0,00	2,95	—	1,083	—
0,25	4,11	1,15	1,413	0,33
0,50	8,14	4,03	2,097	0,68
0,75	10,72	2,58	2,372	0,28
1,00	13,37	2,65	2,593	0,22
1,25	13,03	-0,34	2,568	-0,03
1,50	20,10	7,06	3,001	0,43
1,75	21,65	1,55	3,075	0,07
2,00	23,03	1,38	3,137	0,06
2,25	20,37	-2,66	3,104	-0,12
2,50	29,03	8,66	3,368	0,55
2,75	29,14	0,11	3,372	0,00
3,00	29,17	0,03	3,373	0,00
3,25	24,84	-4,33	3,213	-0,16
3,50	34,29	9,45	3,535	0,32
3,75	33,40	-0,89	3,509	-0,03
4,00	32,56	-0,84	3,483	-0,03
4,25	27,27	-5,29	3,306	-0,18
4,50	37,10	9,83	3,614	0,31
4,75	35,64	-1,46	3,573	-0,04
5,00	34,31	-1,32	3,536	-0,04
5,25	28,51	-5,80	3,350	-0,19
5,50	38,53	10,02	3,651	0,30
5,75	36,77	-1,76	3,605	-0,05
6,00	35,20	-1,58	3,561	-0,04
6,25	29,14	-6,06	3,372	-0,19
6,50	39,25	10,11	3,670	0,30
6,75	37,34	-1,91	3,620	-0,05
7,00	35,64	-1,70	3,573	-0,05

el ciclo sexual y las migraciones tróficas. Se comprueba así una coincidencia con lo expresado anteriormente en concordancia con los conceptos de Kaufmann (1981) sobre las variaciones de las tasas de crecimiento por unidad de tiempo. Resulta que la anchoíta presenta en realidad un crecimiento de tipo discontinuo, o con cambios de situación ("stanzas"), con un aumento gradual en su amplitud durante el ciclo vital*.

3.4 Relación largo-peso del cuerpo (exponente n)

En lo que se refiere a esta relación, se tomaron para la comparación estacional y regional los valores del exponente n de los datos publicados por Roa y Pérez Habiaga (1974) y Cousseau y Hansen (1980); en algunos casos se complementaron con datos más recientes del muestreo bioestadístico regular del INIDEP (período 1975-1982). Las ecuaciones de la relación L/P , comparadas a través de las estaciones del año, demuestran variaciones significativas del exponente n que se hallan en dependencia con los ciclos sexuales y de los lípidos, la periodicidad de las migraciones tróficas en el plazo horizontal, la densidad y contenido calórico del alimento y la temperatura ambiental (Angelescu, 1982). Los valores máximos del n se comprobaron para la época otoñal y principios del invierno ($n = 3,367$ y $3,303$ respectivamente); los valores mínimos en los meses de primavera ($n = 3,242$) y un aumento paulatino para la época estival ($n = 3,312$). También los mismos límites de variación se registraron para las regiones del habitat trófico del sector bonaerense, correspondiendo el valor mínimo de $3,227$ para la región costera durante el desove primaveral, y el valor máximo de $3,491$ para la región de alta mar, cuando los cardúmenes de adultos se hallan dispersos a los efectos de la alimentación intensa durante la época estival-otoñal (Angelescu y Anganuzzi, 1981). Igual patrón de variación se conoce para los efectivos de anchoíta de la costa sur de Brasil (Acuña y Castello, 1984), como también para las especies *Engraulis mordax* y *E. japonica* del Pacífico norte (Collins, 1969; Hayashi y Kondo, 1962), que se relacionan con el ciclo sexual, el metabolismo total y las migraciones estacionales efectuadas por los adultos.

* El término de "stanza" significa crecimiento gradual por intervalos de tiempo (ver: Tyler y Dunn, 1976; Warren y Davis, 1967, p. 192).

3.5 Factor de condición (ponderal y calórico)

Para el análisis del factor de condición se empleó primeramente, la fórmula del mismo:

$$C = \frac{P \cdot 100}{L^3}$$

El factor de condición expresado en forma de relación ponderal, no permite evaluar la cantidad de energía disponible por unidad de volumen*, ya que los cambios energéticos que se registran durante los ciclos anual y vital no se reflejan directamente en el peso del cuerpo. Esto se debe a la formación cíclica de depósitos lipídicos, que representan una mayor cantidad de calorías por unidad de peso del material somático de los individuos. Por lo tanto, se consideró adecuado efectuar un análisis sobre el factor de condición modificado, reemplazando el peso por el contenido calórico, mediante la siguiente ecuación:

$$C' = \frac{P (g_1 f_1 + g_2 f_2) 100}{L^3}$$

El valor en Kcal se estimó a partir del peso de los contenidos correspondientes en sólidos (g_1) y lípidos (g_2), utilizando factores de conversión (f_1 y f_2 respectivamente) para expresar el equivalente calórico del peso (P).

Los valores de ambos factores de condición se calcularon por clases de largo total y lances de pesca para los datos provenientes de las campañas del B/I "Cruz del Sur" del año 1970 (ver en 2.1); seguidamente, se efectuaron las regresiones (C vs L_t y C' vs L_t) para cada una de las estaciones del año con el fin de comprobar los cambios ocurridos en la relación entre los parámetros considerados y la talla (L_t); los resultados obtenidos en las regresiones mencionadas se muestran en las Figuras 1 y 2 y Tablas 3 y 4.

En primer lugar, se observa que el factor de condición calórico (C') presenta una correlación significativa mayor con la talla que el factor ponderal (C) para las estaciones del año, con excepción de la primavera. Luego, del análisis del porcentaje de varianza explicada por la regresión (a través del coeficiente $r^2 \times 100$), se observan igualmente fluctuaciones de índole estacional del mismo coeficiente. Este parámetro presenta los

* Por lo general, el volumen corresponde en los peces pelágicos al peso total, es decir, que el peso específico del cuerpo es igual a 1.

valores máximos en el lapso verano-otoño, disminuyendo durante la primavera y el invierno, mientras que el factor ponderal se destaca por porcentajes bajos de varianza explicada para el lapso otoño-invierno, aumentando después en los meses de primavera y verano. A similar conclusión llegaron McGurck *et al.*, (1980) con respecto al ciclo estacional calórico y del factor de condición ponderal en el arenque (*Clupea harengus*) del Atlántico norte, costas de Terranova.

La alternancia entre los períodos de baja y alta

dependencia de ambos factores de condición con la talla de los individuos, permite hacer inferencias sobre la dinámica de los procesos de ganancia y pérdida de energía y peso a través de las estaciones del año. Al pasar de una situación en que la talla (Lt) explica un reducido porcentaje de la varianza total observada para ambos factores de condición a otra situación en que ésta explica un alto porcentaje, siendo las pendientes de las regresiones significativamente mayores (Figs. 1 y 2), se infiere que deben ocurrir pro-

TABLA 3. Regresión lineal Largo total/Factor de condición C (ponderal) por estaciones del año (P = primavera; V = verano; O = otoño; I = invierno).

	P	V	O	I
r	-0,247	0,442	0,113	0,122
r ²	0,0610	0,1954	0,0128	0,0149
I.C*	24.130	21.880	26.820	27.410
a	+0,759	0,391	0,625	0,569
b	-0,006	0,021	0,002	0,003
S _{yx} ²	0,002	0,007	0,001	0,002
S _b *	0,317	0,587	0,226	0,347
H ₀ :b = 0	P < 0,001	P < 0,001	P < 0,001	P < 0,001
H ₀ :r = 0	P < 0,001	P < 0,001	P < 0,001	P < 0,001

* Valores × 10³

TABLA 4. Regresión lineal Largo total/Factor de condición C' (calórico) por estaciones del año (P = primavera; V = verano; O = otoño; I = invierno).

	P	V	O	I
r	-0,286	0,797	0,796	0,562
r ²	0,0817	0,6352	0,6336	0,3158
I.C*	23.620	9.916	9.963	19.030
a	1,286	0,331	0,099	0,279
b	-0,018	0,161	0,100	0,043
S _{yx} ²	0,015	0,062	0,025	0,016
S _b *	80.440	1.694	1.058	90.490
H ₀ :b =	P < 0,001	P < 0,001	PP < 0,001	P < 0,001
H ₀ :r =	P < 0,001	P < 0,001	PP < 0,001	P < 0,001

* Valores × 10³

cesos de incorporación de energía y peso por unidad de volumen dependientes de la longitud del cuerpo. Resulta así que los individuos de tamaño mayor acumulan un "excedente de energía" proporcionalmente mayor que en el caso de los individuos de tamaño menor. Los cambios en las relaciones funcionales entre la talla y los factores de condición se registran entre la primavera y el verano (Tabla 4) y coinciden con el período de máxima alimentación de los cardúmenes de anchoíta en la región de alta mar, caracterizada por densidades mayores de biomasa zooplanctónica y altos valores bioenergéticos de las especies alimento (Angelescu y Anganuzzi, 1981; Carreto *et al.*, 1981b; Ciechowski y Sánchez, 1983).

En términos similares, se puede interpretar el descenso observado durante la época fría (los meses del lapso invierno-primavera), tanto en las pendientes de las regresiones obtenidas como en los porcentajes de varianza explicada para ambos factores de condición (Figs. 1 y 2). Este hecho se relaciona con las migraciones en plano horizontal de los cardúmenes hacia las aguas costeras a los efectos de la reproducción, cuando se requiere un gasto energético mayor por parte de los adultos; en consecuencia, con la llegada de la primavera, las pendientes de las regresiones correspondientes se hacen negativas para ambos factores de condición (Tablas 3 y 4; Figs. 1 y 2). Se evidencia así que las pérdidas registradas desde el fin del período de alimentación intensa hasta la época de desove, son proporcionalmente mayores en el caso de los adultos del efectivo bonaerense.

En síntesis, el análisis calórico lleva a inferir que existe una dinámica particular de la cantidad de energía acumulada por unidad de volumen en los individuos de anchoíta a lo largo de las estaciones del año; esta misma determina que la magnitud de las fluctuaciones en las reservas energéticas de los adultos sea función de la variable largo total. Asimismo, se puede destacar que el análisis del factor de condición calórico pone de manifiesto con mayor precisión en función del tiempo, las características de la dinámica energética de los individuos durante su ciclo vital.

3.6 Comparación interespecífica (género *Engraulis*)

Las especies del género *Engraulis* se caracterizan por presentar un corto período de vida (3-5 años; $L_{\infty} = 16 - 20$ cm), altas tasas de crecimiento

diferencial en los primeros dos o tres años del ciclo vital ($\cong 80\%$ con respecto al L_{∞}), exponente de la relación largo-peso en término medio superior a 3 (variación entre 2,90 - 3,45), aparición de la primera maduración sexual a edad temprana (clase I), altas tasas de mortalidad natural ($M =$ de 0,80 a 1,80), y la dominancia de clases inferiores de edad (0 - II) en la biomasa explotada de los efectivos*.

No obstante esta generalización, existe entre las especies algunas diferencias de tipo regional, poblacional y estacional que derivan de las características ecológicas del habitat, de la modalidad de las migraciones, del ciclo reproductivo y bioenergético anual, del régimen alimentario y comportamiento fisiológico de los individuos, como también del estado de explotación de los efectivos. De acuerdo con estos criterios, se pueden distinguir ciertas características relacionadas principalmente con los parámetros vitales y las tasas de crecimiento absoluto y diferencial anual para algunas especies del género *Engraulis*, dentro de límites de variación reducida, tal como se puntualizan:

- Longevidad y talla máxima alcanzada (L_t) por los individuos;
- Dominancia porcentual de las clases anuales (en peso) en las capturas o biomasa total de los efectivos;
- Parámetros vitales (L_{∞} , K , t_0 y M);
- Tasas instantáneas de crecimiento en largo (GL) y peso (GP) por unidad de tiempo (día, mes, año).

Mayor significado interespecífico diferencial podrían tener las tasas instantáneas de crecimiento determinadas por clases anuales hasta el largo asintótico. Lamentablemente, se dispone sobre este tema de una información restringida con respecto a las especies de la Familia *Engraulidae*.

* Sobre las características más arriba detalladas, consultar en la lista bibliográfica:

- Para varias especies de la Familia *Engraulidae*: Bayliff, 1967; Beverton, 1963; Pauly, 1980.
- Para las especies que figuran en Tabla 5: *E. encrasicolus* (Cort *et al.*, 1977 y 1979; Stoyanov, 1967); *E. mordax* (Collins, 1969; Gallardo-Cabello, 1985; Mac Call *et al.*, 1983; Parrish *et al.*, 1985); *E. ringens* (Inst. Mar Perú, 1970; Pauly y Tsukayama, 1983; Tsukayama, 1983; Valdivia, 1978); *E. capensis* (Butterworth, 1983; Crawford, 1981; Le Clus, 1979); *E. japonica* (Hayasi y Kondo, 1957; Kondo, 1974); *E. australis* (Blackburn, 1950 y 1957).

Como un ejemplo ilustrativo en este sentido y en la medida de la disponibilidad de los datos básicos para los cálculos correspondientes, se intentó realizar una comparación entre la anchoíta del Mar Argentino y las especies *Engraulis encrasicolus* (Mar Negro y costa atlántica noroeste de España), *E. mordax* (costa de California de los Estados Unidos de América), *E. ringens* (costa de Perú) y *E. capensis* (costa suroeste de África del Sur), para ambas tasas (GL y GP); y *E. japonica* (costas sur y este de Japón) y *E. australis* (costa sureste y suroeste de Australia), solamente para la primera tasa. Se recurrió en ambos casos a la misma metodología utilizada para la especie *Engraulis anchoita* (ver en 2.3 y 3.3); los resultados obtenidos, con la indicación de las fuentes de la información básica, figuran en la Tabla 5.

El cotejo de los datos reunidos en la tabla mencionada evidencia que no existe la misma modalidad de desarrollo de las tasas GL y GP a través de las clases de edad de las especies comparadas. Vale decir que en algunas especies, sobre todo en las de ciclo vital más corto y con la dominancia de clases de edad temprana en las capturas, ambas tasas son bien altas en los primeros dos años de vida, mientras que en otras especies las tasas mantienen una relación más uniforme y sostenida hasta clases de edad mayor.

Desde estos puntos de vista, la anchoíta del Mar Argentino se sitúa en el segundo grupo, junto con las especies *E. encrasicolus* y *E. mordax*; en cambio, las especies *E. capensis*, *E. ringens*, *E. japonica* y *E. australis* integrarían el primer grupo.

El cotejo realizado coincide parcialmente con las conclusiones de Hayasi y Kondo (1957, pp. 60-61), al referirse sobre el mismo tema con respecto a la comparación de las curvas de crecimiento en largo por clases de edad de la anchoíta de Japón con las especies *E. encrasicolus*, *E. mordax* y *E. australis*. Según la gráfica dada por los autores citados (Fig. 24, p. 60), aparece en primer lugar la especie *E. encrasicolus*, con un crecimiento sostenido hasta la clase de edad III; la especie *E. japonica* presenta la misma característica entre las clases I y II, siendo más comparable con *E. mordax* y en la especie australiana, se produce una caída acentuada en el crecimiento en largo, a partir del primer año cumplido. En síntesis, se puede inferir que la anchoíta del Mar Argentino tiene características similares con la especie *E. encrasicolus*, no obstante en todo esto, debe destacarse que sus efectivos se hallan toda-

vía en estado de explotación incipiente, lo que hace que la clase IV de edad tenga una buena incidencia porcentual en la biomasa capturable (Hansen *et al.*, 1985).

4. REQUERIMIENTO TRÓFICO

4.1 Análisis bioenergético del crecimiento en peso

Con el fin de analizar de manera integral los efectos de la variación estacional de los parámetros de crecimiento sobre el requerimiento trófico calórico de la anchoíta, se incluyeron las distintas ecuaciones determinadas en un "modelo de crecimiento individual". Este modelo permite evidenciar las tendencias generales de los procesos de ganancia y pérdida de peso y calorías por clases de edad a lo largo de las estaciones del año. El diagrama de flujo concebido resume los pasos principales del programa utilizado (Fig. 3). En primer lugar, se calculó para cada clase de edad el largo teórico (Lt) correspondiente a cada estación del año según los parámetros de la ecuación de von Bertalanffy dados por Brandhorst *et al.* (1974). Luego, se estimó el peso teórico (Pt) de los individuos por cada estación considerada, utilizando los datos de la relación largo-peso publicados por Roa y Pérez Habiaga (1972), para obtener los pesos correspondientes a los valores porcentuales del contenido en lípidos y sólidos referidos a varios informes técnicos de las campañas del B/I "Cruz del Sur" (ver en 2.1.a). Finalmente, se calcularon los contenidos calóricos de los lípidos, sólidos y total por individuo y estación del año y las tasas diarias de incremento en peso y calorías para los períodos considerados mediante un proceso iterativo. Las variables utilizadas, así como los valores y los resultados de los cálculos efectuados se hallan consignados en las Tablas 6, 7 y 8, en algunos casos complementadas con representación gráfica (Figs. 4 y 5). Debe destacarse aquí que todos los cálculos mencionados se relacionan, en sentido ecofisiológico, con el metabolismo total de los individuos en razón de que se consideran a éstos en condiciones de vida desarrolladas en su ambiente natural.

A continuación se puntualizan los resultados más importantes logrados del análisis efectuado.

a) Las tasas diarias de incremento en peso del cuerpo y en calorías muestran valores altos

TABLE 5. Comparación de las tasas instantáneas de crecimiento por clases de edad en longitud (Gl) y peso (Gp) de *Engraulis anchoita* con las tasas de otras especies del género *Engraulis*, calculadas según datos básicos publicados por algunos investigadores mencionados en cada caso específico.

Clases de Edad	<i>E. anchoita</i> (1) Gl - Gp	<i>E. encrasicolus</i> (2) Gl - Gp	<i>E. encrasicolus</i> (3) Gl - Gp	<i>E. mordax</i> (4) Gl - Gp	<i>E. ringens</i> (5) Gl - Gp	<i>E. capensis</i> (6) Gl - Gp	<i>E. japonica</i> (7) Gl	<i>E. australis</i> (8) Gl
I	0,21 - 0,67			0,05 - 0,15	0,15 - 0,72			
II	0,07 - 0,22	0,08 - 0,22	0,16 - 0,55	0,03 - 0,08	0,11 - 0,38	0,15 - 0,47	0,12	0,09
III	0,04 - 0,12	0,04 - 0,13	0,07 - 0,24	0,02 - 0,06	0,03 - 0,09	0,06 - 0,18	0,05	0,05
IV	0,02 - 0,05	0,02 - 0,06	0,07 - 0,24	0,02 - 0,07		0,05 - 0,17	0,02	
V	0,01 - 0,02	0,03 - 0,08		0,01 - 0,03				

- (1) Presente trabajo (ver 3.3 y Tabla 1).
 (2) Stoyanov, 1967 (Mar Negro).
 (3) Cort *et al.*, 1977 y 1979 (Mar Cantábrico).
 (4) Collins, 1969; Spratt, 1975 (costa de California).
 (5) Inst. Mar Perú, 1970; Pauly y Tsukayama, 1983; Valdivia, 1978 (costa del Perú).
 (6) Crawford, 1981 y Le Clus, 1979 (costa oeste de Africa del Sur).
 (7) Hayasi y Kondo, 1957; Kondo, 1974 (costas del Japón).
 (8) Blackburn, 1959 y 1967 (costa sur de Australia).

en el primer año de vida y disminuyen paulatinamente hacia el segundo año por debajo de 1 % diario (Fig. 6). Durante el segundo año aparecen marcadas fluctuaciones estacionales en ambas tasas de crecimiento; es así como en los meses de la época estival se produce un aumento en las tasas de incremento en peso y en calorías, mientras que en los meses del lapso otoño-invierno, las mismas tasas registran una caída en sus valores (Fig. 6). Desde el segundo año en adelante, las tasas se convierten en negativas durante ciertos meses del ciclo anual, lo que implica una pérdida en peso o en contenido calórico. Todo este proceso coincide con el tipo de crecimiento de la anchoíta anteriormente definido en Subcap. 3.1.

b) Las fluctuaciones cíclicas registradas se pueden interpretar como una consecuencia del ingreso de las nuevas cohortes al efectivo de los adultos que realizan migraciones en el plano horizontal. Se comprueba además, una variación regional por habitat trófico que debe relacionarse con la disponibilidad de alimento y su valor energético. Estas primeras fluctuaciones en el ciclo específico derivan probablemente de algunos de estos factores o de una combinación de los mismos.

c) A partir del segundo año, las variaciones estacionales se hacen más evidentes, destacándose que los períodos con las tasas negativas, es decir donde existe una pérdida real de peso y/o de calorías, no coinciden de la manera como se comprobó en los dos primeros años del ciclo vital (Tablas 7 y 8; Figs. 4 y 5). Una vez cumplida la edad II, se produce en el período invernal una pérdida en el valor absoluto del contenido calórico con la diferencia de que las pérdidas en peso aparecen durante los meses de primavera y verano; para este último período, corresponde el valor máximo de la tasa de incremento en el contenido calórico. Esta diferenciación coincide con la dinámica energética resultante del análisis del factor de condición calórico a través de las estaciones del año tal como se destaca en el Subcap. 3.5. La misma modalidad de fluctuación entre los períodos de pérdidas y ganancias en el contenido calórico fue comprobada en las especies *Engraulis encrasicolus* del Mar de Azov y Mar Negro por Shulman y Kokoz (1967) y *E. mordax* de la costa de California por Hunter y Leong (1981).

Por último, es dable mencionar que las fluctuaciones temporarias observadas en la anchoíta

del Mar Argentino podrían relacionarse para los meses de la época cálida del año, con las migraciones diurnas en el plano vertical que realizan los cardúmenes de los adultos entre dos capas de agua de temperatura diferente; el proceso termocíclico parece tener una influencia positiva en la formación de los depósitos lipídicos somáticos, hecho comprobado por vía experimental en otras especies de peces (Spigarelli *et al.*, 1982).

4.2 Efectos del ciclo sexual en la bioenergética de los adultos

a) Algunos comentarios bibliográficos al tema tratado. El desfase en la disminución de las tasas diarias de las características del ciclo esta-

TABLA 6. Variables utilizadas con sus valores correspondientes por estaciones del año en el modelo de requerimiento trófico.

Variables	Valores
L_{∞}	17,3 cm
k	-0,713
t_0	0,13
Eficiencia de conversión	11,486
Equiv. cal. lípidos	9,5
Equiv. cal. sólidos	5,4
Rel. L/P c ¹⁾ (primavera)	0,0036
„ (verano)	0,00345
„ (otoño)	0,00191
„ (invierno)	0,00289
Rel. L/P n ¹⁾ (primavera)	3,227
„ (verano)	3,249
„ (otoño)	3,491
„ (invierno)	3,293
% Lípidos a ²⁾ (primavera)	0,07647
„ (verano)	0,0489
„ (otoño)	0,006229
„ (invierno)	0,07908
% Lípidos b ²⁾ (primavera)	1,460
„ (verano)	2,054
„ (otoño)	2,718
„ (invierno)	1,449
% Sólidos (primavera)	21,24
„ (verano)	19,33
„ (otoño)	20,98
„ (invierno)	19,95

1) $P = c \cdot Lt^n$

2) % Líp. = a . Lt^b

TABLA 7. Resultados sobre el crecimiento en peso por clases de edad y estaciones del año con indicación de tasas diarias (Gd).

Edad	Peso	Dif	Gd
0,00	0,00	0,00	0,000
0,25	0,01	0,01	0,000
0,50	0,29	0,28	4,147
0,75	1,22	0,93	1,607
<u>1,00</u>	<u>2,95</u>	<u>1,73</u>	<u>0,985</u>
1,25	4,11	1,15	0,367
1,50	8,14	4,03	0,763
1,75	10,72	2,58	0,307
<u>2,00</u>	<u>13,37</u>	<u>2,65</u>	<u>0,246</u>
2,25	13,03	-0,34	-0,029
2,50	20,10	7,06	0,482
2,75	21,65	1,55	0,083
<u>3,00</u>	<u>23,03</u>	<u>1,38</u>	<u>0,068</u>
3,25	20,37	-2,66	-0,136
3,50	29,03	8,66	0,394
3,75	29,14	0,11	0,004
<u>4,00</u>	<u>29,17</u>	<u>0,03</u>	<u>0,001</u>
4,25	24,84	-4,33	-0,178
4,50	34,29	9,45	0,359
4,75	33,40	-0,89	-0,029
<u>5,00</u>	<u>32,56</u>	<u>-0,84</u>	<u>-0,028</u>
5,25	27,27	-5,29	-0,197
5,50	37,10	9,83	0,343
5,75	35,64	-1,46	-0,045
<u>6,00</u>	<u>34,31</u>	<u>-1,32</u>	<u>-0,042</u>
6,25	28,51	-5,80	-0,205
6,50	38,53	10,02	0,335
6,75	36,77	-1,76	-0,052
<u>7,00</u>	<u>35,20</u>	<u>-1,58</u>	<u>-0,049</u>

TABLA 8. Resultados sobre el crecimiento en contenido calórico por clases de edad y estaciones del año con indicación de tasas diarias (Gd).

Edad	Kcal	Dif	Gd
0,00	0,00	0,00	0,000
0,25	0,01	0,01	0,000
0,50	0,28	0,27	3,640
0,75	1,38	1,09	1,774
<u>1,00</u>	<u>3,83</u>	<u>2,45</u>	<u>1,144</u>
1,25	7,91	4,08	0,809
1,50	11,66	3,74	0,432
1,75	13,37	1,71	0,153
<u>2,00</u>	<u>19,17</u>	<u>5,80</u>	<u>0,401</u>
2,25	32,59	13,42	0,591
2,50	37,77	5,18	0,164
2,75	28,67	-9,10	-0,306
<u>3,00</u>	<u>34,81</u>	<u>6,14</u>	<u>0,216</u>
3,25	58,26	23,45	0,574
3,50	63,14	4,88	0,089
3,75	39,78	-23,36	-0,512
<u>4,00</u>	<u>45,28</u>	<u>5,50</u>	<u>0,144</u>
4,25	75,91	30,63	0,576
4,50	80,26	4,35	0,062
4,75	46,29	-33,96	-0,610
<u>5,00</u>	<u>51,21</u>	<u>4,91</u>	<u>0,112</u>
5,25	86,05	34,84	0,578
5,50	90,03	3,98	0,050
5,75	49,77	-40,27	-0,657
<u>6,00</u>	<u>54,32</u>	<u>4,55</u>	<u>0,097</u>
6,25	91,41	37,10	0,580
6,50	95,20	3,78	0,045
6,75	51,54	-43,66	-0,679
<u>7,00</u>	<u>55,89</u>	<u>4,35</u>	<u>0,090</u>
7,25	94,14	38,25	0,581

cional de los lípidos permiten hacer ciertas deducciones acerca del modelo de utilización de la energía en el proceso de reproducción de la anchoíta.

Si bien se han observado habitualmente variaciones cíclicas de las reservas lipídicas en las especies de peces (Shulman, 1974), se han formulado distintas hipótesis sobre el mecanismo de aprovechamiento de la energía almacenada y su relación con el desarrollo gonadal. A este respecto, Love (1970) sugirió que el desarrollo de las gametas (crecimiento gonadal) se lleva a cabo a expensas de las proteínas del cuerpo (tejidos somáticos); igualmente Mac Kinnon (1972), al analizar el almacenamiento estacional de energía en una especie de lenguados (*Hippoglossoides platessoides*), propuso un mecanismo similar basándose en el hecho de que el 50 % del incremento de la energía en el ovario disminuye durante los meses invernales cuando se reduce considerablemente la alimentación de los individuos. Por el contrario, Sandercock (1969) en un estudio de índole similar realizado con especies de la Familia Salmonidae, rechazó la hipótesis de la transferencia de energía del cuerpo a las gonadas y sostuvo que el decremento observado se debía principalmente a los gastos metabólicos de la actividad y las migraciones de los individuos. También Lasker y Smith (1977) y Hunter y Leong (1981) interpretaron las variaciones de las reservas de lípidos en relación con el ciclo sexual en la anchoíta de California (*Engraulis mordax*).

Los primeros autores mencionados destacaron que dichas reservas serían utilizadas para promover la reproducción durante el año siguiente, suministrando la energía necesaria para el metabolismo total y facilitando que la energía proveniente del alimento sea derivada, en su mayor parte, para el desarrollo gonadal; resultaría así un mecanismo de regulación generado por la producción del plancton que tendría un efecto retardado en un año sobre la fecundidad del efectivo desovante*.

Los resultados de varios trabajos publicados en el último decenio, algunos apoyados en ensayos experimentales, confirman la hipótesis de Sandercock (ver en la Bibliografía: Diana y Mac Kay, 1979; Tyler y Dunn, 1976; Wootton *et al.*,

1980); ya con anterioridad, Winberg (1960) señaló que la eficiencia de asimilación del nitrógeno es mayor en los individuos sexualmente maduros próximos al desove.

Finalmente, se menciona el estudio de síntesis sobre el mismo tema realizado por Wootton (1979) que presenta una amplia información referente a 50 especies de peces, de la cual se evidencia el papel directo que desempeña la disponibilidad de alimento entre la acumulación de materias de reserva y el ciclo sexual, particularmente en la fecundidad y el desarrollo bioenergético de los ovarios.

b) Relación entre el ciclo de los lípidos y el desarrollo gonadal en la anchoíta. En lo que se refiere al ciclo de los lípidos de la anchoíta del sector bonaerense, se observa una disminución paulatina en las reservas, desde el verano hasta la primavera en los individuos adultos, mientras que los valores mínimos se comprueban en los individuos juveniles y preadultos durante el invierno (Aizpún de Moreno *et al.*, 1979; Brandhorst y Tognetti, 1972; Chiodi, 1970). El hecho de que existan fluctuaciones cíclicas en las reservas de los individuos que aún no han alcanzado la primera madurez sexual, permitiría suponer una cierta independencia entre la dinámica de los depósitos lipídicos somáticos y el desarrollo gonadal. Es interesante destacar que en los adultos los contenidos de lípidos no corresponden exactamente con el mínimo del contenido calórico total; este último se registra en el invierno aumentando ligeramente hacia la primavera, lo que se relacionaría con la acumulación de energía en las gonadas, durante el período previo a los desoves, por vía trófica (Fig. 7).

Estas características llevan a inferir que existiría una movilización de energía a partir de las reservas lipídicas somáticas orientadas principalmente a asegurar el metabolismo total de los individuos, mientras que la energía incorporada a través del alimento en el período anterior al desove cubriría los requerimientos del desarrollo gonadal.

El alto contenido protéico (29 % peso húmedo) determinado en las ovas de hembras en estado de pre-desove, constituye un elemento para descartar la hipótesis de una transferencia directa de la energía lipídica a las gónadas; se evidencia en este sentido la importancia que tiene el alimento en el desarrollo de las gónadas, tal como destacaron entre otros, Hunter y Leong (1981) y Wootton (1979). En las hembras adul-

* Ver también en lo que se refiere a la relación entre los ciclos lipídico, sexual y del consumo de alimento: Healey, 1972; Pierce *et al.*, 1980; Staples, 1975; Zinevici, 1969.

tas la fase proliferativa ovocitaria comienza alrededor del mes de agosto, mientras que el proceso de maduración de las ovas ocurre en los meses de septiembre-octubre (Christiansen y Cousseau, 1985). Durante este período, los cardúmenes de adultos atraviesan en su ruta de migración hacia las aguas costeras (habitat de reproducción) regiones de florecimiento fitoplanctónico con las primeras etapas de desarrollo de biomasa zooplanctónica, presentando éstas un alimento mixto relativamente abundante (Angellescú y Anganuzzi, 1981; Carreto *et al.*, 1981a y 1981b). Entonces el plancton podría participar de dos maneras en la regulación de las nuevas cohortes de la especie; tanto suministrando el material necesario para el desarrollo de las gónadas en los adultos, como alimento para las larvas que nacerán en este período (ver también Smith y Eppley, 1982).

c) Estimación de las ganancias y pérdidas bioenergéticas durante el ciclo sexual. Con el fin de apreciar la magnitud del efecto del ciclo sexual en la bioenergética de los adultos de anchoíta, se estimaron las pérdidas que surgen del proceso de maduración de las gónadas y del posterior desove. En primer término, se calculó la fecundidad por camada desovante siguiendo la metodología de Hunter y Macewicz (1980), a partir de datos sobre el número de ovocitos hidratados por clases de largo total (115-185 mm), que fueron proporcionados por el Dr. H. Christiansen del Laboratorio de Histología del INIDEP. Mediante la aplicación de una regresión de tipo potencial según el modelo de Ricker (1973), se obtuvo la siguiente ecuación:

$$N. ov. = 6,19 \times 10^{-6} Lt (mm)^{4,843} (r = 0,73)$$

Los resultados referentes a un individuo patrón (150 mm Lt) se presentan en la Tabla 9 de manera comparativa con las estimaciones efectuadas por Ciechowski y Weiss (1973), sobre la base de ecuaciones que relacionan el largo total

con el número de ovocitos en el primer modo. Además, para tener una mejor idea acerca de estas variaciones en el marco interespecífico, se incluyó en la misma Tabla el valor determinado por Hunter y Macewicz (1980), igualmente para un individuo de 150 mm Lt de la especie *Engraulis mordax* de la costa de California. Tal como se puede comprobar del análisis comparativo realizado, los valores obtenidos sobre la base de los datos de Christiansen son algo mayores con res-

TABLA 10. Resultados de los cálculos bioenergéticos en el individuo patrón con los equivalentes calóricos en el proceso de desove (Lt = 150 mm y Pt = 23,36 g).

Peso húmedo 1 huevo	=	0,272 mg
Peso seco 1 huevo	=	0,025 mg
Kcal/g peso húmedo huevos	=	1.836,5 cal.
Kcal/g peso seco huevos	=	5.565,2 cal.
Kcal/camada	=	2.502,4 cal.
Nº huevos/camada	=	17.986
Peso seco/camada	=	449,6 mg
Contenido en lípidos	=	18 % (Peso húmedo)
Peso en lípidos	=	3,845 g
Contenido calórico	=	36.525,6 cal.
Equivalente en camadas	=	14,6 camadas

pecto a los de Ciechowski y Weiss (*op. cit.*), debido presumiblemente a la distinta metodología empleada. Resulta del mismo cotejo que la anchoíta del Mar Argentino presenta una fecundidad mayor que la especie de California; no obstante, en esta última se estimaron hasta 20 desoves durante el ciclo anual (Hunter y Leong, 1981). En segundo término, se realizaron a partir de estos datos básicos, los cálculos bioenergéticos correspondientes cuyos resultados figuran en la Tabla 10. Como se puede ver, el valor energético de una camada aparece bastante alto

TABLA 9. Número de ovocitos por camada en un individuo patrón de las anchoítas del Mar Argentino y de la costa de California.

Lt (mm)	Peso (g)	Nº ovocitos/ camada	Especie	Origen
150	21,36	15.089	<i>E. anchoíta</i>	Ciechowski y Weiss (1973)
"	"	17.986	" "	Christiansen (com. pers.)
"	"	9.973	<i>E. mordax</i>	Hunter y Macewicz (1980)

en comparación con el de la especie *Engraulis mordax*; la diferencia observada deriva de la mayor fecundidad de la camada en la anchoíta del Mar Argentino. El efecto del proceso reproductivo se evidencia en el descenso de las tasas diarias de incremento individual en calorías durante los meses invernales, en el que las reservas lipídicas son utilizadas como provisión de energía para el mantenimiento de las actividades de los individuos. También se podría explicar sobre la base de este criterio, el descenso temporario en las tasas diarias de crecimiento en peso durante el período primaveral, caracterizado por una mayor frecuencia de desoves en el ciclo anual.

Por último, cabe destacar que las aseveraciones realizadas sobre este tema coinciden en general con las conclusiones de Lasker (1970) para la sardina de California (*Sardinops caerulea*), y de Tsukayama y S. de Benites (1980) para la anchoveta de Perú (*Engraulis ringens*); solamente un porcentaje reducido del requerimiento trófico total se deriva para el desarrollo gonadal, de 2 % para la primera especie y entre 1-4 % para la segunda. Los valores mencionados se hallan dentro de los límites energéticos dados por Mann (1978) y Mathisen *et al.* (1978) para especies de peces pelágicos en la utilización energética del alimento consumido durante el proceso de elaboración de los productos sexuales.

4.3 Requerimiento trófico teórico (calórico y ponderal) por clases de edad y estaciones del año y requerimiento específico total

A partir de los resultados del modelo de crecimiento desarrollado, es posible estimar el requerimiento trófico por clases de edad, teniendo en cuenta la eficiencia de conversión calórica del alimento. Dado que no fue posible realizar experimentos en acuario con individuos de anchoíta para determinar dicho parámetro, se asumió la eficiencia de conversión trófica de 11,56 % calculada por Takahashi y Hatanaka (1960) sobre la base de datos experimentales para la especie *Engraulis japonica* alimentada con *Euphausia pacifica*. Este valor es algo inferior al determinado por Hunter y Leong (1981) para la anchoíta de California (*Engraulis mordax*), que resultó ser de 12,80 %; los autores citados utilizaron en sus experimentos alimento artificial que tiene en este caso mayor valor calórico por unidad de peso que el del ambiente natural (crustáceos del zooplancton). En la Tabla 11 se consignan los resultados obtenidos de los cálculos de estimaciones

calóricas efectuadas por cada estación del año hasta la clase de edad VI inclusive. El requerimiento trófico-calórico correspondiente a los meses de otoño e invierno debió considerarse nulo, en razón de que se registró un decremento neto en los valores del contenido de calorías, vale decir que en estos meses no hay en los adultos un balance energético con ganancias, sino un gasto solamente para el mantenimiento individual; significaría entonces un estancamiento temporario en las tasas instantáneas de crecimiento del cuerpo (G). En la anchoíta del Mar Negro se comprobó un comportamiento similar (Shulman y Kozok, 1967).

La dinámica del requerimiento trófico-calórico por clases de edad se muestra en la Figura 8; como se comprueba del gráfico obtenido, el requerimiento calórico anual se puede interpretar como una función exponencial de la edad, que se hace asintótica a las 400 Kcal/año, una vez sobrepasada la edad VI. Este cambio de situación corresponde con la curva del índice metabólico

$\left(\frac{M}{P}\right)$ dada por Fuster de Plaza (1965, Fig. 2), que a partir de la edad mencionada (= 170 mm Lt) alcanza sus más bajos valores, lo que indicaría una aproximación al metabolismo de mantenimiento.

De los datos presentados en la Tabla 11, última columna, se deduce que el requerimiento trófico específico expresado en número total de calorías para un individuo de anchoíta con un ciclo vital superior a 6 años, equivale a 1.795,4 Kcal. También de los datos de la misma Tabla es posible determinar, de manera indirecta, la cantidad de alimento (peso húmedo) que debería ser consumida por cada clase de edad, y por ende calcular el requerimiento trófico-ponderal y el específico total para un individuo durante un ciclo vital de 6 años. Los resultados obtenidos se dan en la Tabla 11, tomando como alimento consumido (peso húmedo) solamente el grupo de Copépodos calánidos con un valor calórico promedio anual de 1,10 Kcal/g. Para el mismo individuo de 6 años cumplidos, resulta un consumo específico total de 1.661,28 g alimento en peso húmedo. El peso del alimento consumido por cada año resulta ser entre 8,5 - 10,5 veces mayor que el peso final del individuo al final de este período; los valores indicados se hallan algo por encima de los límites conocidos para algunas especies de engráulidos y clupéidos de hábitos migratorios (Krokhin, 1960).

TABLA 11. Estimación del requerimiento trófico calórico por clases de edad y estaciones del año y del requerimiento específico total (P = primavera; V = verano; O = otoño; I = invierno).

Edad	P-V (Kcal)	V-O (Kcal)	O-I (Kcal)	I-P (Kcal)	Total (Kcal)
0	—	2,36	9,52	21,37	33,25
I	35,52	52,60	14,93	50,49	133,54
II	116,84	45,10	—	53,46	215,41
III	204,16	42,45	—	47,89	294,50
IV	266,64	37,85	—	42,79	347,27
V	303,35	34,69	—	39,62	377,66
VI	322,99	32,92	—	37,90	393,81
Total	—	—	—	—	1.795,44

4.4 Requerimiento trófico estimado sobre la base de determinaciones gravimétricas del contenido estomacal

A los efectos de lograr una comparación entre el requerimiento trófico teórico y el "observado" de las estimaciones gravimétricas de contenidos estomacales de anchoíta, se recurrió a cálculos calóricos de alimento consumido en las muestras procedentes de la campaña del BIP "Dr. E. L. Holmberg" realizada en el mes de octubre de 1982 en el área a escala media (Cousseau *et al.*, 1983), en la proximidad del talud continental con las siguientes posiciones: 34° 52' - 35° 37' Lat.S y 52° 30' - 53° 22' Long. W (= 3.352 km²). Es necesario destacar que la fecha de la campaña corresponde con el inicio del florecimiento fitoplanctónico y la primera etapa del período de alimentación intensiva de la anchoíta, en una región con abundante producción de zooplancton constituido principalmente por copépodos calánidos y estadios post larvales de eufáusidos (Carreto *et al.*, 1981; Ciechowski y Sánchez, 1983; Ramírez, 1977); se trata en general de alimento microscópico que los individuos ingieren mediante filtración, y que a su vez favorece a los de tamaño inferior (clases 105 - 135 mm Lt) por ser más eficientes para tal proceso (Angelescu, 1981). Por otra parte, las clases inferiores fueron las más abundantes en el área explorada por el mencionado buque (Cousseau *et al.*, 1983).

Los cálculos se efectuaron a partir de valores ponderados por la abundancia de individuos, se-

gún clases de largo total, dentro del rango de 105 - 165 mm Lt, por ofrecer una imagen más exacta con respecto al consumo de alimento de una población en su ambiente natural. Sobre la base de la relación largo-peso de los individuos de las muestras de la mencionada área se obtuvo el peso promedio por cada clase de Lt, y luego, se relacionó en forma directa con el cociente de ingestión expresado en mg de alimento por g de peso total del cuerpo. De esta manera se estimó el peso del contenido estomacal promedio (CE) para cada clase de Lt; los valores se utilizaron para determinar el consumo diario de alimento según la relación:

$$CE \times D \times t,$$

dada por Elliott y Persson (1978),

donde: D es la tasa de digestión = 0,701 (valor promedio dado por Hunter y Kimbrell, 1980, para la especie *Engraulis mordax*), y t es el tiempo de búsqueda e ingestión de alimento filtrado por un día, asumido para la anchoíta del Mar Argentino en 3 horas*.

Los resultados que se obtuvieron de los cálculos desarrollados figuran en la Tabla 13, los cuales se utilizaron para la comparación del requerimiento observado con el teórico (Tabla 12).

* Este valor corresponde con el estimado teóricamente para un ejemplar de anchoíta argentina, en un habitat trófico con una densidad aproximada de zooplancton de 400 mg/m³ constituido principalmente por especies de copépodos (Angelescu, 1982; Tabla 10).

Si se toma, por ejemplo, el caso de un individuo de 125 mm Lt integrante del grupo mejor alimentado en el área explorada, con un consumo diario de 4.5 % (= ración diaria) del peso total del cuerpo correspondiente al momento de ingestión de alimento, resulta una equivalencia calórica de 0.626 Kcal por día. La ración diaria de 4.5 % coincide con los datos de Tsukayama y S. de Benites (1980) para la especie *Engraulis ringens* quienes determinaron una ración diaria equivalente a 4 % del peso total; ambos valores se acercan a los asignados por Balbontin *et al.* (1979) y Cushing (1978), de alrededor de 5 %, para la segunda especie. También las estimaciones de Villavicencio (1981) con respecto al requerimiento energético de esta misma especie, indican en el caso de individuos de las clases entre 100 - 135 mm Lt, un requerimiento de 65.6 cal/g/día, valor comparable con una reducida diferencia con el 49,5 cal/g/día para la anchoíta del Mar Argentino, calculado a partir de datos observados. Extrapolando la ración diaria de *Engraulis anchoíta* a un número de 90 días que totaliza el período de alimentación primaveral-estival, se puede hacer una comparación con los datos de la Tabla 11 (requerimiento teórico) para la clase de edad I que presenta un peso similar al de la clase 125 mm Lt (ver Tabla 2); resulta así que el requerimiento observado es igual a 56.37 Kcal contra el teórico de 35,52 Kcal. La diferencia registrada entre ambos re-

querimientos de aproximadamente un 37 %, se atribuye a la suposición de que la tasa de ingestión de alimento sobre valores observados se mantiene constante en el período considerado. Además, debe tenerse en cuenta que en el área explorada por el BIP "Dr. E. L. Holmberg" (noviembre 1982) se producen variaciones amplias en la densidad del zooplancton trófico, como también en el tamaño de las especies integrantes, en este caso alimento micro y macroscópico, en lapsos menores de 90 días. Por otra parte, los cardúmenes de anchoíta (efectivo norteño) comienzan un desplazamiento paulatino hacia el sur, a regiones con mayor disponibilidad trófica donde los cocientes de ingestión de alimento alcanzan los índices de saciedad establecidos sobre la base de determinaciones gravimétricas del contenido estomacal, entre 6 y 10 % del peso total del cuerpo, principalmente en el habitat trófico de la plataforma externa y talud continental comprendido entre las latitudes de 40° - 43° S (Angelescu y Anganuzzi, 1981). En estas condiciones, el requerimiento trófico observado supera hasta un 100 % el requerimiento teórico, vale decir, que la anchoíta se alimenta en exceso en ciertos momentos y regiones del Mar Argentino.

Del cotejo realizado sobre este tema se pone de manifiesto una correspondencia aceptable con los valores estimados del requerimiento teórico, si se consideran las características ambientales del habitat trófico estival y la modalidad de ali-

TABLA 12. Estimaciones del requerimiento trófico ponderal para el consumo de Copépodos calánidos (1 g = 1,10 Kcal peso húmedo) por clases anuales y del consumo total específico de alimento.

Edad	Rea. trof. (Kcal)	Alimento peso húmedo (g)	Pt final consumidor (g)	Pt interanual (g)	Rel. % Pt/P alimento
0	33,25	30,21	2,95	2,95	9,77
I	133,54	121,31	13,26	10,31	8,50
II	215,41	195,69	22,78	9,52	4,86
III	294,50	267,53	28,83	6,05	2,26
IV	347,27	315,48	32,16	3,33	1,06
V	377,66	343,09	33,88	1,72	0,50
VI	393,81	357,76	34,75	0,87	0,24
Total	1.795,44	1.661,28	34,75	34,75	2,09
(0 - VI)					

TABLA 13. Estimación del requerimiento trófico observado para el consumo diario de alimento mixto (Copépodos calánidos y estadios larvales de Eufáusidos) (1 g = 1,10 Kcal peso húmedo) por clases de largo total.

Clases Lt (mm)	Peso (g)	Coc. ing. (mg/g)	Cont. est. prog. (mg)	Cons. alim./diario (mg)	Cons. alim./diario (Kcal)
105	7,40	16,80	124,32	261,45	287,59
115	9,79	18,79	183,96	386,87	425,55
125	12,65	21,40	270,74	569,37	626,30
135	16,03	17,08	273,77	575,74	633,31
145	19,97	9,72	194,10	408,19	449,01
155	24,51	7,64	187,30	393,89	433,28
165	29,71	9,20	273,30	574,75	632,22

mentación de los adultos de anchoíta mediante procesos alternantes de filtración y atrapamiento de alimento, o sea consumo de alimento mixto, lo que disminuye el tiempo de búsqueda para completar la ración diaria necesaria.

CONSIDERACIONES FINALES Y CONCLUSIONES

Es necesario señalar que el presente trabajo se ha desarrollado con el propósito de ordenar la información lograda sobre el tópico y generar nuevas hipótesis con respecto a la estrategia trófica de la anchoíta. Los resultados obtenidos del estudio de los datos cuantitativos sobre el requerimiento trófico individual (teórico y observado) analizado por clases de largo total y edad y estaciones del año en relación con el crecimiento, ciclo sexual y las migraciones estacionales, permiten establecer un patrón trófico de tipo comparativo, según las variaciones del estado fisiológico de los individuos por distintas regiones de bioproducción del mar y estaciones del año. El conjunto de resultados constituye la base inicial para desarrollar la Parte IV de la Serie "Ecología trófica de la anchoíta del Mar Argentino", con respecto al consumo de alimento diario, mensual, estacional y anual por biomasa de cardúmenes y clases anuales, con retrocálculos hasta la clase de edad 0, siguiendo los mismos procedimientos de los estudios anteriores del análisis de datos por "áreas a escala media" de las campañas de

pesca exploratoria del INIDEP. De esta manera será posible utilizar a la vez varios patrones de la relación "Consumidor-Alimento", con la finalidad de esquematizar cuantitativamente la trofodinámica de los cardúmenes de anchoíta en sus áreas de distribución ecológica de los sectores bonaerense y patagónico norte.

Las conclusiones más relevantes que se destacan del presente trabajo se enumeran a continuación:

- 1º La anchoíta alcanza entre el segundo y tercer año de su ciclo vital un 86 % en el crecimiento de la longitud y un 62 % en el aumento del peso total del cuerpo.
- 2º La tasa de crecimiento en peso evidencia a través de las estaciones del año variaciones diferenciales periódicas de gran amplitud relacionadas con los ciclos sexuales y de migraciones tróficas.
- 3º El estudio del factor de condición calorico en los adultos por clases de largo total demuestra que la magnitud de las fluctuaciones estacionales es función del crecimiento en longitud del cuerpo.
- 4º Las fluctuaciones en el ciclo anual de los lípidos analizadas mediante un modelo de simulación, dejan suponer que las reservas energéticas incorporadas durante el período de nutrición intensa de los adultos (época estival-otoñal) son utilizadas para el mantenimiento de los individuos durante la época fría del año; en cambio, la energía incorporada por vía trófica en los me-

- ses de primavera se destina al desarrollo gonadal.
- 5º Los efectos del proceso de reproducción se ponen de manifiesto por el descenso temporario y alternante en las tasas diarias de crecimiento en peso durante el período primaveral después de la aparición de la primera madurez sexual hasta la clase de edad VII.
- 6º El requerimiento trófico calórico anual se interpreta como una función exponencial negativa con el aumento de la edad, que se convierte en asintótica a partir de la clase VI, con un valor promedio correspondiente a 400 Kcal.
- 7º El requerimiento trófico teórico, expresado en número total de calorías para un individuo con un ciclo vital de 6 años cumplidos, se estima en 1.795,4 Kcal al cual corresponde un consumo total de alimento (copépodos calánidos) de 1.661,3 g en peso húmedo.
- 8º El requerimiento trófico observado para el inicio del período de alimentación estival de la anchoíta, se halla dentro de los límites calculados para el teórico, por lo que se evidencia una aceptable correspondencia entre ambos requerimientos.
-
- ### BIBLIOGRAFIA
-
- ACUÑA, A. y CASTELLO, J. P. 1984. Estructura poblacional, reproducción y crecimiento de *Engraulis anchoíta* que habita la plataforma continental del sur de Brasil. Resum. VII Jornadas Argentinas Zool., Mar del Plata, p. 111.
- AIZPÚN DE MORENO, J. E.; MORENO, V. J. y MALASPINA, A. M. 1979. Variaciones en la composición química proximal de la anchoíta durante tres temporadas de pesca (1975-1977). Rev. Invest. Des. Pesq., INIDEP, Mar del Plata, 1 (1): 45-53.
- ANGELESCU, V. 1980. Cadenas alimentarias del mar - Producción pesquera y niveles tróficos. En: "Simposia", Biología, Ecología y Cultivo de Organismos Acuáticos (Ed. P. E. Penchazadech). Univ. Simón Bolívar, Caracas, pp. 241-316.
- ANGELESCU, V. 1982a. Ecología trófica de la anchoíta del Mar Argentino (Engraulidae, *Engraulis anchoíta*). Parte I. Morfología del sistema digestivo en relación con la alimentación. En: "Zoología Neotropical", Actas VIII Congr. Latinoamer. Zool., Mérida, Venezuela (Ed. P. J. Salinas). 2: 1317-1350.
- ANGELESCU, V. 1982b. Ecología trófica de la anchoíta del Mar Argentino (Engraulidae, *Engraulis anchoíta*). Parte II. Alimentación, comportamiento y relaciones tróficas en el ecosistema. Contrib. Inst. Nac. Invest. Des. Pesq., Mar del Plata, Nº 409, 83 pp.
- ANGELESCU, V. y ANGANUZZI, A. 1981. Resultados sobre la alimentación de la anchoíta (*Engraulis anchoíta*) en el área explorada por el B/I "Shinkai Marú" durante las campañas VI (21-9-78 / 12-10-78) y VIII (20-11-78/19-12-78) en el Mar Argentino. Contrib. Inst. Nac. Invest. Des. Pesq., Mar del Plata, Nº 383: 281-298.
- ANGELESCU, V. y COUSSEAU, M. B. 1967. Distribución espacial y cronológica de la anchoíta en el Mar Epicontinental Argentino. Doc. Téc. FAO/CARPAS, Río de Janeiro, Nº 9, 48 pp.
- BAGENAL, T. B. y TESCH, F. W. Age and growth. En: Methods for assessment of fish production in fresh waters (Ed. T. B. Bagenal) IBP Handbook Nº 3, Blackwell Sci., Pubs., Oxford, etc., Cap. 5: 101-136.
- BALBONTIN, F.; GARRETON, M. y MUREIRA, J. 1979. Estudio experimental sobre selección de alimento y comportamiento alimentario en anchoveta y sardina de Chile. (Pisces, Clupeiformes). Rev. Biol. Mar., Valparaíso, 16 (3): 211-220.
- BAYLIFF, W. H. 1967. Crecimiento, mortalidad y explotación de los Engraulidae con referencia especial a la anchoveta, *Cetengraulis mysticetus*, y el colorado, *Anchoa naso*, en el Océano Pacífico Oriental. Bol. Com. Interamer. Atún Tropical, La Jolla, Calif., 12 (5): 367-432.
- BEVERTON, R. J. H. 1963. Maturation, growth and mortality of Clupeid and Engraulid stocks in relation to fishing. Rapp. P. -v. Réun. Cons. Int. Explor. Mer., Copenhagen, 154: 44-67.
- BLACKBURN, M. 1950. A biological study of the anchovy *Engraulis australis* (White), in Australian waters. Australian J. Mar. Freshwater a. Fish., Melbourne, 1 (1): 3-76.
- BLACKBURN, M. 1967. Synopsis of biological information on the Australian anchovy *Engraulis australis* (White). Rep. Calif. Coop. Oceanic Invest., Long Beach, Calif., 11: 34-43.
- BLAXTER, J. H. S. y HUNTER, H. R. 1982. The biology of the clupeoid fishes. En: Advances in Marine Biology (Ed. M. Yonge). Academic Press, London, Vol. 20, 398 pp.
- BRAATEN, B. R. 1979. Bioenergetics - a review on methodology. Proc. World Symp. Finfish. Nut. a. Fish-feed Technol. (Ed. J. E. Halver y K. Tiews). Berlin, 2: 461-504.
- BRANDHORST, W. y CASTELLO, J. P. 1971. Evaluación de los recursos de anchoíta (*Engraulis anchoíta*) frente a la Argentina y Uruguay. II. Abundancia relativa entre las latitudes 39º y 45º S en relación a las condiciones ambientales en febrero-marzo de 1970. Inf. Téc. Proyecto Des. Pesq., Mar del Plata, Nº 32, 47 pp.
- BRANDHORST, W. y CASTELLO, J. P. 1972. Evaluación

- de los recursos de anchoíta (*Engraulis anchoíta*) frente a la Argentina y Uruguay. VII. Estimación del efectivo en 1970. Inf. Téc. Proyecto Des. Pesq., Mar del Plata, Nº 39, 19 pp.
- BRANDHORST, W. y TOGNETTI, O. H. 1972. Evaluación de los recursos de anchoíta (*Engraulis anchoíta*) frente a la Argentina y Uruguay. VI. Variaciones del contenido de grasas y sólidos. Inf. Téc. Proyecto Des. Pesq., Mar del Plata, Nº 37b, 21 pp.
- BRANDHORST, W.; CASTELLO, J. P.; PÉREZ HABIAGA, R. y ROA, B. H. 1971a. Evaluación de los recursos de anchoíta (*Engraulis anchoíta*) frente a la Argentina y Uruguay. III. Abundancia relativa entre las latitudes 34°40'S y 42°10'S en relación a las condiciones ambientales en mayo-junio de 1970. Inf. Téc. Proyecto Des. Pesq., Mar del Plata, Nº 34, 39 pp.
- BRANDHORST, W.; CASTELLO, J. P.; PÉREZ HABIAGA, R. y ROA, B. H. 1971b. Evaluación de los recursos de anchoíta (*Engraulis anchoíta*) frente a la Argentina y Uruguay. IV. Abundancia relativa entre las latitudes 34°30'S y 44°10'S en relación a las condiciones ambientales en agosto-setiembre de 1970. Inf. Téc. Proyecto Des. Pesq., Mar del Plata, Nº 36, 35 pp.
- BRANDHORST, W.; CASTELLO, J. P.; PÉREZ HABIAGA, R. y ROA, B. H. 1971c. Evaluación de los recursos de anchoíta (*Engraulis anchoíta*) frente a la Argentina y Uruguay. V. Abundancia relativa entre las latitudes 34°30'S y 42°S en relación a las condiciones ambientales en octubre-noviembre de 1970. Inf. Téc. Proyecto Des. Pesq., Mar del Plata, Nº 37a, 39 pp.
- BRANDHORST, W.; CASTELLO, J. P.; COUSSEAU, M. B. y CAPEZZANI, D. A. 1974. Evaluación de los recursos de anchoíta (*Engraulis anchoíta*) frente a la Argentina y Uruguay. VIII. Desove, crecimiento, mortalidad y estructura de la población. Physis, Sec. A., Buenos Aires, 33 (86): 37-58.
- BRODY, S. 1968. Bioenergetics and growth. Hafner Publish. Comp., New York, 1023 pp.
- BUTTERWORTH, D. S. 1983. Assessment and management of pelagic stocks in the southern Benguela region. FAO Fish. Rep., Rome, Nº 291 (Vol. 2): 329-405.
- CADDY, J. P. 1983. Species interactions and stocks assesment - Some ideas and approaches. FAO. Fish. Dep., Rome, Doc. mimeo., 34 pp.
- CARRETO, J. I. 1984. Algunas características del florecimiento primaveral del fitoplancton en el área común argentino-uruguay, octubre 1982. MS, Inst. Nac. Invest. Des. Pesq., Mar del Plata.
- CARRETO, J. I.; NEGRI, R. y BENAVIDES, H. 1981a. Fitoplancton, pigmentos y nutrientes. Resultados campañas III y IV del B/I "Shinkai Marú". Contrib. Inst. Nac. Invest. Des. Pesq., Mar del Plata, Nº 383: 181-203.
- CARRETO, J. I.; RAMÍREZ, F. y DATO, C. 1981b. Zooplancton y producción secundaria. Parte II. Distribución y variación estacional de biomasa zooplanc-
tónica. Contrib. Inst. Nac. Invest. Des. Pesq., Mar del Plata, Nº 383: 213-232.
- CASTELLO, J. P. 1975. Observaciones sobre la estructura de la población de anchoíta en el período 1968-1973 (*Engraulis anchoíta*). Physis, Sec. A., Buenos Aires, 34 (83): 21-29.
- CASTELLO, J. P. y COUSSEAU, M. B. 1969. Estudios de edad y crecimiento de la anchoíta (*Engraulis anchoíta*). Doc. Téc. FAO/CARPAS, Río de Janeiro, Nº 14, 16 pp.
- CHIODI, O. R. 1970. Composición química inmediata de la anchoíta (*Engraulis anchoíta*). Variaciones estacionales y en regiones del individuo. Doc. Inf. Proyecto Des. Pesq., Mar del Plata, Nº 54, 13 pp.
- CHRISTIANSEN, E. y COUSSEAU, M. B. 1985. Aportes a la determinación de la frecuencia reproductiva de la anchoíta (*Engraulis anchoíta*). Physis, Buenos Aires, 43 (104): 7-17.
- CIECHOMSKI, J. D. DE y SÁNCHEZ, R. P. 1983. Relationships between ichthyoplankton abundance and associated zooplankton biomass in the shelf waters off Argentina. Biol. Oceanogr., New York, 3 (1): 77-101.
- CIECHOMSKI, J. D. DE y WEISS, G. 1973. Desove y fecundidad de la anchoíta argentina (*Engraulis anchoíta* Hubbs y Marini). Physis, Buenos Aires, 32 (84): 137-153.
- CIECHOMSKI, J. D. DE; SÁNCHEZ, R. P. y LASTA, C. A. 1985. Evaluación de la biomasa de adultos desovantes, distribución vertical y variación cuantitativa de la intensidad de los desoves de la anchoíta (*Engraulis anchoíta*) durante la primavera de 1982. Rev. Invest. Des. Pesq. INIDEP. En este volumen.
- GALLARDO-CABELLO, M. 1985. Análisis del crecimiento de la anchoveta *Engraulis mordax* Girard en aguas de Baja California Norte (Pisces: Engraulidae). An. Inst. Cienc. Mar. Limnol. Univ. Nal. Autón. México, 12 (1): 235-252.
- COLLINS, R. A. 1969. Size and age composition of northern anchovies (*Engraulis mordax*) in the California anchovy reduction fishery for the 1965-66, 1966-67, and 1967-68 seasons. Fish. Bull., Dep. Fish a. Game Calif., Sacramento, Nº 147: 56-74.
- CORT, J. L.; CENDRERO, O. y CÁRDENAS, E. DE. 1977. Nouvelle information sur la pêche espagnole à l'anchois du Golfe de Gascogne. Cons. Int. Explor. Mer, Copenhague, Doc. mimeo. C.M. 1977/J: 6, 9 pp.
- CORT, J. L.; CENDRERO, O. y CÁRDENAS, E. DE. 1979. Nuevos datos sobre la anchoa del Cantábrico. Inf. Pesq. Inst. Español Oceanogr., Madrid, Nº 9, 10 pp.
- CRAWFORD, R. J. M. 1981. Distribution, availability and movements of anchovy *Engraulis capensis* off South Africa, 1964-1976. Fish. Bull. S. Afr., Cape Town, 14: 51-94.
- COUSSEAU, M. B. y HANSEN, J. E. 1980. Anchoíta. En: Informe sobre el muestreo bioestadístico de desembarque de pescado en el Puerto de Mar del Plata. Contrib. Inst. Nac. Invest. Des. Pesq., Mar del Plata, Nº 391: 44-67.
- COUSSEAU, M. B.; BERTONE, D.; BUONO, J. J.; GRU, D. L.; HANSEN, J. L. y FERROTTA, R. G. 1982. Estudios

- sobre distribución, abundancia y biología de especies de peces pelágicos de importancia comercial. Informe de investigación. MS, Inst. Nac. Invest. Des. Pesq., Mar del Plata.
- COUSSEAU, M. B.; BERTONE, D.; GRU, D. L.; HANSEN, J. E. y PERROTTA, R. G. 1983. Resultados de las investigaciones sobre peces pelágicos de importancia comercial. Informe de investigación. MS, Inst. Nac. Invest. Des. Pesq., Mar del Plata.
- CUSHING, D. 1978. Upper trophic levels in upwelling areas. *En: Upwelling ecosystems* (Eds. R. Boje a. M. Tomczak). Springer Verlag, Berlin, pp. 101-110.
- DAAN, N. 1973. A quantitative analysis of the food intake of North Sea cod, *Gadus morhua*. Netherlands J. Sea Res., Den Helder, 6 (4): 479-517.
- DAVIS, G. E. y WARREN, C. E. 1970. Estimation of food consumption rates. *En: Methods for assessment of fish production in fresh waters*. (Ed. W. E. Ricker). IBP Handbook N° 3, Blackwell Sci. Publs., Oxford a. Edinburgh, pp. 204-225.
- DIANA, J. S. y MACKAY, W. C. 1979. Timing and magnitude of energy deposition and loss in the body, liver and gonads of northern pike (*Esox lucius*). J. Fish. Res. Bd. Can., Ottawa, 36 (5): 481-487.
- DICKIE, L. M. y VALDIVIA, J. E. 1981. Investigación cooperativa de la anchoveta y su ecosistema (ICANE) entre Perú y Canadá. Bol. Inst. Mar Perú, Callao, Vol. extraord., pp. I-XIII.
- ELLIOTT, J. M. y PERSSON, L. 1978. The estimation of daily rates of food consumption for fish. J. Anim. Ecol., Cambridge, 47: 977-991.
- EVERHART, H. W.; EIPPER, A. W. y YOUNGS, W. D. 1976. Principles of fishery science. Cornell Univ. Press, Ithaca a. London, 288 pp.
- FISCHER, Z. 1979. Selected problems of fish bioenergetics. Proc. World Symp. Finfish Nut. a. Fishfeed Technol. (Eds. J. E. Halver y K. Tiews). Berlin, 1: 17-44.
- FRANCIS, R. C. 1983. Population and trophic dynamics of Pacific hake (*Merluccius productus*). Can. J. Fish. Aquat. Sci., Ottawa, 40 (11): 1925-1943.
- FUSTER DE PLAZA, M. L. 1965. Resultados preliminares sobre la biología de la anchoíta del Sector Bonaerense (Rep. Argentina) (*Engraulis anchoita*). Doc. Téc. FAO/CARPAS, Río de Janeiro, N° 2, 18 pp.
- GROSSLEIN, M. D.; LANGTON, R. W. y SISENWIENE, M. P. 1980. Recent fluctuations in pelagic fish stocks of the Northwest Atlantic, Georges Bank region, in relationship to species interactions. Rapp. P. -v. Réun. Cons. Int. Explor. Mer, Copenhague, 177: 374-404.
- HANSEN, J. E.; COUSSEAU, M. B. y GRU, D. L. 1984. Características poblacionales de la anchoíta (*Engraulis anchoita*) del Mar Argentino. Parte I. El largo medio al primer año de vida, crecimiento y mortalidad. Rev. Invest. Des. Pesq., INIDEP, Mar del Plata, N° 4: 21-48.
- HANSEN, J. E.; GRU, D. L. y PERROTTA, R. G. 1986. Resultados de una campaña de investigación sobre la anchoíta (*Engraulis anchoita*) del Sector Bonaerense en el otoño de 1983. Distribución, abundancia y algunos aspectos biológico-pesqueros. *En este volumen*.
- HAYASI, S. y KONDO, K. 1957. Growth of the Japanese anchovy. IV. Age determination with the use of scales. Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab., Tokyo, N° 17: 31-74.
- HAYASI, S. y KONDO, K. 1962. Growth of the Japanese anchovy. I. Seasonal fluctuation in the condition coefficient. Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab., Tokyo, N° 9: 179-192.
- HEALEY, M. C. 1972. Bioenergetics of sand goby (*Gobius minutus*) population. J. Fish. Res. Bd. Can., Ottawa, 29 (2): 187-194.
- HUNTER, J. R. y KIMBRELL, C. A. 1980. Egg cannibalism in the northern anchovy, *Engraulis mordax*. Fish. Bull. NOAA, Seattle, 78 (3): 811-816.
- HUNTER, J. R. y LEONG, R. 1981. The spawning energetics of female northern anchovy, *Engraulis mordax*. Fish. Bull. NOAA, Seattle, 79 (2): 215-230.
- HUNTER, J. R. y MACEWICZ, B. J. 1980. Sexual maturity, batch fecundity, spawning frequency, and temporal pattern of spawning for the northern anchovy, *Engraulis mordax*, during the 1979 spawning season. Rep. Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest., Long Beach, Calif., 21: 139-149.
- INSTITUTO DEL MAR DEL PERÚ. 1970. Informe del cuadro de expertos sobre dinámica de la población de la anchoveta peruana. Bol. Inst. Mar Perú, Callao, 2 (6): 324-372.
- JONES, R. 1982. Species interactions in the North Sea. *En: Multispecies approaches to fisheries management advice* (Ed. M. C. Mercer). Canadian spec. publ. Fish. Aquat. Sci., Ottawa, N° 59: 48-63.
- KAUFMANN, K. W. 1981. Fitting and using growth curves. Oecologia, Berlin, 49 (3): 293-299.
- KERR, S. R. 1971a. Analysis of laboratory experiments on growth efficiency of fishes. J. Fish. Res. Bd. Can., Ottawa, 28 (6): 801-808.
- KERR, S. R. 1971b. Prediction of fish growth in nature. J. Fish. Res. Bd. Can., Ottawa, 28 (6): 809-814.
- KONDO, K. 1974. Ecological monograph of the Japanese anchovy, *Engraulis japonica* (Houttuyn) - the perspective, methodology, results and problems for the future. FAO, Proc. Indo-Pacific Fish. Council., Sec. III, Bangkok, pp. 195-211.
- KOSLOW, J. A. 1981. Feeding selectivity of schools of northern anchovy, *Engraulis mordax*, in the Southern California Bight. Fish. Bull. NOAA, Seattle, 79 (1): 131-142.

- KROKHIN, E. W. 1960. Determining the diurnal amount food consumed by the young of sockeye salmon and the three-spined stickleback by the use of the respiration method. Nat. Sci. Found. (USA) a. Israel Progr. Sci. Translations, Washington D.C., Doc. UTS: 60-21106, 21 pp.
- LAEVASTU, T. y FAVORITE, F. 1980. Fluctuations in Pacific herring stocks in the Eastern Bering Sea as revealed by an ecosystem model (Dynamus III). Rapp. P.-v. Réun. Cons. Int. Explor. Mer, Copenhague, 177: 445-459.
- LASKER, R. 1970. Utilization of zooplankton energy by a Pacific sardine population in the California current. *En: Marine food chains* (Ed. J. H. Steele), Oliver a. Boyd, Edinburgh, pp. 265-284.
- LASKER, R. y SMITH, P. E. 1977. Estimation of the effects of environmental variations on the eggs and larvae of the northern anchovy. Rep. Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest., Long Beach, Calif., 19: 128-137.
- LE CLUS, F. 1979. Fecundity and maturity of anchovy *Engraulis capensis* off South West Africa. Fish. Bull. S. Afr., Cape Town, N° 11: 26-38.
- LOVE, R. M. 1970. The chemical biology of fishes. Academic Press, London a. New York, 547 pp.
- MAC CALL, A. D.; METHOT, R. D.; HUPPERT, D. D. y KLINGBEIL, R. 1983. Northern anchovy - Fishery management plan. Pacific Fishery Management Council, La Jolla, Calif. (4.2).
- MC GURK, M. D.; GREEN, J. M.; MCKONE, W. D. y SPENCER, K. 1980. Condition indices, energy density and water and lipid content of Atlantic herring (*Clupea harengus harengus*) of southeastern Newfoundland. Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci., Ottawa, N° 958, 41 pp.
- MAC KINNON, J. C. 1972. Summer storage of energy and its use for winter metabolism and gonad maturation in American plaice (*Hippoglossoides platessoides*). J. Fish. Res. Bd. Can., Ottawa, 29 (12): 1749-1759.
- MAC KINNON, J. C. 1973. Analysis of energy flow and production in an unexploited marine flatfish population. J. Fish. Res. Bd. Can., Ottawa, 30 (11): 1717-1728.
- MAJKOWSKI, J. y WAIWOOD, K. G. 1981. A procedure for evaluating the food biomass consumed by a fish population. Can. J. Fish. Aquat. Sci., Ottawa, 38 (10): 1199-1208.
- MANN, K. H. 1967. The cropping of the food supply. *En: The biological basis of freshwater fish production* (Ed. S. D. Gerking). Blackwell Sci. Publs., Oxford a. Edinburgh, pp. 243-257.
- MANN, K. H. 1978. Estimating the food consumption of fish in nature. *En: Ecology of freshwater fish production* (Ed. S. D. Gerking). Blackwell Sci. Publs., Oxford, Cap. 10: 250-273.
- MATHISEN, O.; THORNE, R.; TRUMBLE, R. y BLACKBURN, M. 1978. Food consumption of pelagic fish in an upwelling area. *En: Upwelling ecosystems* (Eds. R. Boje a. M. Tomczak), Springer Verlag, Berlin, 111-123 pp.
- MIKHMAN, A. S. y TOMANOVICH, L. V. 1978. The feeding of the Azov anchovy, *Engraulis encrasicolus moeoticus*. J. Ichthyol. Acad. Sci. USSR (Scripta Publish., Washington D.C.), 17 (4): 243-244.
- MORENO, V. J.; MORENO, J. E. A. y BRENNER, R. R. 1979. Lipid composition of *Paracalanus parvus*. Oceanolog. Acta, Paris, 2 (4): 373-378.
- ORTI, G. y ZULETA, G. 1981. El retrocálculo de tallas en el estudio del crecimiento de la anchoíta. Trabajo de Seminario, FCEN, Univ. Bs. Aires e INIDEP, Mar del Plata (MS).
- PARRISH, R. H.; MALLICOATE, D. L. y MAIS, K. F. 1985. Regional variations in the growth and age composition of the northern anchovy, *Engraulis mordax*. Fish. Bull. NOAA, Seattle, 83 (4): 483-496.
- PAULY, D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. J. Cons. Int. Explor. Mer, Copenhague, 39 (2): 175-192.
- PAULY, D. y TSUKAYAMA, I. 1983. On the seasonal growth, monthly recruitment and monthly biomass of Peruvian anchoveta (*Engraulis ringens*) from 1961 to 1979. FAO Fish. Rep., Rome, N° 291 (Vol. 3): 987-1004.
- PIERCE, R. J.; WISSING, T. E.; JAWORSKI, J. G.; GIVENS, R. N. y MEGREY, B. A. 1980. Energy storage and utilization patterns of gizzard shad in Acton Lake, Ohio. Trans. Amer. Fish. Soc., Lawrence Ka., 109 (6): 611-616.
- RAMÍREZ, F. C. 1977. Copépodos planctónicos del sector bonaerense del Atlántico sudoccidental. Inf. Téc. Proyecto Des. Pesq., Mar del Plata, N° 10/XV (Campañas "Pesquería"), 116 pp.
- RICKER, W. E. 1973. Linear regressions in fishery research. J. Fish. Res. Bd. Can., Ottawa, 30 (3): 409-434.
- RICKER, W. E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. Bull. Fish. Res. Bd. Can., Ottawa, N° 191, 382 pp.
- ROA, B. H. y PÉREZ HABIAGA, R. G. 1972. Evaluación de los recursos de anchoíta (*Engraulis anchoíta*) frente a la Argentina y Uruguay. IX. La relación largo-peso, su variación geográfica y temporal. Inf. Téc. Proyecto Des. Pesq., Mar del Plata, N° 43, 16 pp.
- SANDERCOCK, F. S. 1969. Bioenergetics of the rainbow trout (*Salmo gairdneri*) and the kokanee (*Oncorhynchus nerka*) populations of Marion Lake. British Columbia. Ph. Doct. Thesis, Univ. British Columbia, Vancouver, B. C., MS, 92 pp.
- SHULMAN, G. E. 1974. Life cycles of fish. Physiology and biochemistry. Wiley a. Sons, New York, 258 pp.
- SHULMAN, G. E. y KOKOZ, L. M. 1967. Food require-

- ment for the Azov and Black Sea races of the European anchovy *Engraulis encrasicolus* L. Doklady Biological Sciences, Proc. Acad. Sci. URRS. Consultants Bureau, New York, 172 (1-6): 14-15.
- SIROTENKO, M. D. y DANILEVSKII, N. N. 1978. Quantitative feeding indices of the Black Sea anchovy *Engraulis encrasicolus ponticus*. J. Ichthyol. Acad. Sci. USSR (Scripta Publish., Washington, D. C.), 17 (4): 610-617.
- SLOBODKIN, L. B. y RICHMAN, S. 1961. Calories/gm species of animals. Nature, London, 191 (4785): 299.
- SMITH, P. E. y EPPLEY, R. W. 1982. Primary production and the anchovy population in the southern California Bight: comparison of time series. Limnol. Oceanogr., Lawrence Ka., 27 (1): 1-17.
- SOKAL, R. R. y ROHLF, F. J. 1978. Biometría. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica. Blume Ediciones, Madrid, 832 pp.
- SPIGARELLI, S. A.; THOMMES, M. M. y PREPEJCHAL, W. 1982. Feeding, growth and fat deposition by brown trout in constant and fluctuating temperature. Trans. Amer. Fish. Soc., Lawrence Ka., 111 (2): 199-209.
- SPRATT, J. D. 1975. Growth rate of the northern anchovy, *Engraulis mordax*, in southern California waters, calculated from otoliths. Calif. Fish a. Game, Sacramento, 61 (3): 116-126.
- STAPLES, J. D. 1975. Production biology of the upland bully *Phyllynodon breviceps* Stokel in a small New Zealand lake. III. Production, food consumption and efficiency of food utilization. J. Fish. Biol., London a. New York, 7 (1): 47-69.
- STOYANOV, S. 1967. Biological characteristics of the anchovy (*Engraulis encrasicolus ponticus* Alex.) caught off the Bulgarian Black Sea coast in 1961-1966. Proc. Res. Inst. Fish. Oceanogr., Varna, 8: 5-38.
- TAKAHASHI, M. y HATANAKA, M. 1960. Experimental study on utilization of food by young anchovy, *Engraulis japonicus* Temminck et Schlegel. Tohoku J. Agric. Res., Sendai, 11 (2): 161-170.
- TSUKAYAMA, I. 1983. Recursos pelágicos y sus pesquerías en Perú. Rev. Com. Perm. Pacífico Sur, Quito, Nº 13: 25-63.
- TSUKAYAMA, I. y SÁNCHEZ DE BENÍTES, G. 1981. Estimación de consumo de alimento en anchovetas adultas. Bol. Inst. Mar Perú, Callao, Vol. extraord., pp. 254-257.
- TYLER, A. V. y DUNN, R. S. 1976. Ration, growth and measures of somatic and organ condition in relation to meal frequency in winter flounder, *Pseudopleuronectes americanus*, with hypotheses regarding population homeostasis. J. Fish. Res. Bd. Can., Ottawa, 33 (1): 63-75.
- URSIN, E. 1982. Stability and variability in the marine ecosystem. Dana Rep., Copenhagen, 2: 51-67.
- VALDIVIA, J. E. 1978. The anchoveta and El Niño. Rapp. P. -v. Réun. Cons. Int. Explor. Mer, Charlottenlund, 173: 196-202.
- VÁZQUEZ, A. A. 1981. Estudio sobre la alimentación de la anchoveta peruana *Engraulis ringens* J. durante los años 1976 y 1977. Bol. Inst. Mar Perú, Callao, Vol. extraord.; pp. 258-263.
- VESIN, J. P.; LEGGET, W. C. y ABLE, K. W. 1981. Feeding ecology of capelin (*Mallotus villosus*) in the estuary and western Gulf of St. Lawrence and its multispecies implications. Can. J. Fish. Aquat. Sci., Ottawa, 38 (3): 257-267.
- VILLAVICENCIO, R. Z. 1981. Investigación preliminar de los requerimientos energéticos de anchoveta adulta (metabolismo estándar y actividad). Bol. Inst. Mar Perú, Callao, Vol. extraord., pp. 193-205.
- WARE, D. M. 1980. Bioenergetics of stock and recruitment. Can. J. Fish. Aquat. Sci., Ottawa, 37 (6): 1012-1024.
- WARREN, Ch. E. y DAVIS, G. E. 1967. Laboratory studies on the feeding, bioenergetics, and growth of fish. En: The biological basis of freshwater fish production (Ed. S. D. Gerking). Blackwell Sci. Publs., Oxford a. Edinburgh, pp. 175-214.
- WEATHERLEY, A. H. 1972. Growth and ecology of fish populations. Academic Press, London a. New York, 293 pp.
- WEATHERLEY, A. H. y ROGERS, S. C. 1978. Some aspects of age and growth. En: Ecology of freshwater fish production (Ed. S. D. Gerking). Blackwell Sci. Publs., Oxford, etc., pp. 52-74.
- WEBB, P. W. 1978. Partitioning of energy into metabolism and growth. En: Ecology of freshwater fish production. Oxford, etc., 184-214 pp.
- WINBERG, G. G. 1960. Rate of metabolism and food requirements of fishes. Translation Ser., Fish. Res. Bd. Can., Nanaimo, B.C., Nº 194, 202 pp., 32 Tablas.
- WINBERG, G. G. 1971. Methods for the estimation of production of aquatic animals. Academic Press, London a. New York, 175 pp.
- WINDELL, J. T. 1978a. Estimating of food consumption rates of fish populations. En: Methods for assessment of fish production in fresh waters (Ed. T. B. Bagenal). IBP Handbook Nº 3, Blackwell Sci. Publs., Oxford, etc., Cap. 10: 227-254.
- WINDELL, J. T. 1978b. Digestion and daily ration of fishes. En: Ecology of freshwater fish production (Ed. S. D. Gerking). Blackwell Sci. Publs., Oxford, etc., 159-183 pp.
- WOOTTON, R. J. 1979. Energy costs of egg production and environmental determinants of fecundity in teleost fishes. Symp. Zool. Soc., London, 44: 133-159.
- WOOTTON, R. J.; ALLEN, J. R. M. y COLE, S. J. 1980. Energetics of the annual reproductive cycle in female sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus* L. J. Fish Biol., London a. New York, 17 (4): 387-394.
- ZINEVICI, V. 1969. Quantitative aspect of the lipid dynamic in *Clupeonella cultriventris* (Nordmann) in the Danube mouth zone (Sulina). Bul Inst. Cerc. Proiect. Piscicole, Bucarest, 28 (2): 75-88.

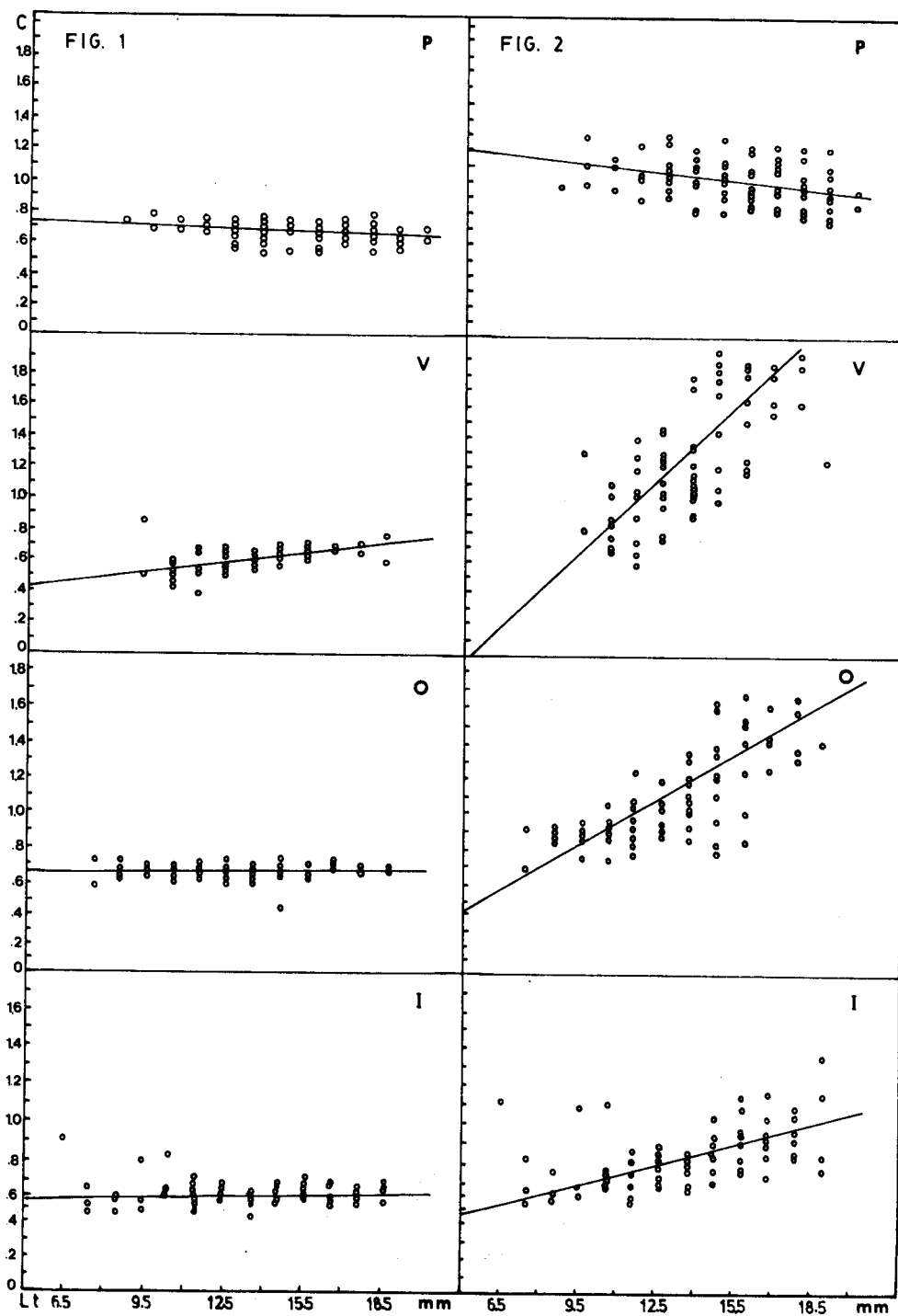


FIG. 1: Regresión lineal Largo total / Factor de condición C (ponderal) por estaciones del año (P: primavera; V: verano; O: otoño; I: invierno).

FIG. 2: Regresión lineal Largo total / Factor de condición C' (calórico) por estaciones del año (P: primavera; V: verano; O: otoño; I: invierno)

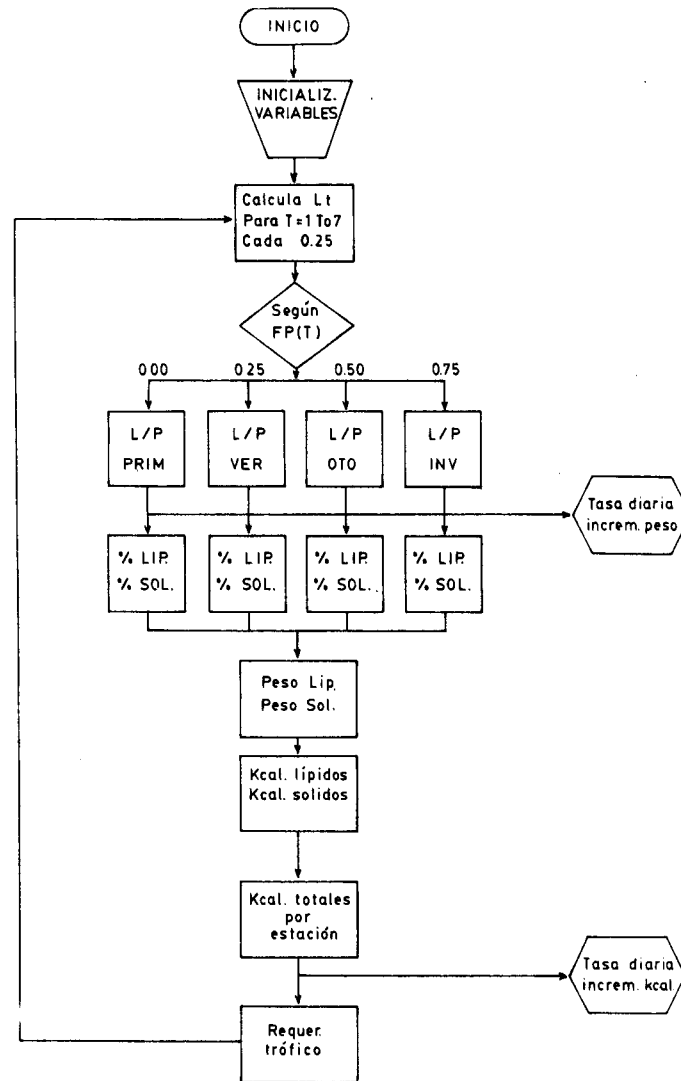


FIG. 3: Diagrama de flujo del modelo de crecimiento correspondiente al requerimiento trófico individual de la anchoíta.

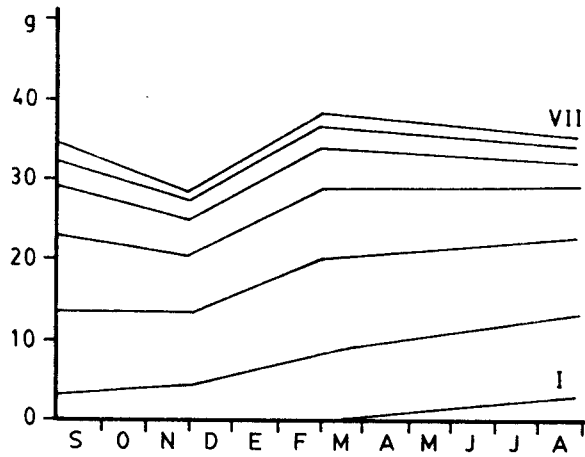


FIG. 4: Crecimiento mensual y estacional por clases de edad (0-VII) de un ciclo anual completo, expresado en gramos (peso total).

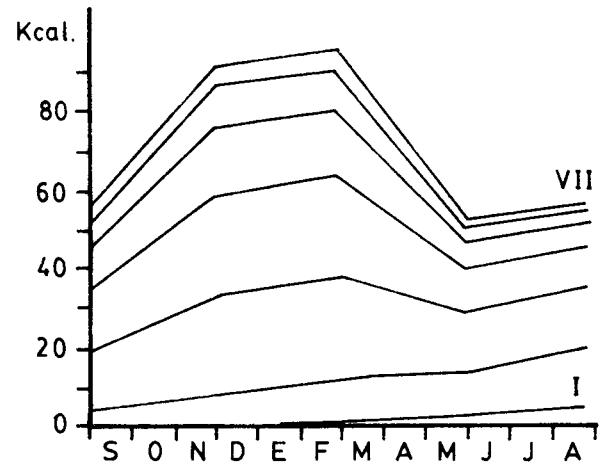


FIG. 5: Crecimiento mensual y estacional por clases de edad (0-VII) de un ciclo anual completo, expresado en Kcal (cuerpo entero).

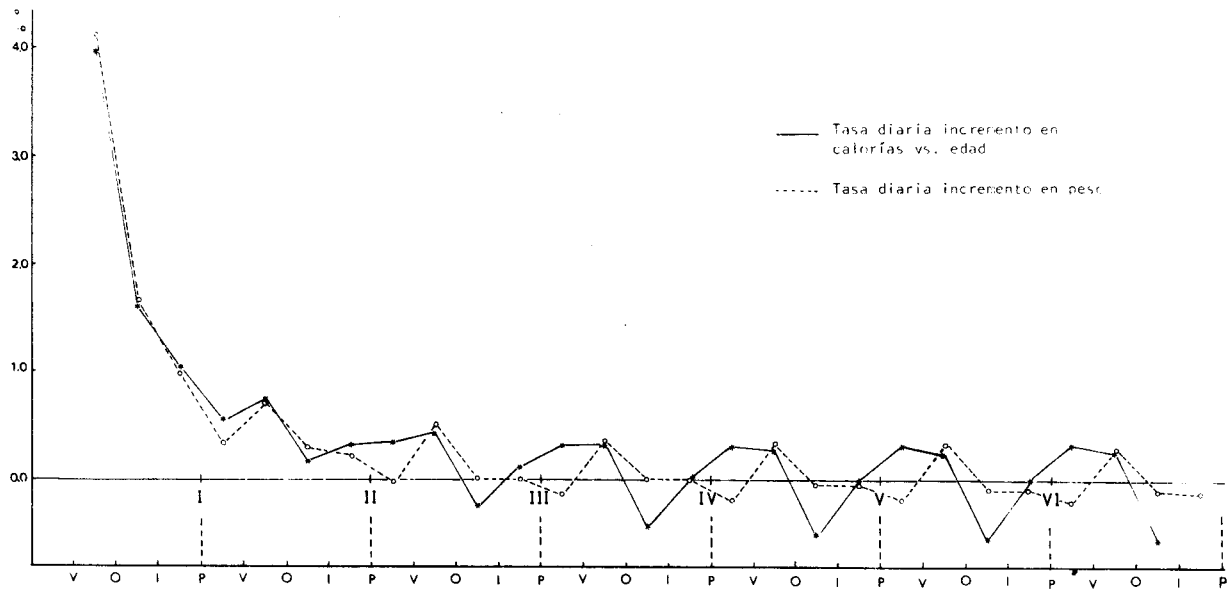


FIG. 6: Tasas diarias de aumento en peso (Gd) y contenido calórico (Kcal) por clases de edad (0-VII) y estaciones del ciclo anual (V: verano; O: otoño; I: invierno; P: primavera).

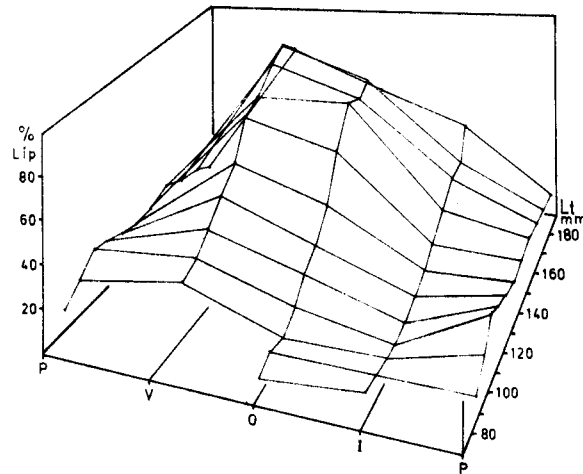


FIG. 7: Variaciones porcentuales en el contenido lipídico (Lip.) para individuo entero de anchoíta por clases de largo total (mm) y estaciones del ciclo anual (P: primavera; V: verano; O: otoño; I: invierno).

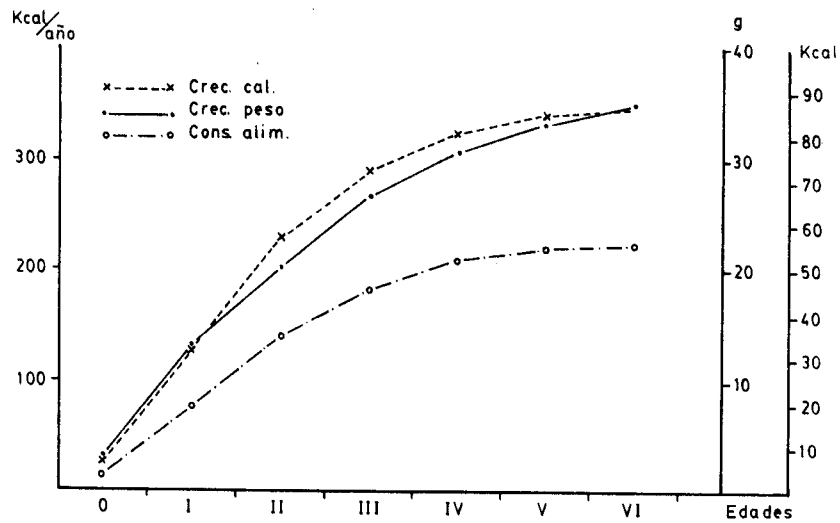


FIG. 8: Crecimiento en peso (Pd) y contenido calórico con relación al requerimiento trófico teórico (Kcal) por clases de edad (0-VII).